Bernhard Hassenstein

Jakob von Uexküll (1864–1944)

1. Einleitung

In erstaunlich unterschiedlichen Richtungen hat sich Jakob von Uexküll in den Wissenschaften, vor allem der Biologie, einen Namen gemacht:

- als Entdecker einer nach ihm benannten muskelphysiologischen Funktion (Uexküllsche Dehnungsregel)
- als Pionier des verhaltensphysiologischen Experiments (Formulierung nach Mislin 1978)
- als Begründer einer eigenständigen Umweltlehre und des ersten Instituts für Umweltforschung
- als Vordenker der vergleichenden Verhaltensforschung und Schöpfer einiger ihrer Grundbegriffe
- als Vordenker auch der biokybernetischen Regelungslehre («Funktionskreis» mit inhärenter negativer Rückwirkung)
- als Urheber einer für damals völlig neuartigen Ausbildungsmethode für Blindenführhunde
- und schließlich als einer der ganz wenigen Biologen nach Darwin, deren theoretischem Werk auch Artikel in *philosophischen* Lexika und Wörterbüchern gewidmet werden.

Wie reimt sich eine solche Vielfalt in einer Forscherpersönlichkeit zusammen?

2. Lebensweg

Jakob von Uexküll gehörte einem baltischen Adelsgeschlecht an, dessen Ahnherr aus dem Erzstift Bremen stammen soll und mit einer an der Düna gelegenen Burg belehnt wurde, deren Namen er annahm. Jahrhundertelang haben die Uexkülls in der Geschichte Livlands eine bedeutende Rolle gespielt. Jakob war der fünfte Sohn von Karl von Uexküll – damals «Stadthaupt» von Reval – und dessen Ehefrau Karoline, geb. Freiin von Hahn. Er wurde am 8. September 1864 in Keblas (Estland) geboren. Weitere Lebensdaten sind:

- Besuch des Gymnasiums 1875–1884, davon zunächst zwei Jahre in Coburg, die übrigen in Reval.
- Studium der Zoologie an der Universität Dorpat 1884–1890 mit dem Abschlußexamen als «Kandidat».



Jakob von Uexküll (1864–1944), 1930

- Physiologische Forschung 1890–1914 teils als Privatgelehrter, teils jeweils als vorübergehender wissenschaftlicher Mitarbeiter an unterschiedlichen Instituten, zunächst besonders am Physiologischen Institut der Universität Heidelberg bei Prof. Wilhelm Kühne und an der Stazione Zoologica in Neapel, zwischendurch und später aber auch in Dar es Salaam (Deutsch-Ost-Afrika), Berch sur mer (Normandie), Monaco, Roscof, Utrecht, Biarritz.
- Beobachtende und schriftliche wissenschaftliche Tätigkeit, wohnend bei Verwandten 1914–1925.
- Begründung und Leitung des Instituts für Umweltforschung an der Universität Hamburg 1925–1940, zunächst unter der damals für den Universitätsassistenten gebräuchlichen Berufsbezeichnung «wissenschaftlicher Hilfsarbeiter», danach als Honorarprofessor.
- Ruhestand auf Capri 1940–1944, wo er am 25. Juli 1844 für immer die Augen schloß.

Jakob von Uexküll erhielt in seinem Leben mehrere ganz besondere Ehrungen, darunter dreimal die Ehrendoktorwürde – Heidelberg 1907, Kiel 1934, Utrecht 1936 – sowie 1932 die Mitgliedschaft der Deutschen Akademie der Naturforscher Leopoldina.

1903 schloß er die Ehe mit Gudrun Gräfin von Schwerin. Unter den Nachkommen wurden besonders bekannt ihr Sohn Thure von Uexküll als einer der Pioniere der medizinischen Psychosomatik und der Semiotik sowie ihr Enkel Jakob von Uexküll als Stifter des Alternativen Nobelpreises.

3. Werk

3.1 Vergleichende Physiologie, Seeigel-Studien

In den 24 Jahren von 1890 bis 1914, also von seinem 26. bis 50. Lebensjahr, studierte Jakob von Uexküll – vor allem in verschiedenen Meeresstationen – viele unterschiedliche Tierarten, und zwar – in der zeitlichen Reihenfolge der jeweils ersten Publikationen: Tintenfische (besonders *Eledone moschata*), Katzenhai, Seeigel, Wurzelqualle (*Rhizostoma*), Sipunculiden, Schlangensterne, Blutegel, Herzigel, Libellen, Seeanemonen (*Anemone sulcata*), Pilgermuschel, Flußkrebs. An dieser Vielfalt von Tieren untersuchte er beobachtend und mit physiologischen Methoden die Tätigkeit vor allem der Muskeln und des Nervensystems, und zwar im Sinne seines folgenden, damals neuartigen Programms: Wir «müssen die *vergleichende Physiologie* als neue selbständige Wissenschaft anerkennen, die weder der Zoologie angehört, der sie nur die Objekte entlehnt, noch der (Human-)Physiologie, deren Methoden sie benutzt». ... Sie «hat zur Aufgabe die Erforschung der Funktionen der niederen Tiere, unbekümmert von ihrem Verwandtschaftsgrad zum Menschen und ihrem Nutzen für die Medizin».

In Stellvertretung für die unglaubliche Fülle veröffentlichter Beobachtungen an all den genannten Tieren sei im folgenden nur über die durch Uexküll am gründlichsten studierte Gruppe, die Seeigel, berichtet – besonders über deren aktiv bewegliche Stacheln. An ihnen beobachtete und beschrieb von Uexküll unerwartet vielfältige Lebenserscheinungen.

Jeder Stachel ist an seinem kugelgelenkigen Ansatz durch Muskeln befestigt, die das Gelenk rundum überbrücken und basal am Panzer, distal am Stachel ansitzen: einem äußeren Kranz aus glasklar durchsichtigen «Bewegungsmuskeln», einem inneren von milchig durchscheinenden «Sperrmuskeln» (Benennungen nach Uexküll).

Übt man an der Spitze eines Stachels bei einem in Ruhe befindlichen Seeigel vorsichtig einen leichten Druck zur Seite aus, so neigt sich der Stachel widerstandslos, so als würden sich seine Haltemuskeln einfach passiv dehnen. Doch handelt es sich dabei um einen aktiven Prozeß; denn einerseits setzt der Stachel überraschender-

weise die angefangene Bewegung noch eine Weile fort, auch wenn der Druck aufgehört hat; und andererseits machen die Nachbarstacheln die Bewegung von sich aus mit, wenn auch um so schwächer, je weiter sie vom passiv bewegten Stachel entfernt sind («Erregungsleitung mit Dekrement»).

Gibt man dagegen auf die Haut eines Seeigels (auf seiner *Oberseite*) einen leichten Berührungsreiz, so neigen sich alle benachbarten Stacheln dorthin. Sind einzelne Stacheln beim Eintreffen des Reizes nicht in ihrer Normalstellung, sondern in irgendeiner Richtung geneigt, so reagieren am stärksten die von der Reizquelle fortgeneigten, also diejenigen, deren Muskeln einseitig weiter gedehnt waren. Daß gedehnte Muskeln sich auf eintreffende Erregungsimpulse hin stärker kontrahieren, fand Uexküll auch an vielen anderen Beispielen bestätigt, woraufhin er dies zum physiologischen Gesetz erhob, welches seither als «Uexküllsche Dehnungsregel» auch seinen Namen trägt.

Ist ein Berührungsreiz auf der Haut des Seeigels kurz und schwach, so gehen die Stacheln nach der eben beschriebenen Reaktion bald wieder aktiv in ihre Ausgangslage zurück. Nach starken, wiederholten Reizen aber treten außer den für die aktiven Bewegungen zuständigen Muskeln auch die eingangs genannten «Sperrmuskeln» in Aktion: Sie erstarren in dem gerade eingenommenen Dehnungszustand, so als wären sie in dieser Länge zu Sehnen geworden, die sich nun, ehe die Sperrung wieder aufgehoben ist, weder verlängern noch verkürzen können. Versucht man jetzt wie zuvor mit dem Finger einen Stachel zu bewegen, so bricht er ab oder springt an der Basis aus dem Gelenk. Falls es ein Gegner war, der den starken Berührungsreiz ausgeübt hatte, so droht ihm nun ein Wald aus spitzen Stacheln entgegen.

Bei der nächsten zu schildernden Beobachtung ging es um die Bewegungen der Stacheln der Seeigel-*Unterseite*, und zwar beim Laufen auf einer ebenen Fläche. Erfolgt eine solche Gehbewegung als Reaktion auf einen zu vermeidenden Reiz, so muß sich jeder dieser Stacheln natürlich ganz anders verhalten als oben beschrieben. Er muß *Gehbewegungen* in einer bestimmten Richtung vollführen, die das Tier vom Reizort wegführen.

Um dies näher zu untersuchen, fixierte Uexküll den Seeigel mit der Unterseite nach oben. Dann setzte er einen punktförmigen Berührungsreiz ein wenig entfernt von der zentralen Mundöffnung und legte nun große Glasperlen auf die nach oben gerichteten Stacheln. Tatsächlich führten die ausgelösten Stachelbewegungen daraufhin auf der ganzen Fläche zu einem gleich schnellen Transport aller Glasperlen, und zwar parallel zueinander und so gerichtet, wie es sinngemäß der schnellstmöglichen Entfernung des Tieres vom Reiz-

ort entsprach. Dies ließ natürlich auf ein völlig andersartiges nervöses Koordinationsprinzip schließen, als es sich auf der Seeigel-*Oberseite* offenbart hatte. (Die Beschreibung des Glasperlen-Experiments lenkt auch den Blick auf Uexkülls ideenreiche Experimentierkunst.)

Zwischen den Stacheln befinden sich mehrere Arten von «Pedizellarien», die als gestielte dreizinkige Klapp-, Beiß- oder Giftzangen ausgebildet sind. Sie liegen in der Ruhe schlaff auf der Körperoberfläche. Jede der genannten Pedizellarien besitzt an ihrem Fuß ein eigenes Ganglion, das durch Sinnesreize erregt wird. Dieser Nervenknoten ist, ebenso wie die erregenden Nerven der Muskeln der Stacheln, an ein Hautnervensystem angeschlossen, das wiederum durch Poren hindurch mit einem innen befindlichen Nervenring zusammenhängt.

Als eindrucksvolle Lebenserscheinung von Seeigeln imponiert ihr Abwehrkampf gegen ihren ärgsten Feind, den Seestern: Wird dessen chemisches Signal bemerkt, so versucht der Seeigel zu fliehen, oder er wehrt sich. An der Verteidigungsseite des Seeigels geschieht das Gegenteil der oben beschriebenen Abwehrreaktion der Stacheln: Sie stellen sich nicht gegen den Feind, sondern sie weichen aus und legen sich vom Reizort abgewendet dem Körper an. Dafür stellen sich die dreizinkigen Giftpedizellarien auf – mit weitgeöffneten Zangen. Die mechanische Berührung von deren Innenseite etwa durch Seestern-Saugfüßchen läßt sie zuschnappen; das in der Giftdrüse befindliche Gift wird dann in die Bißwunde gepumpt, und die für nur einmaligen Gebrauch vorgesehenen Waffen reißen vom Stiel ab und bleiben – ähnlich wie der Bienenstachel – an der Haut des Feindes haften. Dieses Seestern-Abwehrverhalten war schon vor Uexküll bekannt und wurde durch seine Beobachtungen bestätigt.

Hier nun erfolgte Uexkülls unerwartete Entdeckung: Isoliert man ein kleines lebendes Stück vom Seeigel-Panzer mit seiner Außenhaut, dazu mit einem Stachel oder einer Giftpedizellarie nebst deren Ganglienknoten, so reagieren sie auf den mechanischen Reiz, den chemischen oder die Kombination von beiden, genau so, wie sie es auch als Teile des gesamten Tieres tun. Sie verhalten sich, gleich ob isoliert oder an ihrem natürlichen Platz, eigengesetzlich als – wie von Uexküll es nennt – «Reflexpersonen». Im Seeigel als Ganzem erkannte Uexküll damit einen bisher unbekannten physiologischen Lebenstypus – hochdifferenziert, aber ohne *zentrale* Steuerung – und fand dafür die treffende Bezeichnung «Reflexrepublik» (im Gegensatz zum «Zentralstaat»).

Für diesen von ihm entdeckten Funktionszusammenhang prägte Uexküll den pointierten Satz: «Wenn der Hund läuft, dann bewegt das Tier die Beine; wenn der Seeigel läuft, dann bewegen die Beine das Tier.»

3.2 Funktionskreis

Betrachtet man die Reaktion eines Tieres auf Sinnesreize, so lassen sich im einfachsten Fall *vier* aufeinanderfolgende Einzelfunktionen benennen: Das Sinnesorgan verwandelt den physikalischen oder chemischen Reiz in Erregung; diese wird zum afferenten Anteil des Zentralnervensystems (ZNS) geleitet, wo sie je nach der Nervenbahn, auf der sie eintrifft, als *bestimmte* Sinnesmeldung, z. B. Hör- oder Lichtreiz, repräsentiert wird; von dort aus wird eine efferente Instanz im Zentralnervensystem erregt, von der aus daraufhin die Meldungen an alle Ausführungsorgane ausgehen; deren gemeinsame Funktion stellt dann die Antwort auf die empfangenen Reize dar. Uexküll bezeichnet diesen Funktionszusammenhang mit folgenden Worten und Abkürzungen: .

Rezeptor (R) → Merkorgan (MO) → Wirkorgan (WO) → Effektor (E).

Dabei meinte er mit Merkorgan und Wirkorgan nicht etwa die Sinnesorgane und Muskelapparate, sondern die im Zentralnervensystem zuständigen Stellen für die richtige Interpretation der eintreffenden Erregungen (von welchem Sinnesorgan her sind sie eingetroffen?) und für die Organisation der nervösen Kommandomuster und -melodien an die Ausführungsorgane (welche Muskeln in welcher rhythmischen Abfolge oder welche Drüsen zu aktivieren sind).

Erst Jahrzehnte nach Beginn seiner experimentellen Untersuchungen (1920) ging Uexküll dazu über zu betonen, daß diese Kette von Funktionen über die Außenwelt des Tieres zu einem Kreis geschlossen ist, dem *Funktionskreis*: Die ausgelöste Tätigkeit des Effektors bezieht sich ja meist gerade auf diejenige Gegebenheit, die zuvor die Quelle und Ursache des empfangenen Reizes war; und dabei offenbart sich fast stets – zumindest der Tendenz nach – folgender Zusammenhang: Die Effektorwirkung auf das jeweilige Objekt hat zur Folge, daß dessen Einflüsse auf die Sinnesorgane des reagierenden Tieres zurückgehen oder verschwinden. Uexküll illustriert diese theoretische Aussage u. a. durch folgende Beispiele: «Wenn ein Hund das ihm vorgeworfene Fleisch verschlingt, dann ist das Merkmal ‹Fleisch› ... vernichtet ... Wenn ein Hase einem Hunde entflieht und sich außerhalb dessen Reichweite befindet, so ist dadurch das Merkmal ‹Feind› verschwunden.» Als gemeinsames Prinzip für dieses und alle weiteren dazu passenden Beispiele formulierte Uexküll den entscheidenden Satz: «Das *Wirkmal* löscht das *Merkmal* aus.»

Bei dieser Formulierung ist zu beachten: Das Wort «Merkmal» entspricht im Sinnzusammenhang von Uexkülls «Funktionskreis» der gebräuchlichen Bedeutung: Eigenschaft eines Gegenstands, an

der er sich erkennen und von ähnlichen Objekten unterscheiden läßt. Das daran anklingende Wort «Wirkmal» bezeichnet jedoch die Eigenschaft, an der die Tätigkeit des Organismus ansetzt (durch Töten eines Beutetieres, Angreifen des Feindes etc.), gleich ob dabei Sinnesreize eine Rolle spielen oder nicht. Dementsprechend spricht Uexküll gelegentlich auch statt vom «Wirkmal» von der «Wirkungsfläche des Objekts».

Nur im Ausnahmefall sind das Merkmal und das Wirkmal einer Gegebenheit miteinander identisch, meist sind es *verschiedene* Eigenschaften desselben Objektes, etwa die chemischen Signale, die von einem Beutetier, Feind oder Sexualpartner ausgehen als Merkmale, das Fangen und Töten, der Gegenangriff oder die Paarung als Beziehung zu den «Wirkmalen». Aber Wirkmale und Merkmale sind andererseits natürlich dadurch miteinander *verbunden*, daß sie zwei Seiten derselben Gegebenheit sind. Für den materiellen Zusammenhang zwischen Wirkmal und Merkmal, der den Funktionskreis ja erst vervollständigt und schließt, hat Uexküll den Ausdruck «Gegengefüge» geprägt. Das in den Funktionskreis integrierte *Objekt* ist also dreierlei: Wirkmalträger, Gegengefüge und Merkmalsträger. Somit besteht Uexkülls abstrakter «Funktionskreis» jetzt aus folgenden *sieben* Komponenten:

Rezeptor → Merkorgan (im ZNS) → Wirkorgan (im ZNS) → Effektor → Wirkmal (des Objektes) → Gegengefüge (des Objektes) → Merkmal (des Objektes) → Rezeptor ...

Tritt für eine Tierart die jahreszeitliche Brunftzeit ein oder gilt es, sich eines plötzlich aufgetauchten Raubfeindes zu erwehren, so ändert sich bei den betreffenden Tieren vielerlei zugleich: die das Verhalten auslösenden Reize oder Reizkonstellationen, die durchgeführten Verhaltensweisen, vielfach auch innere Vorgänge wie die Herzfrequenz oder das Ausschütten von Hormonen. All dies geschieht aber nicht chaotisch, sondern in sinnvollem funktionellem Zusammenhang. Ein geeignetes gedankliches Werkzeug zur Charakterisierung einer solchen Umstellung lieferte Uexkülls Begriff: Der Organismus «wechselt von einem *Funktionskreis* in den anderen hinüber».

3.3 Vom «Schema» zur «Spiegelwelt»

Wenn ein Lebewesen – wie der Regenwurm beim Benagen eines Blattes – auf Reize, die von rechts oder links eintreffen, verschieden reagiert, nämlich jeweils durch eine Wendung nach rechts oder nach links, dann muß es im Rahmen seiner inneren Steuerung auf irgendeinem Niveau zwei unterschiedliche Instanzen geben – Uexküll nennt sie «Erregungskerne» oder einfach «Kerne» –, die auf die beiden verschiedenen Reizrichtungen hin die unterschiedlich gerichte-

ten Reaktionen folgen lassen. In der Zweizahl der Erregungskerne und deren leitenden Verbindungen sieht Uexküll die einfachste Ausführung dessen, was er als «Schema» bezeichnet.

Die nächste Stufe der Schemabildung findet sich nach Uexküll in der Innenwelt solcher Tiere, deren Augen der «Motorezeption», d. h. der Übermittlung von «Bewegung», dienen. Hier müssen wir uns – so schreibt er – «bereits eine Fläche vorstellen, die *zahlreiche* Erregungskerne enthält». Diese «lösen nur dann eine wohldefinierte Muskeltätigkeit aus, wenn sie gruppenweise nacheinander in Erregung geraten». Hier gilt Uexkülls bekanntgewordener Satz, es sei «das ein Gegenstand zu nennen, was sich gemeinsam bewegt». Ein entsprechender Satz gilt für die Farbenunterscheidung: «Ein Gegenstand ist das, was die gleiche Farbe besitzt.»

Als nächsthöhere Stufe nach der Übermittlung von Bewegung und von Farben stellt sich Uexküll zweidimensionale Felder von Erregungskernen vor, in denen Schemata auftreten, welche dem Umriß von auf der Retina entworfenen Bildern entsprechen. «Diese Schemata werden erregt, sobald sich ein ihnen entsprechender Gegenstand dem Tier nähert. ... Je nach dem Organisationsplan des Tieres können die Schemata sehr allgemein gehalten sein» und dabei mehrere oder «viele Gegenstandsarten zusammenfassen. Es können die Schemata aber auch sehr exklusiv sein und sich nur auf ganz bestimmte Gegenstände beziehen ... Ich behaupte, daß gerade so viele Gegenstandsarten der Umgebung vom Tier unterschieden werden, als Schemata (dafür) ... vorhanden sind.» Dieses «Vorhandensein» ist ganz konkret gemeint: «Bei Tieren, die ... auf ... Formen reagieren, werden wir annehmen, daß diesen Formen *anatomische Schemata* im Zentralnervensystem entsprechen und daß diese mit dem Sehmosaik in Beziehung stehen, um beim Auftreten ähnlicher Formen im Netzhautbild anzuklingen. Daraufhin werden je nachdem, ob diese Formen dem Feind oder der Beute angehören, verschiedene Wirkwerke einsetzen.»

Sofern für ein Tier ein gesehener Gegenstand – aufgrund der wirkenden Schemata – einen zusammenhängenden Umriß besitzt, in der Regel eine gemeinsame Farbe und eine gemeinsame Bewegung, liegt darin ein Fortschritt gegenüber Tieren *ohne* Schema-Auswertung, die von Gegenständen ihrer Umwelt jeweils nur durch ein elementares Zeichen wie Duft, Schatten oder mechanischen Stoß etwas erfahren.

Besonders deutlich wird die Zielrichtung der Gedankengänge Uexkülls, wo er zusätzlich die Fähigkeit der visuellen Tiefenwahrnehmung ins Auge faßt. Zwar zieht er dabei nur die Akkommodation, nicht aber das binokulare Tiefensehen in Betracht; aber das Entscheidende liegt für ihn darin, daß beim Tiefensehen nach seiner

Ansicht die repräsentierenden Erregungskerne «nicht bloß nebeneinander, sondern auch hintereinander gelagert» sein müssen, «so daß in diesem Fall sowohl neben- wie hintereinander liegende Orte in der (wahrgenommenen) Umwelt erscheinen». Sein theoretisches Anliegen ist also der Schluß von den Variationsrichtungen des gesteuerten Verhaltens auf die Anzahl der Dimensionen in der wahrnehmenden Erregungsstruktur. Im beschriebenen Fall kommt Uexküll auf *drei* Dimensionen, obwohl die Eingangsseite, die Retinae der Augen, ja nur zweidimensionale Bilder liefern kann. Die dritte Koordinate wird durch physiologische Datenverarbeitung aus den zweidimensional angeordneten Eingangsdaten rekonstruiert.

«Dazu kommt, daß das Koordinatenschema ... auch den durch die *Tastorgane* erzeugten Schemata die gleichen Dienste zu leisten vermag wie den durch das Auge entworfenen.» Dies «gestattet, diese beiden Arten von Eindrücken zu verbinden ... So nimmt die (durch die Schemata repräsentierte) Umwelt immer mehr an Mannigfaltigkeit zu und gleicht schließlich der ... wahrgenommenen Umgebung wie eine Zeichnung, ... ein Gemälde.»

Jetzt «flieht das Tier nicht mehr vor (elementaren) Reizen, die der Feind ihm zusendet, sondern vor einem *Spiegelbilde* des Feindes, das in seiner *Spiegelwelt* entsteht ... Durch die Einführung dieses, wenn auch sehr vereinfachten Weltspiegels in die Organisation des Zentralnervensystems ... dringen keine in Erregungszeichen verwandelte Außenreize mehr *direkt* zu den motorischen Netzen. Diese erhalten alle Erregungen ... aus zweiter Hand, aus einer im Zentralnervensystem entstandenen neuen Erregungswelt.»

Jakob von Uexkülls hier nur unvollständig und vereinfacht wiedergegebene Darstellung der Stufen der Repräsentation der Objektwelt in der Innenwelt, wobei er bewundernd von einer «*glänzenden* Entwicklung» spricht, liefert ein faszinierendes und für die damalige Zeit ganz neuartiges Bild von der konstruktiven Auswertung der Sinnesdaten.

3.4 Weiterlebende Konzepte J. von Uexkülls in der Verhaltensbiologie und Biokybernetik

Für einen Naturforscher gehört es zu den schönsten Erfüllungen, die er ersehnen und erlangen kann, wenn Jüngere seine Gedanken übernehmen und eigenständig weiterentwickeln. Dies war Jakob von Uexküll beschieden durch Konrad Lorenz, und zwar durch dessen im Alter von 32 Jahren erschienene erste große wissenschaftliche Veröffentlichung *Der Kumpan in der Umwelt des Vogels* 1935. Diese Arbeit ist Jakob von Uexküll zum 70. Geburtstag gewidmet. Schon ihr Titel enthält zwei Schlüsselbegriffe aus dessen Lebens-

arbeit: «Kumpan» und «Umwelt». Und Lorenz schreibt: «Ich verdanke der persönlichen Anregung Herrn Prof. Dr. Jakob von Uexkülls den Mut, die Darstellung der hier vorliegenden ungemein verwickelten Verhältnisse wenigstens zu versuchen.»

Wie Lorenz schreibt, hat Uexküll den Ausdruck «Kumpan» geprägt, und zwar für einen nur in einem einzigen Funktionskreis in Beziehung stehenden Artgenossen. Wir verstehen ja unter Kumpan einen Mitmenschen, mit dem uns die Bande nur eines einzigen Tätigkeitsbereichs verbinden, etwa einen Zech- oder Jagdkumpan. Im gleichen Sinne hat Lorenz in seiner überaus inhaltsreichen Arbeit folgendes beschrieben:

Überall dort, wo ein Individuum in verschiedenen Situationen unterschiedliche soziale Auslöser für unterschiedliches Sozialverhalten des Artgenossen liefert, können die Funktionskreise voneinander getrennt sein, auch wenn sie sich im Normalfall auf einen und denselben Artgenossen, z. B. auf den betreuten Jungvogel, beziehen. Beispielsweise liegen im Elternvogel unterschiedliche Auslöseschemata bereit: «für die Fütterreaktion ein in bestimmter Weise gezeichneter (und aufgesperrter) Sperr-Rachen, für die Reaktion des Kot-Wegtragens ein ... auffallend gefärbter Federkranz um den After, für die Reaktion des Huderns ein bestimmter Schrei, der bedeutet, daß das Junge friert» (Lorenz 1935). Die Gliederung des Aufsatzes entspricht voll dem Uexküllschen Denksystem, und zwar in jedem der fünf Hauptkapitel (über der Elternkumpan, den Kindkumpan, den Geschlechtskumpan, den sozialen Kumpan und den Geschwisterkumpan): 1. das angeborene Schema des ...-kumpans; 2. das individuelle Erkennen des ...-kumpans; 3. die Leistungen des ...-kumpans und 4. die Trennbarkeit der Funktionskreise.

Zu einem der tragenden theoretischen Grundpfeiler der heutigen Verhaltensbiologie wurde Uexkülls Konzept des Schemas. Wie schon dargetan, meinte er damit ein Teilsystem von miteinander verbundenen «Erregungskernen» im Zentralnervensystem, das immer dann erregt wird, wenn ihm ein entsprechendes Erregungsmuster von den Rezeptoren übermittelt wird. Daraufhin aktiviert das Schema das Wirknetz auf eine solche Weise, daß die dem Schema zugehörige Reaktion ausgelöst wird. Genau diese Vorstellung wurde in die Betrachtungsweise der Verhaltensbiologie übernommen. Dabei wurden jedoch zum Ausdruck «Schema» die Worte «auslösend» und «angeboren» dazugesetzt. Dies tat Konrad Lorenz mit den Worten: «Das einer auslösenden Reizkombination entsprechende rezeptorische Korrelat ... haben wir in freier Anlehnung an die Terminologie von Uexkülls als das *auslösende* Schema bezeichnet.»

Obwohl Uexküll den Ausdruck «angeboren» sonst vielfach benutzte, hat er selbst den Begriff «angeborenes Schema» nicht gebil-

det. Das liegt daran, daß er bei den durch ein aktiviertes Schema angestoßenen Verhaltensweisen ausdrücklich nur *erfahrungsbedingte* Handlungen in Betracht zog. In seinem zoologischen Erfahrungsbereich sah er die Wirkung von Schemata nur bei «Erfahrungstieren» verwirklicht und stellte sich Instinkthandlungen nur als von ganz einfachen Reizen ausgelöst vor.

Etwas später haben die Ethologen das Wort «Schema» gleichbedeutend durch «Mechanismus» ersetzt. Als «angeborener auslösender Mechanismus» und als Kürzel «AAM» hat sich das Uexküll-Lorenzsche Konzept seither im theoretischen Gebäude der Verhaltensbiologie fest verankert und eingebürgert, in der globalisierten Wissenschaftswelt unter dem Namen «innate releasing mechanism» oder «IRM».

Nicht nur den Begriff des Schemas verdanken wir Jakob von Uexküll, sondern auch den detaillierten experimentellen Weg zu seiner Ermittlung im Einzelfall, den Attrappenversuch. Er schrieb 1921: «Da wir leider keine Aussicht haben, die Schemata ... in den zerebralen Hirnpartien kennenzulernen, sind wir darauf angewiesen, durch Vereinfachung der *Gegenstände*, auf welche die Insekten mit Sicherheit *reagieren*, die *notwendigen Faktoren* sowohl der Form wie der Farbe wie der Bewegung experimentell festzustellen. Wie weit darf ein bestimmtes Beutetier vereinfacht werden, damit es von einer Libelle noch mit Sicherheit ergriffen wird? Ich glaube, hier eröffnen sich hochinteressante Versuchsreihen.»

Zwei weitere neue Konzepte Uexkülls, die seither in der heutigen Verhaltensbiologie gebräuchlich sind, haben mit dem Begriff «Funktionskreis» zu tun, und zwar mit der Erscheinung, daß ein Tier aus verschiedenen Gründen von einem in einen anderen Funktionskreis überwechseln kann. Ein erstes hierher gehöriges Wort ist «Suchbild». Wenn beispielsweise einem Einsiedlerkrebs seine Schneckenschale zu eng geworden ist – aber nur dann –, sucht er nach einer neuen, größeren. Dann – und nur dann – wird sein Verhalten vom «Suchbild» der Schneckenschale geleitet. Die Schneckenschale ihrerseits hat – auch dies eine Formulierung Uexkülls – für den suchenden Einsiedler einen «Wohnton», während sie anderenfalls unbeachtet bleibt. Für die Männchen mancher Spinnenarten haben die Weibchen vor der Paarung den «Such-Ton» für Sexualpartner, nach der Paarung aber die «Tönung» eines Freßfeindes, vor dem er sich in Sicherheit zu bringen versucht. Der Uexküllsche Begriff der «Tönung» von Objekten aufgrund der Aktivierung des zugehörigen Funktionskreises wird vielfach in der derzeitigen Verhaltensforschung verwendet.

Uexkülls «Funktionskreis» wurde in der *Biokybernetik* als Prototyp des Regelkreises bezeichnet, dessen entscheidende Funktions-

eigenschaften bekanntlich die negative Rückwirkung (negatives Feedback) darstellt. Durch diese wird ja die Abweichung vom Sollwert im Regelkreis kompensiert. Dem entspricht formal der oben für den Funktionskreis zitierte Satz «Das Wirkmal löscht das Merkmal aus».

Jakob von Uexküll war auch gewiß einer der ersten, der die Idee hatte: Die *eigene motorische Aktivität* kann im Zentralnervensystem ein *Zeichen* hinterlassen, das mit einem von Sinnesmeldungen her stammenden Zeichen in funktionelle Beziehung tritt, beispielsweise es auslöscht oder ersetzt. Im Zusammenhang damit hat er auch diejenige Entdeckung um Jahrzehnte vorweggenommen, die später als erstes rein biokybernetisches, d. h. nicht aus der Technik übernommenes Prinzip der Datenverarbeitung gelten konnte: das Reafferenzprinzip. Doch wurde dies bis heute kaum bemerkt und gewürdigt. Uexkülls gedanklicher Ansatzpunkt war sein Konzept der «kontrollierten Handlung»: Dem «Merkorgan», also der zentralnervösen Empfangsstelle der Sinnesmeldungen, werden aus dem «Wirkorgan» des Zentralnervensystems auf direktem Wege die «Richtungszeichen» übermittelt, deren Hauptleistung darin besteht, das zugehörige Verhalten in die Wege zu leiten und in die erforderliche Richtung zu lenken.

Ein besonders geistreich ersonnenes Beispiel für die Äquivalenz von Richtungszeichen aus der Wahrnehmung und Richtungszeichen aus der Motorik stellt uns Uexküll mit dem Abzeichnen einer Arabeske vor Augen: Dies gelingt dem Zeichner sowohl mit Hilfe der visuellen, also rezeptorischen Richtungszeichen des Linienverlaufs, den er mit festgehaltener Blickrichtung aufnimmt, als auch, wenn er mit dem Blick der Linienführung nachfolgt und die *effektorischen Bewegungsimpulse* – wir würden heute sagen, deren «Efferenzkopien» – als Richtungszeichen interpretiert und ihnen entsprechend seinen Stift führt.

3.5 Umweltlehre

Konsultiert man derzeitige speziell biologische oder allgemeine Wörterbücher und Lexika, so findet man Uexkülls Namen dort zuallererst im Zusammenhang mit den Begriffen «Umwelt» und «Umweltlehre». Als überzeugendes Beispiel für seine Aussage, daß jedes Lebewesen seine nur ihm eigene Umwelt besitzt, gilt die Zecke (auch «Holzbock» genannt). Deren Umwelt enthält in der Hauptsache nicht mehr als drei Merkmale: erstens Buttersäure (als Geruchszeichen eines Säugetieres, dessen Wahrnehmung das Sich-fallen-Lassen der Zecke von ihrem Warteposten auslöst); zweitens die Haare eines Säugetieres (an denen die Zecke sich, falls sie Glück

hat, festklammern und auf ihnen laufen kann); und drittens die Wärme (die ihr als Hautwärme anzeigt, wo das Einbohren ihres Stech- und Saugrüssels möglich ist). Uexküll kommentiert diese, wie er zu Recht bemerkt, «ärmliche» Umwelt in einer allgemeinverständlichen Darstellung so: «Aus der übergroßen Welt, die die Zecke umgibt, leuchten drei Reize wie Lichtsignale aus dem Dunkel hervor und dienen der Zecke als Wegweiser, die sie mit Sicherheit zum Ziele führen.» Und später fährt er fort: «Die Umwelt des Tieres ist nur ein Ausschnitt aus der Umgebung, die *wir* um das Tier ausgebreitet sehen.» – Im Falle der Zecke ist diese von uns wahrgenommene Umgebung die Waldlichtung, wo sie an der Spitze eines Zweiges sitzt und auf das Buttersäuresignal wartet.

Mit seinem Konzept der Umwelt meinte Uexküll also nicht all das, was im Umfeld eines Organismus überhaupt existiert, sondern ausdrücklich nur, was dessen Sinnesorgane registrieren (Merkwelt) und worauf seine Reaktionen wirken (Wirkwelt). Insofern können die Vertreter zweier Tierarten, die gerade in derselben *Umgebung* sind, trotzdem in Uexkülls Sinn zwei ganz verschiedene *Umwelten* haben. So ist, wie er schreibt, der Stengel des Wiesenschaumkrauts in der Umwelt der Schaumzikade vor allem ihre direkte Nahrungsquelle; derselbe Pflanzenstengel ist in der Umwelt der Ameise dagegen der «Weideplatz für die Blattläuse», von denen sie die zuckerhaltigen Absonderungen ableckt. Nahe verwandt mit von Uexkülls «Umwelt»-Begriff, aber erkenntnistheoretisch etwas anders akzentuiert, ist der heute allgemein verwendete Begriff der ökologischen Nische (s. Beitrag über Hutchinson).

3.6 Blindenführhund-Ausbildung

Der Schloßherr von Putzar (Uckermark) geleitete 1915 seinen Gast, einen auf beiden Augen erblindeten jungen Offizier, Vetter von Frau von Uexküll, behutsam in die Richtung auf eine Treppe, ohne zu bedenken, daß der Geleitete ihn an Körpergröße weit überragte. So stieß der 23jährige plötzlich mit der Stirn hart gegen einen Türrahmen, vor dem sein Begleiter ihn nicht gewarnt hatte, und taumelte einen Augenblick lang wie betäubt. Alle Anwesenden sahen darin ein bedauerliches Mißgeschick, doch Uexküll dachte weiter und ordnete es sogleich in das theoretische Gebäude seiner Umweltlehre ein: Für den Blinden – ebenso wie für den Sehenden in völliger Dunkelheit – enthält seine individuelle Umwelt keine visuellen Merkmale der festen Gegenstände in seiner Umgebung. Sein Begleiter, sei es ein Mensch oder ein Führhund, muß diesen Mangel ersetzen. Das aber setzt einen Lernprozeß voraus, in dem sich der Begleiter statt des eigenen Raumschemas das Raumschema des Ge-

führten zu eigen macht und sich dementsprechend bewegt – beim Führhund eine viel ungewöhnlichere Leistung als beim geleitenden Menschen. Jakob von Uexküll schrieb darüber im Jahre 1935, bei der Dressur der Führhunde für Blinde habe man bisher gar nicht beachtet, daß der Hund in einer völlig andersgearteten Umwelt lebt als wir. Die Aufgabe der Dressur bestehe aber darin, *Bedeutungsträger* in der Hundewelt zu erzeugen, die normalerweise nicht in ihr vorhanden sind, die jedoch im Interesse des Blinden darin vorhanden sein müssen.

Aber in den bisherigen, mit *Strafdressuren* arbeitenden Verfahren der Abrichtung sah Uexküll die Gefahr, daß der Hund sich nicht etwa auf zu vermeidende Hindernisse, sondern eher auf den strafenden Dresseur einstellt. «Er lernt nicht das Führen, sondern das Geführtwerden.» Daher ging Uexküll – zusammen mit seinem Schüler E. G. Sarris – einen ganz neuen Weg: Der Hund wird «vor einen leichten *zweirädrigen Wagen* gespannt, mit dem er *freilaufend* seine ersten Erfahrungen macht. Bald lernt er es, auf dem Wege zu bleiben, und prägt sich alle Hindernisse ein, an die der Wagen anstößt. Ist dies erreicht, so wird dem Wagen ein leichter Rahmen vom Umfang eines Menschen aufgesetzt, um auch die höher liegenden Hindernisse, wie offene Fenster, vorspringende Äste und Postkästen, in die Umwelt des Hundes einzuführen. So ganz ohne Schwierigkeiten geht das nicht ab – so blieb ein Hund wohl vor einem über den Weg gespannten Seil stehen, nachdem der Rahmen daran angestoßen war. Aber er blieb auch vor dem Seil stehen, als dieses am Boden lag. Es bedurfte einer längeren Übung, bis nur ‹Seiloben› den Hinderniston erhielt. Doch lernen die Hunde auf diese Weise wirklich das Führen, denn es macht, wie wir feststellen konnten, praktisch keinen Unterschied für den Hund, ob er einen Wagen oder einen Menschen zieht.»

Uexküll hat bei der Gegenüberstellung der beiden Ausbildungsformen das Lernprinzip des «operant conditioning» vorweggenommen, das erst einige Jahre später im Rahmen des Neobehaviorismus formuliert wurde: Lernen durch Erfahrung bei selbstinduziertem Verhalten.

3.7 Erkenntnistheorie, Terminologie und Naturphilosophie

In erkenntnistheoretischer Sicht besitzen die individuellen Umwelten des einzelnen Tieres und auch des Menschen nach Uexküll einige charakteristische Besonderheiten:

- Eine Umwelt, die im Sinne Uexkülls nur das enthält, was die Sinnesorgane des Lebewesens erfassen und worauf seine Effektororgane wirken, ist für dieses nach außen hin abgeschlossen «wie ein undurchdringliches Gehäuse».

- Bewegt sich ein Lebewesen von einem zum anderen Ort, so nimmt es gleichsam seine Umwelt mit sich – so wie es ein Wanderer erlebt, dessen Blickhorizont vor ihm vorauseilt und hinter ihm nachrückt.
- Wenn in der Entwicklung eines Lebewesens seine Sinnesorgane entstehen und reifen, so entsteht erst dadurch seine Umwelt. Nach seinem Tod gibt es diese Umwelt nicht mehr.
- Insofern als die Sinnesfunktionen aktive biologische Leistungen eines Tieres sind, durch die seine Umwelt eigentlich erst entsteht, kann und muß man das Individuum als den Erbauer und Erzeuger seiner Umwelt ansehen.
- Zwar beruht das Wahrnehmen eines Objektes der Außenwelt, etwa eines Apfels, auf Prozessen, die sich im Auge und Gehirn, also im Inneren des Organismus, abspielen. Doch werden daraufhin beispielsweise Arm- und Handbewegungen veranlaßt und gesteuert, die sich draußen in der Objektwelt vollziehen und dort etwa das Pflücken des Apfels zur Folge haben. In dieser Hinsicht werden die Gegenstände der inneren Merkwelt in die äußere Objektwelt «hinausverlegt».
- Dieses «Hinausprojizieren» empfinden wir Menschen als Wahrnehmungseindruck unmittelbar: Auch wenn wir uns klarmachen, daß unser Sehvorgang im Innern unseres Körpers vor sich geht, erleben wir die gesehenen Gegenstände, z. B. den Apfel, als außerhalb von uns existierend. Bei Tieren beobachten wir dieses «Hinausprojizieren» indirekt am bereits skizzierten Reaktionszusammenhang zwischen ihren Sinneswahrnehmungen einerseits und den motorischen Handlungen, die sich auf sinnlich wahrgenommene Außenobjekte beziehen, andererseits.

Hat man sich diese sechs Konsequenzen des Uexküllschen Verständnisses der Umwelten der Lebewesen zu eigen gemacht, so versteht man auch seine zusammenfassende Aussage: «Wie wir unsere Welt aus unseren Merkzeichen aufbauen und ihr ... Form und Farbe verleihen, so baut sich jedes Subjekt seine Welt aus seinen Merkzeichen auf, die es hinausverlegt, damit sie zu den Eigenschaften seiner Welt werden.»

Aus den hiermit skizzierten Beziehungen zwischen Individuum und eigener Umwelt folgt für die Beziehungen zwischen dem Menschen – von nun an «Beobachter» genannt – und den von ihm studierten Umwelten von Tieren dreierlei:

- Jede Umwelt eines vom Menschen beobachteten Tieres bildet einen sowohl räumlich wie zeitlich und inhaltlich abgegrenzten Teil aus dem, was der Beobachter dort wahrnimmt, also aus der Erscheinungswelt des Beobachters.
- Der Beobachter vermag die Merkmale, die auf das Tier einwirken, nur als Eigenschaften seiner eigenen Erscheinungswelt, nicht

der des Tieres, zu erkennen. Die Empfindungen der Tiere bleiben ihm immer verborgen.
- In der Erscheinungswelt des Beobachters befinden sich sein Raum und seine Zeit mit eingeschlossen.

Im Anschluß an die zuletzt zitierte Aussage findet sich nun auch ein Satz von ganz anderem Charakter: «Einen allgemeinen absoluten Raum und eine allgemeine absolute Zeit, die alle Lebewesen umschließen, *gibt es nicht.*»

Mit dieser These wurde die Umweltlehre Uexkülls zu einem Gegenentwurf zu dem (wie er selbst schreibt) «unbefangenen Standpunkt, auf den sich der Naturforscher stellen muß, um festen Boden zu haben»: Dieser Standpunkt ist die Gewißheit, die eigenen Wahrnehmungen offenbarten ihm tatsächlich etwas von der äußeren, objektiven Wirklichkeit, und er brauche ihnen nur dann und dort zu mißtrauen, wo Widersprüche auftreten, sei es zwischen den Wahrnehmungen derselben Gegebenheit mit verschiedenen Sinnen, zu verschiedenen Zeiten oder durch verschiedene Beobachter. Durch die Kombination der damit angedeuteten Verfahrensweisen lassen sich, dessen ist er gewiß, etwaige Sinnestäuschungen von den *zutreffenden* Wahrnehmungen unterscheiden. Nur eines bleibt nach dieser Auffassung prinzipiell verborgen: Ob oder wie weit die Erlebnisqualität von Sinneseindrücken, etwa der Farbeindruck «rot» oder die Temperaturempfindung «warm», der äußeren Wirklichkeit entspricht; in dieser Hinsicht übertragen unsere Sinneszellen und zuführenden Nerven eben nur «Signale» oder «Zeichen», keinesfalls aber objektive Qualitäten. Insofern sind zwar unsere Erlebnisqualitäten *von uns selbst erzeugt*; sie stehen aber in nicht zufälligem, sondern in gesetzmäßigem Zusammenhang zu den von den Sinnesorganen über die afferenten Nerven gesendeten Signalen und übermitteln uns somit Botschaften «aus derjenigen Wirklichkeit, in der wir *alle* leben».

Die Gewißheit, daß unsere Sinne uns tatsächlich etwas von der äußeren Wirklichkeit offenbaren, ist nicht nur ein Erzeugnis unseres Nachdenkens, sondern auch in der Natur des Menschen verankert; und sie ist auch die erkenntnistheoretische Basis für die naturwissenschaftliche Forschung. Als solche ist sie im 19. Jahrhundert vor allem von Hermann von Helmholtz, im 20. Jahrhundert von Konrad Lorenz sorgfältig durchdacht, begründet und formuliert worden («evolutionäre Erkenntnistheorie»). Jakob von Uexküll hat den skizzierten erkenntnistheoretischen Widerspruch zwischen seiner Umweltlehre und den «anerkannten Lehrmeinungen seiner Zeit» selbst ausführlich dargestellt und besprochen.

Neben diesem *erkenntnistheoretischen* Widerspruch bestehen nun auch *terminologische* Unterschiede zur gebräuchlichen Wissenschaftssprache, und diese betreffen die Mehrzahl von Uexkülls Begriffen

der Umweltlehre. Er entnahm die für ihn erforderlich gewordenen neuen Fachausdrücke – im Unterschied etwa zu zahlreichen neuen Begriffen der Ökologie – fast ausschließlich der deutschen Sprache. Dabei gab er ihnen jedoch zum Teil ausdrücklich andere Bedeutungen als die Umgangssprache (die ja auch als Informationscode im Verkehr zwischen den verschiedenen Wissenschaftsdisziplinen dient und dort unentbehrlich ist). Zum Teil setzte Uexküll auch neue Ausdrücke aus deutschen Wortteilen zusammen, maß ihnen aber vielfach ebenfalls andere Bedeutungen zu, als sie sich aus dem umgangssprachlichen Assoziationsgehalt der Wortteile ergeben hätten. Zur ersten der beiden Kategorien gehören die Wörter Umwelt, Subjekt, Schema, Gegenstand, Merkmal, zur zweiten Kategorie die neugebildeten Ausdrücke Gegenwelt und Gegengefüge.

Die eben genannten Spezialausdrücke Uexkülls wurden im bisherigen Verlauf dieses Beitrags möglichst vermieden, vor allem wo sie, umgangssprachlich verstanden, notwendig zu Mißverständnissen oder Unverständnis hätten führen müssen. Ein Beispiel hierfür lautet: «Die höchste Stufe der Merkwelt wird erreicht, wo die Gegenstände selbst zu Merkmalen werden.» Dieser Satz ist ohne die Kenntnis der Uexküllschen Wortbedeutungen nicht verständlich (siehe vierten und fünften der folgenden Absätze):

Umwelt: Umgangssprachlich umfaßt dieses Wort alles, was in einem räumlichen Bereich um die dort vorkommenden Organismen herum existiert. In Uexkülls Sprachgebrauch ist dieser Ausdruck für das reserviert, was das *einzelne* Individuum mit seinen Sinnesorganen und Schemata wahrnimmt. Durch diesen aktiven Prozeß *erschafft* also jedes Lebewesen seine, *nur ihm eigene* Umwelt.

Subjekt ist in Uexkülls Begriffswelt nicht nur ein mit einer eigenen subjektiven Empfindungs- und Erlebniswelt ausgestattetes Wesen, sondern jede selbständig lebende und auf Umwelteinflüsse mit lebenserhaltenden Reaktionen antwortende biologische Einheit, z.B. auch jede lebende Zelle. Damit ist Uexkülls Grenze zwischen Subjekt und Objekt bzw. zwischen subjektiv und objektiv nicht die Nahtstelle zwischen Bewußtsein und Körperwelt («psychophysische Schranke»), sondern zwischen dem lebenden Organismus und seiner Außenwelt.

Schema ist für die Umgangssprache ein von Einzelheiten befreites, also abstraktes und zeichnerisch darstellbares Beziehungsgefüge; in Uexkülls Schriften ist es eine anatomische Struktur, die auf biologisch bedeutungsvolle Konstellationen aus Sinnesmeldungen anspricht und dies innerhalb der «Innenwelt» des Organismus an dessen Wirkorgan weitermeldet.

Gegenstand ist gewöhnlich ein Überbegriff für bewegliche handhabbare Gebilde aus festem Material. In der Begriffswelt der Umweltlehre wird ein *Objekt* erst dann zu einem *Gegenstand*, wenn es

als «Gebrauchsding» Verwendung gefunden hat, z.B. eine Glasscheibe («Objekt») als Fensterscheibe («Gegenstand»), und dadurch eine bestimmte *funktionelle Bedeutung* erhält.

Merkmal ist umgangssprachlich jede Eigenschaft, an der man etwas Bestimmtes erkennen und von anderen unterscheiden kann. Im Sinne der *Umweltlehre* wird eine Eigenschaft eines Objektes erst dadurch zu einem *Merkmal*, daß sie von einem Tier oder Menschen durch dessen Sinnesorgane und Schemafunktionen aufgenommen wurde.

Gegenwelt ist der umfassende Begriff für alles, was die Rezeptoren und die Schemata von der Objektwelt registrieren. Die «Gegenwelt» existiert (trotz des Wortanteils «Gegen-») nicht außerhalb, sondern im innersten Zentrum des Organismus als eine Art Bild der Objektwelt. Mehrmals nennt Uexküll seine «Gegenwelt» daher auch «Spiegelwelt» (wie dies auch im Abschnitt «Vom Schema zur Spiegelwelt» geschehen ist).

Gegengefüge: Trotz der sprachlichen Verwandtschaft zu dem zuvor besprochenen Ausdruck «Gegenwelt» ist hier etwas ganz anderes gemeint: das *Objekt* im Zusammenhang des Funktionskreises als Träger des Merkmals und des Wirkmals (der Wirkungsfläche).

Das Erklären von Worten, die Uexküll in anderem Sinn als umgangssprachlich versteht oder die er neu zusammengesetzt hat, gehört aus mehreren Gründen zu seiner Biographie als Wissenschaftler: Wer nämlich an die Lektüre seiner Hauptwerke herangeht und auf die genannten deutschen Ausdrücke trifft, wird sie, weil sie nicht wie lateinische, griechische oder englische Wörter als Fachausdrücke erkennbar sind, zunächst auch umgangssprachlich deuten und dadurch auf falsche Fährten des Verstehens geraten. Er muß also im voraus gewarnt und informiert sein. Ferner gehört es nun einmal zur Persönlichkeit von Uexkülls, daß er bei seinen zahlreichen neuen Worteinbürgerungen und -schöpfungen – es sind weit mehr als die hier angeführten – keine allzu hohen Ansprüche an die umgangssprachlich unmißverständliche Wortwahl gestellt hat.

Weiterhin ist die Beachtung der Diskrepanzen zwischen den Uexküllschen und den geläufigen umgangssprachlichen Wortbedeutungen hilfreich, wenn man die Wirkungsgeschichte seiner Umweltlehre verstehen will. Von ihm selbst ist schon aus dem Jahre 1913 folgende Klage überliefert: «Ich habe es versucht, für diese Welt, die das *Produkt des Organismus* ist, das Wort ‹Umwelt› einzuführen. Das Wort hat sich schnell eingebürgert, der Begriff aber nicht. Es wird jetzt das Wort ‹Umwelt› für die spezielle Umgebung eines Lebewesens in dem gleichen Sinne wie früher das Wort ‹Milieu› angewendet.» Dies ist, wenn man in biologischen und allgemeinen Wörterbüchern und Lexika nachschaut, bis heute so geblieben. Es war eben stets, so lehrt die Erfahrung, ein aussichtsloses Unterfangen –

auch für die bedeutendsten Philosophen und Naturwissenschaftler –, bei den Mitgliedern der Sprachgemeinschaft die assoziative Verbindung zwischen einem Wort und seiner umgangssprachlichen Bedeutung durch seinen persönlichen Einfluß «umprogrammieren» zu wollen. Uexküll sah aber diesen Aspekt seiner Wortwahl nicht und beendete daher das obige Zitat mit dem Satz: «Dadurch ist ihm (also dem Ausdruck ‹Umwelt›) sein eigentlicher Sinn verlorengegangen.»

Uexkülls Verdienst, dem modernen Umweltdenken damals einen unerhörten Entwicklungsschub gegeben zu haben, bleibt davon aber unberührt und ist sicherlich als ein viel wichtigerer Beitrag zur Wissenschafts- und Menschheitsgeschichte zu werten, als es die Einführung seiner speziellen Umweltdefinition je hätte sein können.

Jakob von Uexküll bekämpfte übrigens nachdrücklich jede anthropomorphe Deutung der Motive des Tierverhaltens. Nur objektive Forschungen, wie er sie selbst an so vielen Tieren durchgeführt hatte, öffneten für ihn den Weg zur Erkenntnis ihrer Sinnesorgane und Verhaltensweisen und damit zu ihrer Umwelt. Scheinbar hat Uexküll jedoch gelegentlich selbst durch Vermischung von objektivierender und subjektivierender Nomenklatur gegen seine eigenen Vorsätze verstoßen, beispielsweise wenn er die Brunftzeit als Ausdruck einer veränderten «chemischen Stimmung» beschreibt oder vom «magischen Weg des Zugvogels» spricht. Doch lag darin *für ihn* durchaus keine subjektivierende Anthropomorphisierung, weil er in den Begriff «subjektiv» auch alle physiologischen Steuerungsvorgänge im Inneren des Organismus einschloß und er daher umgangssprachlich subjektiv gefärbte Ausdrücke wie «Stimmung» und «magisch» gar nicht als Grenzverletzung sehen konnte.

In seiner naturphilosophischen Haltung war Jakob von Uexküll insofern ein *Vitalist*, als er in vielen seinerzeit (zum Teil auch heute noch) physikochemisch unerklärbaren Vorgängen übermaschinelle Einflüsse am Werk sah. Wie für Hans Driesch die Entstehung zweier ganzer Seeigellarven aus den getrennten Zellen des Zweizellenstadiums, so war für Uexküll etwa die durch Nahrungsangebot ausgelöste Neubildung des funktionellen Verdauungsapparates bei Infusorien aus Mund, Speiseröhre und Magen ein offenkundiger Hinweis auf die Wirksamkeit übermaschineller Faktoren. Doch wählte er für diese nicht wie Driesch das Wort Entelechie, sondern «*Plan*». Er gibt diesem Ausdruck einen eigenen, besonderen Sinn und schreibt: «Mit dem Begriff des *Planes* verbinden wir nach dem gewöhnlichen Sprachgebrauch keinerlei Aktivität. Der Plan ist in diesem Sinne etwas Untätiges und Unwirksames. Die Pläne, von denen die Lebewesen beherrscht werden, sind hingegen ihrem Wesen nach *tätig und wirksam*.»

Als Beispiel für einen funktionsfähigen Bauplan benannte Uexküll Spemanns «*Organisator*» und führte dazu aus: «Von der Art, wie *Pläne* als immaterielle Faktoren auf die Materie wirken, wissen wir nichts» als «daß sie Impulse erteilen ... Worauf ein solcher Impuls zu wirken vermag, (ist) ... ausschließlich die *lebende Zelle*.» Dabei bleibe aber bestehen, daß alles, was geschieht, durch physikalische und chemische Kräfte geschehe. Dasselbe gilt ja auch für die vom Menschen konstruierten Maschinen, obgleich diese *ohne Plan* niemals entstanden wären und daher ohne dessen Kenntnis und Einbeziehung gerade in ihrem entscheidenden Wesenszug, der menschlichen Konstruktionsidee, nicht zu verstehen sind.

In dieser Überlegung unterscheidet sich Uexküll von Driesch. Man kann daher – in Anlehnung an Thure von Uexküll – die Erkenntnistheorie Jakob von Uexkülls auch als eine eigenständige Kombination aus mechanistischen und vitalistischen Gedankengängen ansehen.

Ein zweites Motiv Uexkülls in den naturphilosophischen Passagen seiner Werke ist die funktionelle *Vollkommenheit* aller Lebewesen. «Ein jedes Lebewesen ist in seine Umwelt mit vollkommener Planmäßigkeit eingefügt.»

Mit der Überzeugung von der Vollkommenheit aller Organismen vom einfachsten bis zum höchstorganisierten steht eine dritte naturphilosophisch begründete These Uexkülls in Verbindung: die Ablehnung der *Selektion* als Triebfeder und Steuerprinzip der Evolution. Uexküll hat die Tatsachen der Stammesgeschichte voll anerkannt und sprach beispielsweise von «einfachen, aber voll ausgebildeten Krebsen», die sich «in den Fluten des Urmeeres tummelten», also von andersartigen Tieren, als sie heute leben. Aber er sah in der Evolution kein durch erbliche Variation und Selektion angetriebenes und gesteuertes, sondern ein durch einen *Plan* gelenktes Geschehen ähnlich wie die Ontogenese (Individualentwicklung) eines Lebewesens.

4. Schlußgedanken und Bemerkungen

Dieser Bericht über Jakob von Uexküll versuchte, den sieben eingangs genannten Richtungen gerecht zu werden, in denen sich Jakob von Uexküll in der Wissenschaft einen Namen gemacht hat. Um seine Gesamtpersönlichkeit zu schildern, müßte man viel weiter ausholen. Doch gibt es zum Glück die eindrucksvolle Biographie über ihn aus der Feder seiner Frau Gudrun von Uexküll (1964). Hier sei jedoch auch ein von ihm selbst stammendes schriftstellerisches Werk erwähnt: Unter dem Titel *Niegeschaute Welten* (1936, Neudruck 1957) beschrieb Uexküll seine eigene emotionale und

geistige Kindheitsentwicklung und lieferte prägnante Schilderungen von mehreren ihm nahestehenden Personen, deren Umwelten und kennzeichnenden Lebensereignissen, darunter Graf Alexander Kayserling, Anton Dohrn und Robert Bunsen.

Zu der *Wirkungsgeschichte* von Aussagen und Ideen Jakob von Uexkülls, die nicht zum Thema dieses biographischen Artikels gehören sollte, seien abschließend erwähnt: die seither erfolgte Aufwertung alles dessen, was mit dem Thema Umwelt zu tun hat, in der Politik, der Wirtschaft und den Wissenschaften; und die Entwicklung der Semiotik (Zeichenlehre), die als interdisziplinäre wissenschaftliche Disziplin viel vom Gedankengut Jakob von Uexkülls enthält. Das letztere ist ausführlich in einem Aufsatz von Thure von Uexküll dargestellt worden. Das Buch, innerhalb dessen dieser Artikel erschien, enthält eine reiche Auswahl von Jakob von Uexkülls theoretischen Schriften. Deren Herausgabe ist ein großes Verdienst, weil die Originalveröffentlichungen weit gestreut und zum Teil schwer zugänglich sind.

Zur Zeit scheint das allgemeine Interesse am Werk Jakob von Uexkülls eher am Zunehmen als am Abklingen zu sein. Ein Indiz dafür ist die 1993 erfolgte Gründung des Jakob von Uexküll Centre in Tartu (= Dorpat) in Estland. Von dort sind per Internet unter anderem umfangreiche Listen der Publikationen von bzw. über Jakob von Uexküll zu beziehen (http://www.zbi.ee/~uexkull/publik.htm bzw. /pabuex.htm).

Schriften von Jakob von Uexküll (Auswahl)

Die Originalzitate Jakob von Uexkülls innerhalb dieses Berichts stammen vorwiegend aus folgenden Auflagen seiner Hauptwerke (die in ihnen enthaltenen Hervorhebungen durch *Kursivdruck* wurden um der leichteren Lesbarkeit der Texte willen eingefügt; sie stammen größtenteils nicht von Uexküll selbst).

Uexküll, J. von (1921): Umwelt und Innenwelt der Tiere. 2. Aufl., Springer, Berlin.

Uexküll, J. von (1928): Theoretische Biologie. 2. Aufl., Springer, Berlin.

Uexküll, J. von (1930): Die Lebenslehre. Müller & Kiepenheuer, Potsdam.

Uexküll, J. von & Kriszat, G. (1956): Streifzüge durch die Umwelten von Tieren und Menschen, und: Bedeutungslehre. Rowohlt, Reinbek.

Uexküll, J. von (1957): Nie geschaute Welten. Paul List Verlag, München.

Uexküll, J. von (1980): Kompositionslehre der Natur. Ausgewählte Schriften, herausgegeben von Thure von Uexküll. Ullstein – Propyläen, Frankfurt am Main etc.

Weitere Quellen (Auswahl)

Lorenz, K. (1935): Der Kumpan in der Umwelt des Vogels. J. Ornithol. 83, 137–213, 289–413 (Neudruck in Lorenz 1965, Band 1).

Lorenz, K. (1965). Über tierisches und menschliches Verhalten. Gesammelte Abhandlungen Band 1 und 2. Piper, München.

Mislin, H. (1978): Jakob Johan von Uexküll – Pionier des verhaltensphysiologischen Experiments. S. 44–52 in: Stamm, R.A. & Zeier, H. (Hrsg.): Die Psychologie des 20. Jahrhunderts, Band 6. Kindler, Zürich.

Schmidt, J. (1980): Die Umweltlehre Jakob von Uexkülls in ihrer Bedeutung für die Entwicklung der vergleichenden Verhaltensforschung. Dissertation Marburg.

Uexküll, G. von (1964): Jakob von Uexküll, seine Welt und seine Umwelt. Eine Biographie. Hamburg (Christian Wegner-Verlag).

Uexküll, T. von (1980): Plädoyer für eine sinndeutende Biologie. Die Bedeutung der Lehre Jakob von Uexkülls für die Wissenschaften vom Menschen. S. 17–85 in: Uexküll, J. von (1980).

AUS.

DARWIN & CO.

Eine Geschichte der Biologie in Portraits

II

Herausgegeben von Ilse Jahn
und Michael Schmitt



Verlag C.H.Beck München
2001