

BEITRÄGE ZUR  
KULTURGESCHICHTE DER NATUR

Thomas Kirchhoff

**Systemauffassungen  
und biologische Theorien**

Zur Herkunft von Individualitätskonzeptionen  
und ihrer Bedeutung für die  
Theorie ökologischer Einheiten

Freising 2007

HERAUSGEGEBEN VON  
ULRICH EISEL UND LUDWIG TREPL  
Band 16

In den BEITRÄGEN ZUR KULTURGESCHICHTE DER NATUR werden Studien veröffentlicht, die ideengeschichtliche Zusammenhänge im Umfeld der ökologischen Wissenschaft, des Natur- und Umweltschutzes sowie der Landschaftsplanung und -architektur rekonstruieren. Die Schriftenreihe versucht damit, einen kritischen Beitrag vor allem zum umweltpolitischen Diskurs zu leisten. Insbesondere die ideengeschichtliche Rekonstruktion von zivilisations- und fortschrittskritischen Theorien dient der Untersuchung der Geschichte und Logik des Anti-Modernismus in der Moderne.

Herausgeber:

Prof. Dr. Ulrich Eisel

Hewaldstraße 7

10825 Berlin

Prof. Dr. Ludwig Trepl

Technische Universität München

Lehrstuhl für Landschaftsökologie

Am Hochanger 6

85350 Freising

Kirchhoff, Thomas:

Systemauffassungen und biologische Theorien. Zur Herkunft von Individualitätskonzeptionen und ihrer Bedeutung für die Theorie ökologischer Einheiten.

Erste Auflage 2007, Freising

ISBN 978-3-931472-15-3

Verlag: Lehrstuhl für Landschaftsökologie, Technische Universität München

Druck und Bindung: Lerchl Druck, Freising

Thomas Kirchhoff

# **Systemauffassungen und biologische Theorien**

Zur Herkunft von Individualitätskonzeptionen  
und ihrer Bedeutung für die  
Theorie ökologischer Einheiten

**Beiträge zur Kulturgeschichte der Natur**

**Herausgegeben von Ulrich Eisel und Ludwig Trepl**

**Band 16 – Freising 2007**

Dieses Buch enthält eine geringfügig überarbeitete Fassung der Dissertation „Systemauffassungen und biologische Theorien. Zur Herkunft von Individualitätskonzeptionen und ihrer Bedeutung für die Theoriebildung in der Ökologie“, die am 06.12.2006 von der Fakultät Wissenschaftszentrum Weihenstephan für Ernährung, Landnutzung und Umwelt der Technischen Universität München zur Erlangung des akademischen Grades eines Doktors der Naturwissenschaften (Dr. rer. nat.) genehmigt worden ist.

Prüfer der Dissertation waren Univ.-Prof. Dr. Ludwig Trepl, TU München, WZW, Department für Ökologie, Lehrstuhl für Landschaftsökologie, PD Dr. Gunnar Hindrichs, Ruprecht-Karls-Universität Heidelberg, Philosophisches Seminar, sowie Univ.-Prof. Dr. Ulrich Eisel, TU Berlin, Fachgebiet Kulturgeschichte der Natur.

Für Diskussionen, Ratschläge und Kritik danke ich in ganz besonderer Weise Ulrich Eisel, Heidrun Hesse und Ludwig Trepl sowie vor allem Johannes Gnädinger, Mathias Gutmann, Tina Heger, Gisela und Klaus Kirchhoff, Achim Lüdecke, Annette Voigt, Angela Weil und Michael Weingarten.

# INHALT

<b>1</b>	<b>Einleitung</b>	<b>1</b>
----------	-------------------	----------

## **TEIL I: SYSTEMAUFFASSUNGEN**

<b>2</b>	<b>Terminologie und wissenschaftstheoretische Prämissen</b>	<b>17</b>
----------	---	-----------

2.1	Terminologie	17
-----	--------------	----

2.2	Wissenschaftstheoretische Prämissen	27
-----	-------------------------------------	----

	Theoretische Grundannahmen in der Wissenschaft	28
--	--	----

	Theorie kultureller Konstitution	38
--	----------------------------------	----

	Das Forschungsprogramm dieser Arbeit	55
--	--------------------------------------	----

<b>3</b>	<b>Idealtypen von Individualitätskonzeptionen und Systemauffassungen</b>	<b>58</b>
----------	--	-----------

3.1	Idealtypen als heuristisches Mittel	58
-----	-------------------------------------	----

3.2	Mereologie versus Klassenlogik	63
-----	--------------------------------	----

	Teil und Ganzes, Einzelnes und Allgemeines	63
--	--	----

	Systemrealismus und Systemnominalismus, Universalienrealismus und Universaliennominalismus	68
--	---	----

	Metatheorie mereologischer Gegenstandsbestimmung	76
--	--	----

3.3	Die idealtypischen Theorien organischer, aggregierter und interaktionistischer Systeme	77
3.3.1	Die Theorie organischer Systeme	80
3.3.2	Die Theorie aggregierter Systeme	90
3.3.3	Theorien interaktionistischer Systeme	97
	Die Theorie von Zulassungssystemen	99
	Die Theorie einseitiger Ermöglichungssysteme	102
	Die Theorie kooperativer Systeme	108
3.3.4	Holismus, Individualismus, Reduktionismus	113

## **TEIL II: BIOLOGISCHE THEORIEN UND SYSTEMAUFAUSSUNGEN**

<b>4</b>	<b>Populationsökologie</b>	<b>121</b>
	Nicholson: Selbstregulation durch Konkurrenz	123
	Andrewartha und Birch: Dichtebegrenzung durch die Umwelt, Persistenz durch Individualität	138
	Allee et al.: Populationen als Organismen ähnliche Einheiten	152
<b>5</b>	<b>Synökologie</b>	<b>158</b>
5.1	Nische als Funktion und als Erfordernis	160
	Elton: Nische als Funktion	160
	Hutchinson: Nische als Erfordernis	165
5.2	Zwei historische Pole	167
	Clements: Deterministische Entwicklung von Raumganzeheiten	169
	Gleason: Fluktuation eines heterogenen Kontinuums	187

5.3	Theorien organischer Systeme	204
	Thienemann: Biozöosen als Gemeinschaften	205
	E. P. Odum: Ökosysteme als kybernetische Systeme	214
	Kay: Ökosysteme als selbstorganisierte, holarchische Systeme	234
5.4	Theorien interaktionistischer Systeme	241
	Remane: Biozöosen als Gesellschaften	242
	MacArthur: Koexistenz durch adaptive Ungleichheit	248
	Grant: Koexistenz durch präadaptive Ungleichheit	265
	Whittaker: Selbstdifferenzierung eines heterogenen Kontinuums	269
	Anmerkung zur Theorie von Ramenskij	282
	Diamond: Kooperativer Ausschluss	283
	Paine und Connell: Strukturierung durch Prädation	289
	Hutchinson: Koexistenz durch Fluktuation der Konkurrenzoeffizienten	295
5.5	Theorien aggregierter Systeme	299
	Andrewartha und Birch: Unabhängige Koexistenz der Ähnlichen	300
	Peus: Reduktion der Umwelt auf abiotische Faktoren	304
	Wiens: Unabhängige Koexistenz im Ungleichgewicht	315
	Walter: Reduktion von Synökologie auf Autökologie	322
5.6	Neutralistische Theorien	328
<b>6</b>	<b>Resümee</b>	<b>352</b>

## **TEIL III: ZUR HERKUNFT DER THEORIE SOLITÄRER UND SYSTEMISCHER INDIVIDUALITÄT**

<b>7</b>	<b>Ockham: Die Welt als kontingente Vielheit wesentlich individueller Einzelner</b>	<b>363</b>
7.1	Kritik rationalistischer Kosmologien	364
7.2	Ontologische Folgerungen	377
7.3	Erkenntnistheorie	383
<b>8</b>	<b>Leibniz: Die Welt als System individueller Repräsentanten</b>	<b>390</b>
8.1	Rationalistische Kosmologie	392
	Die Welt als rationales System einzigartiger Individuen	392
	Vollkommene Freiheit als Vermögen der Wahl des Besten	412
8.2	Perzipierende Substanzen als universelle Seinsweise	421
	Ausschluss ausgedehnter Substanz, Rehabilitierung substanzieller Formen	422
	Perzeption: Prinzip abgegrenzter Individualität und universeller Verbundenheit	431
8.3	Die Welt als Einheit organischer Subsysteme	450
	Monadisches Sein ist organisch	450
	Die Welt als ganze: Universum, nicht Lebewesen	463



## **TEIL IV: ZUSAMMENFÜHRUNG**

<b>9</b>	<b>Biologische Theorien, Systemauffassungen und philosophische Ideen</b>	<b>471</b>
9.1	Die konträren Systemauffassungen in der Biologie und die Philosophien von Ockham und Leibniz	471
9.2	Der Weg monadologischer Denkfiguren in die Biologie	477
	Cuvier: Lebewesen als präexistente ökologische Organismen	478
	Herder und Thienemann: Kulturen bzw. Biosysteme als einzigartige Einheiten von Lebensgemeinschaft und Lebensraum	487
	Koestler und Kay: Lebende Systeme als Holarchien	497
	Fazit der ideengeschichtlichen Betrachtungen	500
9.3	Ausblick	501
<b>10</b>	<b>Zusammenfassung</b>	<b>505</b>
	<b>Literatur</b>	<b>515</b>

## *Formale Vorbemerkungen*

Quellenangabe: Der Nachweis von Zitaten erfolgt normalerweise unter Angabe des Autors, des Erscheinungsjahres der zitierten Ausgabe sowie der zitierten Seite. Wenn ich nicht aus der Erstausgabe zitiere, gebe ich, sofern das Veröffentlichungsjahr der zitierten Ausgabe zu Missverständnissen führen könnte, auch das Jahr der Erstausgabe an. In Kapiteln, die die Position eines bestimmten Protagonisten darstellen, nenne ich, sofern dieser aus dem Kontext eindeutig als Autor eines Zitates erkennbar ist, nur Jahr und Seite.

Bei Zitaten aus historischen Schriften tritt an die Stelle der Jahreszahl eine Abkürzung des Texttitels und an die Stelle der Seitenzahl eine Angabe des Abschnittes (Kapitel, Paragraph etc.). So sind die zitierten Textstellen in verschiedenen Ausgaben auffindbar.

Steht bei sinngemäßen Zitaten die Quellenangabe nicht vor, sondern hinter dem Satzendzeichen, bezieht sie sich nicht nur auf den letzten Satz, sondern auf den letzten Absatz.

Zitierweise: Bei wörtlichen Zitaten sind, sofern nicht anders angegeben, alle im Original hervorgehobenen Zeichen kursiv wiedergegeben. Auslassungen, wodurch Sätze, die im Original durch Satzendzeichen getrennt sind, zu einem Satz werden, sind mit „ (...) “ gekennzeichnet, andere Auslassungen mit „ ... “. Auslassungen von End- und Fußnoten sowie Absätzen sind nicht gekennzeichnet, ebenso wenig Auslassungen von Satzteilen vor und nach der zitierten Passage. Fußnoten in wörtlichen Zitaten stammen stets von mir und nicht vom zitierten Autor.

Übersetzungen: Wörtliche Zitate aus lateinischen und französischen Originaltexten werden, sofern mir keine oder nur eine unbefriedigende deutsche oder englische Übersetzung vorliegt, in Übersetzungen von mir und Gisela Kirchhoff wiedergegeben. Die eigenen Übersetzungen sind daran erkennbar, dass ich den fremdsprachigen Originaltext in einer Fußnote zitiere.

Sprachgebrauch: Wenn ich 'oder' im Sinne eines wesentlichen Unterschiedes ('oder' im ausschließenden Sinne) meine, schreibe ich 'oder aber', sofern dieser Sinn nicht aus dem Kontext hervorgeht. Ein einfaches 'oder' verwende ich zur Kennzeichnung eines nicht wesentlichen Unterschiedes ('oder' im einschließenden Sinne).

# 1 Einleitung

## *Kontroversen in der Biologie*

In der modernen Biologie gab und gibt es zahlreiche grundlegende Kontroversen über Theorien, für die ihre Vertreter, im Prinzip, jeweils universelle Geltung beanspruchen:

Am Anfang der modernen Biologie standen die Debatte zwischen Cuvier und Geoffroy über den Ursprung der rezenten Vielfalt von *Bauplantypen*<sup>1</sup> sowie die Kontroverse zwischen Lamarckismus und Darwinismus. Im Anschluss an die Formulierung der Zelltheorie des *Organismus* wurde diskutiert, ob jede einzelne Zelle eines multizellularen Organismus eine Lebenseinheit sei oder nur der ganze Organismus.<sup>2</sup>

In der nach-darwinistischen *Evolutionstheorie* wird die adaptationistische Prämisse der synthetischen Theorie, Evolution sei ein Prozess der Anpassung an Umweltbedingungen durch natürliche Selektion (Umweltselektion), vor allem durch zwei Hypothesen infrage gestellt: Die Evolution wird bestimmt durch innere strukturelle Zwänge<sup>3</sup> bzw. Prinzipien innerer Selektion<sup>4</sup>; Genfrequenzen verändern sich häufiger durch neutrale Mutationen oder genetische Drift als durch Selektion.<sup>5</sup>

---

<sup>1</sup> Zu dieser Debatte siehe S. 485.

<sup>2</sup> Siehe hierzu Heidenhain 1925, 1925a, Phillips 1970: 423-427.

<sup>3</sup> Siehe z. B. die neopigenetischen Theorien von Schindewolf 1950, Waddington 1959, 1960, 1968, Gould & Lewontin 1979, Kauffman 1983, Goodwin 1984, 1984a, Ho & Saunders (Hrsg.) 1984, Webster & Goodwin 1996, Wong et al. 2006. Zur Adaptationismus-Debatte siehe Stegmann 2005, Trepl 2007: 398 ff..

<sup>4</sup> Z. B. Gutmann & Bonik 1981, Edlinger et al. 1991, Gutmann 1993.

<sup>5</sup> Erste neutralistische Theorien haben diesbezüglich Kimura 1968, 1983 sowie King & Jukes 1969 formuliert; zu späteren Theorien siehe Kimura 1991, 1995, Millstein 2000, 2005. Eine frühe Theorie gene-

In der *Populationsökologie* ist umstritten, ob Populationsdichten durch innere, dichteabhängige oder durch äußere, dichteunabhängige Ursachen bestimmt werden, und ebenso, ob Populationen reale oder bloß statistische Einheiten sind.<sup>6</sup> Wie diese Frage beantwortet wird, hat erheblichen Einfluss auf die Evolutionstheorie und Synökologie. Aus der klassischen *Populationsgenetik* ist die Auseinandersetzung zwischen Gen-Selektionismus und Gleichgewichtstheorie bekannt,<sup>7</sup> die in der Diskussion um die angebliche „Bohnsack-Genetik“<sup>8</sup> dieser drei Autoren einerseits und Mayrs Theorie der Einheit des Genotyps<sup>9</sup> andererseits fortgesetzt worden ist und aktuell weitergeführt wird in der umfangreichen Kontroverse um die Einheiten der Selektion: Sind dies einzelne Gene, einzelne Organismen oder aber überorganismische Einheiten?<sup>10</sup>

In der *Synökologie (community ecology)* dauert bis heute die Diskussion darüber an, was die Korrelationen im Vorkommen von Arten verursacht, wie die relativen Arthäufigkeiten zu erklären sind und welchen ontologischen Status die konkreten Organismenbestände haben, die untersucht und klassifiziert werden. Für die Vegetation sind diesbezüglich von Clements

---

tischer Drift und ihrer evolutionären Bedeutung hat S. Wright formuliert (siehe Fußnote 438, S. 333 dieser Arbeit).

<sup>6</sup> Ersteres wird von Nicholson, letzteres von Andrewartha & Birch behauptet. Deren Theorien behandle ich in Kapitel 4, andere Vertreter solcher Theorien nenne ich auf S. 121.

<sup>7</sup> Jenen vertreten Fisher 1922, 1930, J. B. S. Haldane 1924, 1957, diese vertritt Wright 1931, 1932. Vgl. Provine 1986, 1992, Beurton 1994, de Winter 1997, Gavrilets 1997, 2004, Skipper 2002. Zur *shifting balance theory* von Wright siehe auch S. 287 dieser Arbeit.

<sup>8</sup> Siehe Mayr 1959. Siehe de Winter 1997, inwiefern Mayrs Charakterisierung Wrights Theorie nicht gerecht wird.

<sup>9</sup> Zu dieser Theorie von Mayr 1956, 1959, 1963, 1975a siehe S. 110.

<sup>10</sup> Für die erste Position argumentieren z. B. Williams 1966, 1992, Dawkins 1976, 1982, für die zweite z. B. Lack 1954, Mayr (s. o.), Lewontin 1974, für die dritte z. B. Wynne-Edwards 1962, D. S. Wilson 1975, 1980, D. S. Wilson & Sober 1989, 1994, Maynard Smith 1982, 1984, Corning 1983, 1998, 2005. Zu dieser Kontroverse siehe Brandon & Burian (Hrsg.) 1984, Brandon 1999, Okasha 2006.

einerseits und von Ramenskij sowie Gleason andererseits grundlegende, gegensätzliche Positionen formuliert worden. Zudem ist diskutiert worden, ob Assoziationen real oder abstrakt sind.<sup>11</sup> Später sind die Vertreter sogenannter organisistischer Theorien ökologischer Gesellschaften (z. B. Friedrichs 1927, Allee et al. 1949, E. P. Odum 1969) von Vertretern sogenannter Konkurrenztheorien (z. B. Hutchinson 1959, MacArthur 1972, Tilman 1982) kritisiert worden, und beide durch Vertreter von Theorien der Selektion durch abiotische Standortfaktoren (z. B. Andrewartha & Birch 1954, 1984, Walter & Hengeveld 2000). Ökosysteme sind, um nur eine Kontroverse aus der *Ökosystemtheorie* zu nennen, als nicht-kybernetische (Engelberg & Boyarsky 1979) oder aber als kybernetische Systeme (Patten & Odum 1981, Jørgensen & Straškraba 2000) begriffen worden.

Schließlich sei auf die Debatte um den *Artbegriff* hingewiesen, in der sich unter anderem (a) phänetische, biologische, phylogenetische und ökologische Artbegriffe sowie (b) nominalistische und realistische Positionen gegenüberstehen; zudem ist (c) die traditionelle Auffassung von Organismenarten als Klassen durch ihre Interpretation als Individuen<sup>12</sup> infrage gestellt.

*Warum* gibt es in verschiedenen Teildisziplinen der Biologie offenbar analoge Kontroversen? Warum sind diese Kontroversen noch nicht durch Falsifikation zugunsten einer einzigen Theorie beendet, vielmehr höchstens transformiert worden? Wieso lässt sich zum Beispiel für die Diskussion um die Regulation von Populationsdichten, trotz einer Vielzahl mittlerweile vorgenommener empirischer Tests, konstatieren: „(T)he controversies did not disappear. The failure to agree

---

<sup>11</sup> Zu dieser Diskussion siehe z. B. Whittaker 1962, 1973, Trepl 1987: 140 f., Jax 2002: insb. 110-119.

<sup>12</sup> Vertreter und Kritiker dieser Ansicht nenne ich in Fußnote 87, S. 64.

has now persisted for at least 55 years“ (den Boer & Reddingius 1996: 1)?

*Weshalb* ist in der Biologie als ganzer oder zumindest in jeder ihrer Teildisziplinen noch nicht, wie in anderen Naturwissenschaften, *eine* grundlegende Theorie zur (relativ) eindeutigen Herrschaft gelangt oder wenigstens jeder der konkurrierenden Theorien ein unbestrittener, exklusiver Geltungsbereich zugewiesen worden? Kurz: Wieso hat sich die Biologie (noch) nicht zu einer paradigmatischen Wissenschaft im Sinne Kuhns entwickelt?<sup>13</sup>

### *Gegenstand, Ziel und Thesen der Arbeit*

Gegenstand der vorliegenden Arbeit sind einige der skizzierten Kontroversen in der Biologie. Das allgemeine Interesse der Arbeit ist es, Antworten auf die eben gestellten Fragen zu geben und damit einen Beitrag zur Theorie der Theoriebildung in der Biologie zu leisten.

Zeitlich beschränke ich mich dabei auf die *moderne Biologie*, und zwar aus folgendem Grund: Für diese ist der um die Wende zum 19. Jahrhundert entstandene Begriff des ökologischen Organismus konstitutiv, der sich durch zwei Merkmale charakterisieren lässt.<sup>14</sup> (a) Lebewesen werden nicht mehr anhand morphologischer Eigenschaften definiert, son-

---

<sup>13</sup> Kuhn (1962 / 1993: 25-29) unterscheidet in seinem Phasenmodell wissenschaftlicher Entwicklung zwischen paradigmatischer (normaler und reifer) und vorparadigmatischer Wissenschaft, in der noch keine vorbildliche, insbesondere theoretische Leistung erbracht worden ist, die von allen in dem Gebiet tätigen Wissenschaftlern anerkannt wird.

<sup>14</sup> Siehe Cassirer 1902: 411, Foucault 1966 / 1991: 322-341, Trepl 1987: 89-98, 2005: 444-451, Eisel 1991, Cheung 1999, 2000, Kirchhoff 2002. In Kapitel 9.2 erörtere ich, dass der Begriff des ökologischen Organismus von Cuvier formuliert worden ist und dass er strukturell analog ist zur von Leibniz in der Monadologie entwickelten Individualitätskonzeption.

dem als funktional organisierte Einheiten; das Wesen der Arten ist nicht mehr ihre äußere Form, sondern ihre Weise der Organisation. (b) Das Innere der Organismen, ihre funktionale Organisationsweise, wird als auf ihre Umwelt bezogen, mithin als ökologisch begriffen. Moderne biologische Theorien haben demzufolge einen ganz anderen Gegenstand als vormoderne, weshalb beide nicht ohne weiteres zugleich behandelbar sind.

Für die Ökologie ist der um 1800 entstandene Organismusbegriff eine kategoriale Voraussetzung; ohne diesen Begriff war nur die klassische Naturgeschichte mit ihrer mechanischen und zugleich teleologischen Theorie des Naturhaushalts möglich (Trepl 1987: 89-138; vgl. Foucault 1966 / 1991: 168).

Meiner Untersuchung lege ich die folgenden *Thesen* und *wissenschaftstheoretischen Prämissen* zugrunde, die ich später (Kapitel 2.2) ausführlich erläutere:

1. Der Kern vieler der Kontroversen, die ich oben aufgeführt habe, lässt sich durch folgende Fragen bestimmen: Sind die Gegenstände des betrachteten Gegenstandsbereichs – Gene bzw. Organismen bzw. Populationen – in ihrer Existenz abhängig voneinander? Wie ist, gegebenenfalls, diese Abhängigkeit, ihr 'Zusammenspiel' beschaffen? Führt dieses Zusammenspiel dazu, dass der Gegenstandsbereich durch sich selbst in Vielheiten von Gegenständen gegliedert ist? Existieren also Vielheiten, die als Einheiten ontische Realität haben bzw. natürliche Einheiten sind, weil ihre Einheit auf einem inneren Prinzip beruht, oder aber existieren sie nur als mentale Realität bzw. künstliche Einheiten, weil ihre Einheit stets auf einem äußeren, vom Wissenschaftler willkürlich festgelegten Kriterium beruht und somit nur eine konstruierte ist?

Kontrovers ist demnach die Art des Verhältnisses von *Teil und Ganzem* oder, in der von mir gewählten Terminologie, von *Individuum und System*.<sup>15</sup> Strittig ist damit auch das 'Wesen' von Individualität; denn was Individualität bedeutet, hängt davon ab, welcher Realitätsstatus dem Ganzen oder System, dem ein Individuum als Teil zugehören soll, zugeschrieben wird.

2. Spezielle Theorien in der Biologie haben, wie in allen anderen Wissenschaften auch, allgemeine Prämissen, die nicht empirisch begründet sind. Diese bilden den „harten Kern“ (Lakatos 1974: 130) des Forschungsprogramms, dem eine Theorie zugehört. Sie sind Konstitutionsbedingungen der betrachteten Gegenstände, weshalb ich sie *konstitutive Ideen* nenne. Diese Ideen sind intersubjektive, kulturelle Deutungsmuster, weshalb ich wie Eisel (2004: 39) von *kultureller Konstitution* spreche.
3. Eine wesentliche Ursache für die andauernden grundsätzlichen Kontroversen in der Biologie ist, dass konkurrierende kulturelle Konstitutionsideen im Hinblick auf Individuen und Systeme existieren. Diese nenne ich *Systemauffassungen*, insofern sie sich auf Vielheiten von Individuen beziehen, und *Individualitätskonzeptionen*, insofern sie die Individuen solcher Vielheiten betreffen. In den Teildisziplinen der Biologie existieren *konkurrierende Forschungsprogramme* (Lakatos 1970, 1971), deren 'harter Kern' jeweils eine bestimmte Systemauffassung bzw. Individualitätskonzeption ist. Da der 'harte Kern' eines Forschungsprogramms vor einer Falsifikation geschützt wird (Lakatos), kommt es nicht ohne weiteres dazu, dass sich eines der konkurrierenden Programme gegen die anderen durchsetzt.

---

<sup>15</sup> Ich verwende einen weiten Individuums- und einen weiten Systembegriff; siehe Kapitel 2.1, S. 17 ff.



4. Somit handelt es sich bei der Biologie zwar um eine vorparadigmatische Wissenschaft im Sinne von Kuhn (1962), weil Forschungsprogramme *konkurrieren*, aber dennoch um reife Wissenschaft im Sinne von Lakatos, weil Forschungsprogramme konkurrieren, nach denen Gegenstände systematisch und nicht in einem Verfahren von Versuch und Irrtum untersucht werden.<sup>16</sup>
5. Warum aber ist unter den modernen Naturwissenschaften gerade die Biologie vorparadigmatisch?<sup>17</sup> Die entscheidende Ursache dafür ist, dass ihr zentraler Gegenstand, der *Organismus*, einen besonderen, paradoxen Charakter hat:<sup>18</sup> Ein Organismus ist zwar ein natürlicher Gegenstand, insofern er empirische, raum-zeitliche Realität besitzt, (Natur-)Gesetzen unterliegt und kein Artefakt ist, aber ihm werden zugleich nicht-natürliche Eigenschaften zugeschrieben, nämlich in ihm selbst begründete, synchrone und diachrone *Individualität* (In-dividualität im Raum, Identität in der Zeit), obwohl er physisch teilbar ist und sich in der Zeit verändert. „Diese grundlegende

---

<sup>16</sup> „Meine Darstellung impliziert ein neues Abgrenzungskriterium zwischen 'reifer Wissenschaft', die aus Forschungsprogrammen besteht, und 'unreifer Wissenschaft', die aus einem geflickten Pattern von Versuch und Irrtum besteht“ (Lakatos 1982: 86 f., im Original vollständig kursiv). Hagen 1989 bezeichnet die Ökologie als unreife wissenschaftliche Disziplin, meint damit aber offenbar nicht, dass ihre Methode Versuch und Irrtum ist, sondern dass sie keine begriffliche und methodische Einheitlichkeit aufweist. In diesem Sinne ist die Ökologie tatsächlich unreif zu nennen.

<sup>17</sup> Allerdings gibt es auch in anderen modernen Naturwissenschaften grundlegende Kontroversen. Zum Beispiel ist in der Physik seit der Auseinandersetzung zwischen Bohr 1928, 1928a, 1935 und Einstein et al. 1935 strittig, ob die Zustände von Quantensystemen verschränkt und diese deshalb nicht separierbar sind (Bartels et al. 2004, Esfeld 2002a, Healey 1999, Kanitscheider 1981: 199-202, Stöckler 1986).

<sup>18</sup> Das Folgende gilt unabhängig davon, ob dieser Charakter von Organismen ontisch (ontologischer Realismus), konstitutionstheoretisch (empirischer Realismus der Transzendentalphilosophie; siehe S. 44) oder methodisch verstanden wird.

Paradoxie kann man als die Ursache dafür betrachten, daß es in der Biologie und damit auch in der Ökologie durch ihre ganze Geschichte hindurch ... unvereinbare 'Lager' gab“ (Trepl 2005: 96, Fußnote 68).<sup>19</sup>

6. Indem Organismen ein inneres Prinzip der Individualität und Identität zugeschrieben wird, werden sie in Analogie dazu begriffen, wie der Mensch sich als *Subjekt* begreift. Nicht zufällig wird gefragt, ob Organismen nicht eher Subjekte als Objekte der Evolution seien (Lewontin 1983: 281, Weingarten 1993).

Folglich spiegeln sich auch die konkurrierenden Subjektbegriffe und Auffassungen von der Vergesellschaftung des menschlichen Subjekts in biologischen Theorien über Organismen und über intra- und interspezifische Beziehungen. Deshalb ist es auch kein Zufall, dass gerade Wissenschaften wie die Psychologie und die Sozialwissenschaften einerseits und die Biologie andererseits durch konkurrierende Forschungsprogramme geprägt sind, deren 'harter Kern' jeweils eine bestimmte Individualitätskonzeption bzw. Systemauffassung ist. Man denke hier an Kontroversen wie die zwischen Assoziations- und Gestaltpsychologie sowie die in der Soziologie zwischen Individualismus einerseits und Holismus, Kollektivismus oder Systemtheorie andererseits.

7. Solange konkurrierende Subjektbegriffe und Auffassungen von der Vergesellschaftung des menschlichen Subjekts in unserer Kultur existieren, ist auch kein Ende der grundsätzlichen Kontroversen in der Biologie zu erwarten.

---

<sup>19</sup> Vgl. S. 313 dieser Arbeit, Cassirer 1921: 362 f., 1940, Rickert 1929: 412-419, R. A. Wilson 2005.

## *Spezifizierung des Ziels und der Methode*

Im Anschluss an diese Thesen und Prämissen lässt sich das Ziel dieser Arbeit differenzieren.

*Erstens* sollen bestimmte grundlegende Weisen der Konstitution und damit der Bestimmung biologischer Einheiten reflektiert werden. Genauer: Es soll thematisiert werden, wie konkurrierende Konstitutionsideen – die im Selbstverständnis von Wissenschaftlern meist als konkurrierende ontische Grundannahmen auftreten – zu anhaltenden grundsätzlichen Kontroversen in Teildisziplinen der Biologie führen sowie zu Analogien zwischen Kontroversen in verschiedenen Teildisziplinen. Dabei betrachte ich nur eine bestimmte Art von Konstitutionsideen, nämlich Individualitäts- bzw. Systemauffassungen. Zudem beschränke ich mich inhaltlich auf zwei Teildisziplinen der modernen Biologie: die Populationsökologie und die Synökologie.

Die Methode dieser konstitutionstheoretischen Analyse besteht darin, idealtypische Individualitäts- bzw. Systemauffassungen zu bilden und reale biologische Theorien daraufhin zu untersuchen, ob sie einer dieser Auffassungen entsprechen und sich in ihrer internen Logik, Methode und empirischen Beweisführung durch Bezug auf diese verstehen lassen.

Ich definiere drei idealtypische Individualitäts- bzw. Systemauffassungen. Die konträren Individualitätsauffassungen bezeichne ich als Theorie solitärer und systemischer Individualität, die entsprechenden Systemauffassungen als Theorie aggregierter und organischer Systeme, die vermittelnde Auffassung als Theorie von Ko-Individualität bzw. interaktionistischer Systeme. (Zur Untergliederung dieser Auffassungen siehe Kapitel 3.3, S. 77.)

*Zweitens* soll für die konträren Individualitäts- bzw. Systemauffassungen gezeigt werden, dass sie bzw. die in ihnen idealtypisch gesteigerten Denkfiguren ihren Ursprung nicht in der Biologie haben, weder in der modernen noch in der vormodernen.

Um diese These zu stützen, versuche ich nicht, den ideengeschichtlichen Ursprung dieser Denkfiguren zu finden; vielmehr zeige ich, dass sie im vormodernen Denken in einem ganz anderen Kontext als dem des biologischen Denkens entwickelt worden sind. Als den ideengeschichtlichen Ort für diesen Nachweis wähle ich für die Theorie solitärer Individualität bzw. aggregierter Systeme die spätscholastische Kosmologie und Ontologie von *Wilhelm von Ockham*, für die Theorie systemischer Individualität bzw. organischer Systeme die neuzeitliche von *Gottfried Wilhelm Leibniz*.

Dieser Rückblick in die Ideengeschichte soll – entsprechend meiner These vom 'kulturellen Apriori' – die Konstitutionsideen, die ich als idealtypische Individualitäts- bzw. Systemauffassungen formuliere, als grundlegende *kulturelle* Deutungsmuster und geistesgeschichtliche Voraussetzungen von Theorien über naturwissenschaftliche, biologische Einheiten erkennbar machen.

Die Relevanz einer solchen Betrachtung für die Metatheorie der Biologie gründet darin, dass die Biologie mit ihren Theorien – ohne dies zu intendieren – den Raum ausfüllt, der nicht nur durch die logischen, sondern auch durch die kulturellen Denkmöglichkeiten bestimmt ist, welche zumeist in der Philosophie als Metaphysiken konsequent formuliert werden. (Diese Theorie einer kulturellen Konstitution erläutere ich in Kapitel 2.2, S. 38 ff.)

Die Kenntnis der grundlegenden, konkurrierenden Theorien unserer Kultur macht verständlich, warum es eine *bestimmte Vielfalt* konkurrierender biologischer Theorien gibt. So ist zum Beispiel in der Biologie ein Spektrum synökologischer Theorien zu erwarten, das dem Spektrum der in der Ideen-

geschichte formulierten Theorien über das Verhältnis von Teil und Ganzem korrespondiert.

Für die Wahl der Theorien von Ockham und Leibniz habe ich vor allem drei Gründe: (a) Beide Philosophen entwickeln ihre Auffassung in besonders konsequenter Weise. (b) Beide betonen die Individualität jedes Geschöpfes, indem sie jedem Geschöpf ein ausschließlich individuelles Wesen zuschreiben. Sie bestimmen dieses Wesen aber in konträrer Weise: Ockham als unabhängig von anderen und insofern als absolut oder solitär, Leibniz als die je einmalige Weise, in Beziehung zu allen anderen individuellen Wesen zu stehen und insofern als relational oder systemisch. Damit liegen konträre Ausformulierungen des Prinzips individueller Existenz vor, die den Rahmen abstecken, innerhalb dessen in der Neuzeit und Moderne die verschiedenen, konkurrierenden Konzeptionen von Individualität entwickelt worden sind. (c) Mit Leibniz' Monadentheorie oder Monadologie<sup>20</sup> ist, als Metaphysik, diejenige Individualitätskonzeption entwickelt, welche den strukturellen Kern der oben kurz beschriebenen Theorie des ökologischen Organismus darstellt,<sup>21</sup> die konstitutiv für die moderne Biologie ist (vgl. Fußnote 14). Auch vielen populations- und synökologischen Theorien organischer Systeme liegt, wie sich zeigen wird, die monadologische Individualitätskonzeption zugrunde.

---

<sup>20</sup> Ich verwende den Ausdruck *Monadologie* zur Bezeichnung der gesamten Ontologie, die Leibniz in seiner reifen Philosophie entwickelt hat und deren Zentrum die Annahme individueller Substanzen (Monaden) bildet. Ich meine mit dem Begriff also nicht nur seinen unbetitelten Text von 1714, der später als 'Monadologie' bezeichnet worden ist, in dem er seine Ontologie thesenartig zusammenfasst.

<sup>21</sup> Nicht zufällig ist Leibniz einer der ersten gewesen, die den Begriff 'Organismus' verwendet haben. Lange Zeit wurde er als der erste angesehen; historische Studien haben aber gezeigt, dass der Botaniker J. Evelyn (1664) den Organismus-Begriff bereits einige Jahre zuvor verwendet hat (Echelard-Dumas 1976: 160).

Indem ich idealtypische Individualitäts- bzw. Systemauffassungen zunächst zur Analyse moderner biologischer Theorien verwende und dann die in diesen Auffassungen idealtypisch gesteigerten Denkfiguren in den Theorien von Ockham und Leibniz aufweise, setze ich moderne populations- und synökologische Theorien zu einer hochscholastischen und zu einer neuzeitlichen philosophisch-theologischen Theorie in Beziehung.

Damit will ich keineswegs behaupten, die Theorien von Ockham und Leibniz seien die unmittelbaren geistesgeschichtlichen Quellen, durch die bestimmte System- und Individualitätsauffassungen Eingang in die moderne Biologie gefunden hätten. Ich möchte auch nicht bestreiten, dass erhebliche Differenzen bestehen zwischen den Individualitäts- bzw. Systemauffassungen von Ockham und Leibniz einerseits und den Individualitäts- bzw. Systemauffassungen, die mit modernen biologischen Theorien formuliert sind und den 'harten Kern' aktueller biologischer Forschungsprogramme bilden, andererseits. Es geht mir nur darum, deutlich zu machen, dass bei allen Differenzen doch in bestimmten grundlegenden Punkten übereinstimmende Auffassungen und strukturell analoge Argumentationen vorliegen.

Indem ich biologische, also naturwissenschaftliche, Theorien auf kulturelle Ideen beziehe, wird es möglich, die Gründe für die Fruchtlosigkeit *empirischer* Widerlegungsversuche zwischen konkurrierenden Theorien bzw. Forschungsprogrammen in der Biologie zu fassen: Sie folgen – unbewusst – einer fundamentalen Polarisierung der kulturellen Auffassung vom Menschen und seiner Stellung in der Welt. Wenn man diese grundlegenden Weichenstellungen aufsuchen will, so findet man sie, präzise und konsequent formuliert, in den theologischen und philosophischen Reflexionen über das Wesen des Menschen und der Welt.

## *Gliederung*

Die Arbeit hat vier Teile. Im *ersten Teil* erläutere ich zunächst meine Terminologie und vor allem den wissenschaftstheoretischen Standpunkt, der den oben formulierten Thesen und Prämissen zugrunde liegt (Kapitel 2). Anschließend erkläre ich, was Idealtypen sind, und bilde die idealtypischen Individualitäts- bzw. Systemauffassungen, die in dieser Arbeit als Heuristik dienen sollen (Kapitel 3).

Im *zweiten Teil* der Arbeit stelle ich biologische Theorien vor und interpretiere sie, indem ich sie zu diesen idealtypischen Auffassungen in Beziehung setze. Ich gehe auf einige populationsökologische Theorien (Kapitel 4) und hauptsächlich auf synökologische Theorien ein (Kapitel 5). In Kapitel 6 ziehe ich ein kurzes Resümee dieser Interpretationen.

Im *dritten, ideengeschichtlichen Teil* zeige ich die Theorie solitärer Individualität in der Philosophie von Ockham (Kapitel 7) und die systemischer Individualität in der von Leibniz (Kapitel 8) auf.

Der dritte Teil kann auch vor dem zweiten gelesen werden. Die wissenschaftstheoretischen Prämissen, unter denen es überhaupt sinnvoll und nicht ein Denkfehler ist, moderne naturwissenschaftliche Theorien auf geistesgeschichtliche, kulturelle Denkfiguren zu beziehen, die in vormodernen philosophisch-theologischen Theorien entwickelt worden sind, erläutere ich in Kapitel 2.2.

Im *vierten Teil* der Arbeit führe ich Ergebnisse der vorangegangenen Teile zusammen.

In Kapitel 9.1 stelle ich meiner Definition der Theorie aggregierter Systeme bzw. solitärer Individualität eine kurze Zusammenfassung von Ockhams Philosophie gegenüber; ent-

sprechend verfare ich für die Theorie organischer Systeme bzw. systemischer Individualität und Leibniz' Monadologie. In Kapitel 9.2 skizziere ich am Beispiel der Monadologie, wie die im dritten Teil betrachteten philosophischen Denkfiguren Eingang in die Biologie gefunden haben könnten. Dazu zeige ich auf, dass Cuviers Theorie des ökologischen Organismus, Herders gegenaufklärerische Kulturtheorie und Geschichtsphilosophie bzw. Thienemanns synökologische Theorie der Biosysteme sowie Kays und Koestlers biologische Hierarchietheorie grundsätzliche strukurelle Parallelen zur Monadologie aufweisen. Auf diese Weise will ich meine These des ideengeschichtlichen Zusammenhangs zwischen vormodernen philosophischen und modernen biologischen Theorien zumindest plausibel machen, auch wenn eine systematische Rekonstruktion dieses Zusammenhangs in dieser Arbeit nicht durchführbar ist. In einem Ausblick (Kapitel 9.3) benenne ich wünschenswerte Ergänzungen dieser Arbeit. Ich schließe mit einer Zusammenfassung der Arbeit (Kapitel 10).



# **Teil I:**

# **Systemauffassungen**



## 2 Terminologie und wissenschaftstheoretische Prämissen

In diesem Kapitel erläutere ich die oben aufgeführten wissenschaftstheoretischen Prämissen dieser Arbeit. Zuvor lege ich dar, wie ich für diese Arbeit zentrale Begriffe verwende.

### 2.1 Terminologie

#### *Gegenstand und Individuum*

Den Begriff *Gegenstand* verwende ich, wie in der Logik üblich, als allgemeinsten Prädikator (Lorenz 2004). Das heißt, der Begriff wird „im weitesten Sinne gebraucht, nämlich für alles das, worüber eine Aussage gemacht werden kann. Danach zählen wir zu den Gegenständen nicht nur Dinge, sondern auch Eigenschaften und Beziehungen, Klassen und Relationen, Zustände und Vorgänge, ferner Wirkliches und Unwirkliches“ (Carnap 1928: 1; vgl. Quine 1948).

Der Begriff *Individuum* hat mehrere Bedeutungen, je nach Gebrauchskontext und zum Teil auch mehrere innerhalb eines Kontextes.<sup>22</sup> Ich analysiere ihn hier nur soweit es notwendig erscheint, um seine Verwendung in dieser Arbeit

---

<sup>22</sup> Zu einer umfassenden Erörterung siehe Borsche 1976, Frank 1986, Habermas 1992, Jörissen 2000, Kobusch 1976, Lorenz 2004c, Oeing-Hanhoff 1976, Pieper 1973, Prechtel 1999b sowie die bei diesen Autoren genannte Literatur.

einschließlich der in ihr dargestellten biologischen Theorien zu klären.

Als Individuum im weitesten Sinne wird jeder bestimmte raum-zeitliche, also *empirische Gegenstand* bezeichnet. Diese Bedeutung impliziert nur, dass dem Gegenstand irgendeine räumliche Kohärenz und Abgegrenztheit von anderen Gegenständen sowie eine gewisse zeitliche Konstanz zukommt oder zugeschrieben wird, so dass er zumindest numerische synchrone und diachrone Identität besitzt<sup>23</sup> (Henrich 1979, Jörissen 2000: 22, Prechtel 1999a, Windelband 1910). Ob er qualitativ einmalig ist, also eine nur ihm und keinem anderen Gegenstand zukommende, exklusive Eigenschaft oder Eigenschaftskombination aufweist (qualitative Individualität / Identität) – was in nahezu jeder Theorie für jeden empirischen Gegenstand angenommen wird<sup>24</sup> – ist dabei unerheblich; der Gegenstand muss nur einmalig sein, insofern er *eine* bestimmte Raum-Zeit-Stelle besetzt (quantitative oder numerische Individualität / Identität). In diesem Sinne sind zum Beispiel auch ein Schwefelatom und ein Sandhaufen Individuen.

Im wörtlichen Sinne sind Individuen nur solche empirischen Gegenstände, die *unteilbar* sind (griechisch: *a-tomos*, lateinisch: *in-dividuum*). Nach der Art und Weise der geforderten Unteilbarkeit lassen sich zwei Bedeutungen dieses Individuumsbegriffs unterscheiden. Individuen im weiten wörtlichen Sinne sind solche, die im logischen Sinne unteilbar

---

<sup>23</sup> Busse (1928: 29-31) bezeichnet die synchrone Einheit einer Vielheit als Individualität, die diachrone Einheit im Wandel als Identität.

<sup>24</sup> So konstatieren Hempel & Oppenheim: „Every individual event, in the physical sciences no less than in psychology or the social sciences, is unique in the sense that it, with all its peculiar characteristics, does not repeat itself“ (1948: 142). Entsprechend, wenn auch in letztlich ganz anderer Intention, heißt es bei Rickert: „Wir müssen uns darauf besinnen, daß *jeder* körperliche oder seelische Vorgang, so wie wir ihn unmittelbar erfahren oder erleben, ein 'Individuum' ist, d. h. ein Gebilde, das ... von allen andern körperlichen oder seelischen Vorgängen verschieden, sich niemals wiederholt“ (1929: 198; vgl. 1926: 105 f.).

sind: Werden sie physisch, im geometrischen Raum geteilt, so muss man Teile erhalten, die nicht von derselben logischen Art sind wie das Geteilte. Ein Individuum ist demnach ein solcher empirischer Gegenstand, der, in aristotelischer Terminologie, anhomöomer ist. Anhomöomer sind ein Schwefelatom und ein Buch ebenso wie Lebewesen,<sup>25</sup> nicht aber ein Schwefel- oder ein Sandhaufen, weil deren Teile kleinere Haufen derselben Art sind, solange die Teilung nicht zu einzelnen Schwefelatomen bzw. Sandkörnern geführt hat. (Kobusch 1976: 302, Lorenz 2004a-d, Schark 2005: 120-122, 150-153) Für diesen Individuumsbegriff ist es, wie für den numerischen, unerheblich, ob und in welcher Weise der Gegenstand qualitativ einmalig ist.

Im engen wörtlichen Sinne sind Individuen nur solche empirischen Gegenstände, die außer im logischen noch in anderem Sinne unteilbar sind. Zur Extension dieses Individuumsbegriffs gehören (zumindest) alle *Lebewesen*. Während die logische Unteilbarkeit allein in unseren begrifflichen Unterscheidungen gründen kann, muss ein Individuum im engen Sinne selbst konstitutiv für seine Einheit sein: Seine syn- und diachrone Kohärenz (also seine Individualität im Raum und Identität in der Zeit) muss zu seinem Wesen gehören. Zudem muss seine qualitative Einmaligkeit, die Exklusivität der Kombination seiner Eigenschaften, auf sein Wesen bezogen sein; sie darf also nicht nur zufälligerweise so beschaffen sein, wie sie beschaffen ist.<sup>26</sup> Demzufolge muss ein Individuum im engen wörtlichen Sinne seine Eigenschaften in irgendeiner Weise selbst bestimmen (interne Kausalität), es darf nicht *nur* durch anderes bestimmt sein (externe Kausalität). Individuierung bedeutet demnach die Selbstrealisierung eines Einzelnen (Pieper 1973: 732, Habermas 1992: 190 f.).

---

<sup>25</sup> Für sogenannte modulare Organismen und Organismen mit totipotenten Zellen gilt dies nicht unbedingt. Siehe hierzu Begon et al. 1986: 124-130, Trepl 2005: 98-103.

<sup>26</sup> Vgl. Rickert 1926: 105 f., 1929: 198, 308-324, Trepl 2005: 95 f.

Im engsten wörtlichen Sinne sind nur *Personen* Individuen. Personen unterscheiden sich, nach den heute verbreitetsten Auffassungen, darin von Lebewesen, dass ihre Individualität durch ihr Selbstbewusstsein konstituiert wird, sie sich also ihrer syn- und diachronen Identität bewusst sind, und dass sie Autonomie besitzen, also sich selbst Ziele setzen und ihr Handeln als gerichtet auf diese hin verstehen.<sup>27</sup> (Vgl. Leibniz' Theorie der vernunftbegabten Monaden mit 'Apperzeption'; siehe S. 436.)

Ich verwende die Begriffe *Individuum* und *Individualität* in dieser Arbeit nur im wörtlichen Sinne. Statt von Individualität im Sinne von numerischer Individualität spreche ich von *Singularität*;<sup>28</sup> singuläre Gegenstände nenne ich auch kurz '*Einzelne*'. (Als Einzelne bezeichne ich auch Individuen im wörtlichen Sinne, sofern nur ihre Singularität gemeint ist.)

### *System, Komponente und Umwelt*

Als *System* bezeichne ich in dieser Arbeit jeden Gegenstand, der als aus mehreren Gegenständen zusammengesetzt oder in mehrere Gegenstände gegliedert angesehen wird. Jede beliebige Vielheit von Gegenständen kann demnach ein System sein – unabhängig davon, ob oder wie deren Gegenstände voneinander abhängig sind und durch was für ein Prinzip diese Vielheit abgegrenzt ist. Ich verwende somit einen *weiten Systembegriff* (und zwar den klassischen physikali-

---

<sup>27</sup> Vgl. Burkard 1999a, Krebs et al. 2004, Lotz 1998a, Pieper 1973: 732 f., Windelband 1910: 7, 21 f.

<sup>28</sup> Vgl. Habermas (1992: 192): „Während die *Singularität* eines Gegenstandes im Sinne einer numerisch feststellbaren Identität erklärt werden kann, möchte ich fortan von der *Individualität* eines Seienden nur dann sprechen, wenn dieses sich von allen (oder wenigstens den meisten) anderen Dingen durch qualitative Bestimmungen unterscheiden läßt.“

schen). Dieser umfasst, was traditionell als Ganzheit oder aber als Gesamtheit bezeichnet wird.<sup>29</sup> Ich unterscheide dann Theorien über drei verschiedene Arten von Systemen: aggregierte, interaktionistische und organische.

Einen Gegenstand nenne ich *Komponente*, wenn er als einem System zugehörig, als Teil einer Ganzheit oder auch Gesamtheit betrachtet wird. Da 'System' und 'Komponente' – wie 'Art' und 'Gattung' in der Logik (anders als in der Biologie) – *relative Begriffe* sind, können Systeme als Komponenten eines übergeordneten Systems, Komponenten als untergeordnete Systeme thematisiert werden. Folglich muss immer klar bestimmt sein, Systeme bzw. Komponenten welcher Ebene gerade thematisiert werden.

Als die *Umwelt* eines Systems bezeichne ich alle Gegenstände, die (nicht seine Komponenten sind und) es beeinflussen, sowie alle Gegenstände, auf die es selbst einwirkt. Der Umweltbegriff bezeichnet demnach ein kausales Verhältnis und nicht, wie der Begriff der Umgebung, ein räumliches, wenngleich alle empirischen Gegenstände der Umwelt von Systemen (definitionsgemäß) im Anschauungsraum, im konkreten, physikalischen Raum existieren.<sup>30</sup>

Einen *weiten Systembegriff* verwendet auch Esfeld (2002a: 240) in seiner Studie zum Holismus: „Der Ausdruck 'System' wird hier in einem weiten Sinne gebraucht, gemäß dem alles, von dem Eigenschaften prädiert werden können, ein System ist.“ Esfeld unterscheidet dann zwischen atomistischen und holistischen Systemen (ebd.: 20). Entsprechend verfährt

---

<sup>29</sup> Wird eine Vielheit von Gegenständen eine *Ganzheit* genannt, ist zumeist gemeint, dass ihr das Prinzip ihrer Einheit (in der fraglichen Hinsicht) immanent ist; meint man, dieses sei ihr äußerlich, spricht man zumeist von einer *Gesamtheit*.

<sup>30</sup> Zu diesem Umweltbegriff vgl. für die Biologie Uexküll 1909, Friederichs 1943, 1957, Schwerdtfeger 1977, 1978: 34, Trepl 2005: 105-117, für die Systemtheorie Hall & Fagen 1956 / 1968: 83, Müller 1996: 203.

Wimsatt (1986: 259), der dann ebenfalls zwei Arten von Systemen unterscheidet: „systems which are mere 'aggregates' of their parts (such as a heap of stones) and systems which are 'complex organized wholes' (such as biological organisms).“

Andere Autoren gebrauchen dagegen einen *engeren Systembegriff*: Es werden nur solche Vielheiten von Gegenständen Systeme genannt, in denen die Gegenstände sich beeinflussen; alle anderen Vielheiten werden als Aggregate etc. bezeichnet. So konstatiert Caswell (1976: 327): „A system, by any of the commonly encountered definitions, is (1) a collection of entities which, (2) influence each others' behavior.“ Solche Systeme bezeichne ich, nach der Art der angenommenen Beeinflussung, als interaktionistisch oder organisch.

Manche Autoren verwenden einen *noch engeren Systembegriff*, dem zufolge nur bestimmte Vielheiten interagierender Gegenstände Systeme sind. So definiert Rapoport (1968: XVII): „A whole which functions as a whole by virtue of the interdependence of its parts is called a *system*“. Ähnlich wird der Systembegriff auch von Odum (1971: 4) und Bunge (1979: 3 f.) gebraucht – sowie von Luhmann (1987: 16); dieser fasst unter den Systembegriff nur Organismen, psychische Systeme und soziale Systeme, die autopoietisch seien, sowie Maschinen.

Meine Wahl eines weiten Systembegriffs ist nicht einer ontischen, epistemischen oder methodischen Präferenz im Hinblick auf biologische Systeme geschuldet, sondern einer methodischen Präferenz bei der metatheoretischen Analyse biologischer Theorien: Es erscheint mir vorteilhaft, über einen einheitlichen, umfassenden Begriff zu verfügen, der bezeichnet, in welcher Hinsicht ich die Theorien untersuche. Die Differenz zwischen verschiedenen Theorien von Systemen ist dann adjektivisch zu kennzeichnen.



Unter einer *Systemauffassung* verstehe ich jede Theorie über Systeme, unabhängig davon, (a) ob sie sich selbst als systemisch oder systemtheoretisch bezeichnet und (b) was in ihr als das Prinzip der Einheit und Abgrenzung von Systemen angesehen wird. Die 'alte Systemtheorie' in der Biologie, wie sie seit den 1920er Jahren entwickelt worden ist (Bertalanffy 1932, Tansley 1935), die Allgemeine Systemtheorie (Bertalanffy 1945, 1950, 1951, 1962, 1968), die Neue Systemtheorie (Luhmann 1971, 1971a, Maturana & Varela 1973) und Bunges (1979) Systemismus stellen also Teilmengen dessen dar, was ich unter den Begriff Systemauffassung subsumiere.<sup>31</sup>

### *Allgemeines*

Den Begriff *Allgemeines* verwende ich nur in einer Bedeutung, nämlich der klassenlogischen. Er bezeichnet dann etwas, das sich bei mehr als einem Gegenstand vorfindet oder zumindest vorfinden lassen könnte (vgl. Løgstrup 1981: 284, Ridder 2002: 6, Schneider 2004). Das heißt – wie ich noch genauer ausführe (siehe S. 63 ff.) –, etwas Allgemeinem muss eine Äquivalenzrelation zugrundeliegen, wie es zum Beispiel bei einer Klasse oder einem Gesetz der Fall ist. Ein System dagegen ist, nach dieser Definition, nicht etwas Allgemeines, sondern ein Einzelnes oder ein Individuum (höherer Ordnung).

Vor allem in älterer Literatur wird der Begriff Allgemeines allerdings *außerdem* in mereologischer Bedeutung verwendet, um Ganze, Ganzheiten oder – in meiner Terminologie – Systeme zu bezeichnen. So verfährt beispielsweise Hegel, wenn er zwischen abstrakter und konkreter Allgemeinheit unterscheidet (Enzyklopädie, § 163-165, Logik II, 3., 1., 1),

---

<sup>31</sup> Zu den Differenzen zwischen diesen Systemauffassungen siehe Müller 1996, Schwegler 1992, Voigt 2001, Weckowicz 2000.

und auch Rickert in seiner Unterscheidung von vier Arten von Allgemeinen (1929: 474, 737-754).

Diese weitere Begriffsverwendung ist gerechtfertigt, da auch ein System etwas ist, das für mehrere Individuen 'Geltung' hat. Ich wähle dennoch die engere Definition von 'Allgemeines', weil es für diese Arbeit wichtig ist, klar zwischen der mereologischen Bestimmung von Individuen (Verhältnis zu Systemen) und ihrer klassenlogischen Bestimmung (Verhältnis zu Klassen / Allgemeinbegriffen / Gesetzen) zu unterscheiden (siehe S. 63 ff.).

### *Art-Begriff*

Der Begriff *Art* wird in der Biologie auf viele verschiedene Weisen verwendet. (1) 'Art' wird im Sinne eines sogenannten *Art-Begriffs* (*species concept*) verwendet, also um über Theorien darüber zu sprechen, was eine Art ontologisch ist. (2) Mit 'Art' ist ein bestimmter taxonomischer Rang gemeint (*species category*), nämlich die Art im Gegensatz zur Gattung, Familie usw. (3) Von 'Art' wird im Sinne von Arttaxon (*species taxon*) gesprochen; das heißt, es sind Namen für bestimmte Mengen konkreter Lebewesen wie 'Fliegenpilz' ('*Amanita muscaria*') und 'Sand-Birke' ('*Betula pendula*') gemeint. (Vgl. Bock 2004.)

Hier gehe ich nur auf den *Art-Begriff* (1) ein. Dabei genügt es im Rahmen dieser Arbeit, zwei Verwendungsweisen dieses Begriffes zu unterscheiden. Die eine Verwendungsweise wird üblicherweise als 'biologischer Artbegriff' bezeichnet, weil sie für die Biologie charakteristisch sein soll; die andere nenne ich einen 'logischen Artbegriff', weil sie dem in der Logik gebräuchlichen entspricht.

Für den *logischen Artbegriff* ist charakteristisch, dass 'Art' als Allgemeinbegriff (Intension) bzw. im Sinne einer Klasse (Ex-

tension) verwendet wird.<sup>32</sup> Das heißt, zu einer Art gehören alle Organismen, die in bestimmten Merkmalen übereinstimmen, zum Beispiel in morphologischen (Morphospezies). Ein Arttaxon ist demnach der Name für eine *Klasse* von Gegenständen. (Ausführlicher zum Klassenbegriff siehe S. 65.) Der Artbegriff wird somit grundsätzlich wie in der Logik verwendet, mit dem Unterschied, dass er dort ein relativer Begriff ist (jede Gattung kann, infolge erneuter Verallgemeinerung, als Art einer übergeordneten Gattung auftreten), in der Biologie dagegen einen bestimmten taxonomischen Rang bezeichnet (ausführlich dazu siehe Willmann 1985).

Es lassen sich zwei ontisch konträre Varianten des logischen Artbegriffs unterscheiden: Vertreter eines *realistischen* logischen Artbegriffs nehmen an, dass die Natur von sich aus in Arten von Lebewesen unterteilt ist, von denen jede durch eine bestimmte Merkmalskombination charakterisiert ist; lägen diese einer Klassifikation zugrunde, so sei die Klassifikation natürlich, andernfalls künstlich.<sup>33</sup> Es wird also ein Universalienrealismus in Bezug auf Arten vertreten: „Natural kinds are special sorts of classes that exist independently of our systems of classification and the way the world turns out to be“ (Brogaard 2004: 223). Vertreter des *nominalistischen* logischen Artbegriffs leugnen die Existenz natürlicher Arten. Ziel von Klassifikationen könne es nur sein, Organismen anhand solcher Merkmale zusammenzufassen, die eine für den Beobachter zweckmäßige Ordnung der Vielzahl von Organismen erlauben. Klassifikationen sind demzufolge

---

<sup>32</sup> Als *Extension* oder Umfang eines Begriffs wird die Anzahl der Elemente bezeichnet, die unter ihn als Klasse fallen, als *Intension* oder Inhalt eines Begriffs, das sind die von ihm ausgedrückten Eigenschaften (welche ihn als Klasse definieren).

<sup>33</sup> Eine Klassifikation heißt natürlich, wenn die Klassifikationsgesichtspunkte eine Unterteilung begründen, die in der Natur, im Wesen des klassifizierten Gegenstandsbereichs liegt, andernfalls heißt sie künstlich (Wolters 2004a: 409). Zur Frage, wann eine Klassifikation bzw. Art natürlich ist, vgl. LaPorte 2004: 8 ff.

immer künstlich. (Ausführlicher zum Universalienrealismus und Nominalismus siehe S. 68.)

Der *biologische Artbegriff* (Biospezies, *biological species concept*) ist vor allem infolge der Arbeiten von Mayr in der Biologie gebräuchlich geworden. Mayr definiert: „Species are groups of actually or potentially interbreeding natural populations, which are reproductively isolated from other such groups“ (1942: 120; vgl. 1975: 31). Eine Art ist in dieser Theorie nicht eine Klasse, sondern ein *Individuum*.<sup>34</sup>

Zu beachten ist also, dass der Art-Begriff in der Biologie auf kategorial verschiedene Gegenstände angewandt wird: nämlich auf Klassen und auf Individuen. (Zur ontologischen Differenz zwischen Klassen und Individuen / Systemen siehe Kapitel 3, S. 65 ff.)

---

<sup>34</sup> Ob Arten im Sinne des biologischen Artbegriffs Individuen sind, ist allerdings nicht unumstritten. Vgl. hierzu die in Fußnote 87, S. 62 angegebene Literatur.

## 2.2 Wissenschaftstheoretische Prämissen

„Die Frage: Summe oder Ganzheit? scheint keine Tatsachenfrage, sondern eine Angelegenheit der willkürlichen Festsetzung zu sein.“ (Schlick 1938 / 1965: 217)

Einleitend habe ich wissenschaftstheoretische Prämissen dieser Arbeit benannt. Ich habe gesagt, dass der Theoriebildung in der Biologie, zumeist implizit, allgemeine theoretische Annahmen zugrunde liegen, die Konstitutionsbedingungen ihrer Gegenstände sind. Diesen konstitutiven Ideen haben ich den Status eines 'kulturellen Apriori' zugeschrieben. Diese Prämissen und die ihnen zugrunde liegende wissenschaftstheoretische Position möchte ich im Folgenden erläutern.

Zunächst gehe ich auf die Rolle theoretischer Grundannahmen in der Wissenschaft ein. Dazu behandle ich die Kritik am Induktivismus und Verifikationismus durch Poppers kritischen Rationalismus und die Kritik an Poppers Falsifikationismus, die zu Kuhns Paradigmen-Theorie und Lakatos' Theorie konkurrierender Forschungsprogramme führt. Danach lege ich dar, was ich unter einer Konstitution empirischer Gegenstände verstehe und warum ich von einem historischen und kulturellen 'Apriori' spreche.

# Theoretische Grundannahmen in der Wissenschaft

## *Kritik am Induktivismus*

Mit meiner wissenschaftstheoretischen Position folge ich grundsätzlich der aus verschiedenen philosophischen Richtungen kommenden Kritik an der induktivistischen Methodologie, die für den Empirismus und Positivismus charakteristisch ist.

Der Kern des *Induktivismus* lässt sich immer noch anhand von Francis Bacons (1620) Programm der Wissensgewinnung explizieren: (1) Alles Wissen basiert auf der *unvoreingenommenen Beobachtung* von Tatsachen; Vorurteile jeglicher Art (*idola*) müssen vermieden werden. (2) Alle legitimen Hypothesen beruhen auf *Verallgemeinerungen* unvoreingenommener Beobachtungen von Einzelfällen (Induktionsschluss). (3) Verallgemeinerungen werden durch Ansammlung weiterer entsprechender Beobachtungen gestützt; zudem kann eine Theorie durch deduktiven Abstieg zu Beobachtungskonsequenzen überprüft werden (Verifikationismus). (4) Wenn konkurrierende Hypothesen darüber bestehen, was die Ursache von etwas ist, kann durch ein geeignetes Experiment (*experimentum crucis*) eindeutig entschieden werden, welche Hypothese zutrifft.

Aus der Vielzahl von Argumenten *gegen den Induktivismus* sind hier insbesondere zwei relevant:<sup>35</sup> (1) Wahrnehmung ist kein passiv-abbildender Vorgang, und zwar grundsätzlich nicht und nicht nur im Falle von Sinnestäuschungen (Merleau-Ponty 1945). (2) *Beobachtungen sind immer theoriebeladen bzw. theoriegeleitet*. Daten sind immer schon durch Hypothesen strukturiert (Duhem 1906, Popper 1935, 1949: 'Scheinwerfertheorie' statt 'Kübeltheorie' der Beob-

---

<sup>35</sup> Vgl. Hesse 2002: 120-122, Poser 2001b: 126-131.

achtung). Das zeigt sich schon daran, dass Beobachtungen mit Allgemeinbegriffen beschrieben werden, welche eine Beobachtung nicht nur klassifizieren, sondern auch in einen Zusammenhang mit andern Begriffen stellen (Hegel 1807 / Phänomenologie, Cassirer 1910, Sellars 1956).<sup>36</sup> (3) Es gibt keine *experimentum crucis*: Selbst wenn eine potenzielle Ursache ausgeschlossen werden kann, kann dadurch die andere nicht verifiziert werden, denn es ist nicht gewiss, dass die alternativen Erklärungen den Spielraum der möglichen Ursachen ausschöpfen (Duhem 1906).<sup>37</sup>

### *Kritischer Rationalismus und Falsifikationismus*

Als Kritik am Induktivismus entwickelt Popper (1935, 1949, 1973) seinen kritischen Rationalismus: (1) Wissenschaftliche Erkenntnis muss auf der *hypothetisch-deduktiven Methode* beruhen. Eine methodologisch qualifizierte Wissenschaft zeichnet sich nicht durch die Vermeidung von Vorurteilen aus, sondern durch deren Kontrolle: Sie wählt Gesichtspunkte nach Maßgabe theoretischer Vorstellungen. (2) Allgemeine Hypothesen sind nicht durch Tatsachenaussagen verifizierbar, da die Reihe der relevanten Tatsachenaussagen nicht abschließbar ist; deshalb muss *kritisch* verfahren werden: Es müssen Hypothesen aufgestellt werden und es muss versucht werden, diese zu falsifizieren (Falsifikationismus). „Der grundlegende Unterschied zwischen meinem Ansatz und demjenigen, den ich schon vor langer Zeit 'induktivistisch' genannt habe, ist meine Betonung der *negativen Argumente*

---

<sup>36</sup> Hegel kritisiert die Annahme einer unmittelbaren sinnlichen Gewissheit, Sellars spricht vom 'Mythos des Gegebenen'.

<sup>37</sup> Das sogenannte *Induktionsproblem*, dass der Schluss von Einzelfällen auf ein allgemeingültiges Gesetz (Induktionsschluss) kein Beweis im Sinne der Logik sei (Hume 1748, Popper 1935), ist ein weiterer Standardeinwand gegen den Induktivismus, für uns hier aber weniger entscheidend.

wie Gegenbeispiele, Widerlegungen, Widerlegungsversuche – kurz: Kritik –, während der Induktivist den Nachdruck auf die 'positiven Fälle' legt“ (1973: 32 / I, 8, 5). (3) Theorien, die nicht falsifizierbar sind, müssen – so Poppers Lösung des Abgrenzungsproblems empirisch-wissenschaftlicher Behauptungen von metaphysischen – grundsätzlich zurückgewiesen werden (1935 / 1994: 255). „Insofern sich die Sätze einer Wissenschaft auf die Wirklichkeit beziehen, müssen sie falsifizierbar sein, und insofern sie nicht falsifizierbar sind, beziehen sie sich nicht auf die Wirklichkeit“ (1994: 256; im Original kursiv). (4) Das Verhältnis von Erfahrung und Hypothesen besteht darin, dass aus diesen sogenannte Basissätze abgeleitet werden, die durch jene zu falsifizieren versucht werden. Wird ein Basissatz falsifiziert, muss die zugrunde liegende Hypothese aufgegeben werden, da sie nicht mehr als realistische Beschreibung der Welt dienen kann. Hypothesen bewähren sich in dem Maße, wie sie durch möglichst strenge Prüfungen noch nicht falsifiziert worden sind (Bewährung unter Fallibilismusvorbehalt).

### *Kritik am Falsifikationismus*

Folgt man Popper, so sind zwar apriorische Momente als Grundlage wissenschaftlicher Erkenntnis eingeführt; nicht zu erwarten ist aber, dass konkurrierende Hypothesen dauerhaft Bestand haben, da eine von beiden recht bald falsifiziert werden müsste. Der Falsifikationismus ist indessen nicht ohne Kritik geblieben.

(1) Das entscheidende theoretische Argument gegen den Falsifikationismus besteht darin, dass Theorien nicht nur nicht verifizierbar, sondern auch *nicht* mit voller logischer Sicherheit *als falsch erweisbar* sind: Eine notwendige Bedingung für eindeutige Falsifikation ist nicht erfüllt, da eine unfehlbare empirische Basis nicht existiert. Denn



Beobachtungen sind eben immer theoriebeladen; es lässt sich keine klare Grenze ziehen zwischen Beobachtungen und theoretischem Wissen.<sup>38</sup> (Quine 1951, Kuhn 1962, Lakatos 1970, 1974a: 93-113, 1982: 11-30)

Für alle Phänomene gibt es inhaltlich unverträgliche, aber empirisch äquivalente Erklärungen (Unterbestimmtheit im Sinne von Duhem 1906 und Quine 1951). Ähnlich nimmt Kuhn (1962) an, dass keine eindeutige Beurteilung alternativer Theorien möglich ist, da eine Mehrzahl und Mehrdeutigkeit methodologischer Kriterien besteht; konkurrierende Theorien mögen zwar nicht empirisch äquivalent sein, aber wegen unterschiedlicher Stärken und Schwächen bleibt ein Leistungsvergleich ohne eindeutiges Ergebnis (Kuhn-Unterbestimmtheit). Wenn überhaupt, dann werden nicht einzelne, isolierte Hypothesen falsifiziert, sondern ganze *Hypothesenkomplexe* (Duhem-Quine-These<sup>39</sup>). „Unsere Sätze über die äußere Realität stehen dem Tribunal der Sinneserfahrung nicht einzeln gegenüber, sondern als ein zusammenhängendes Ganzes“ (Quine 1952 / 1998: 19).

(2) Zudem sind Einwände gemacht worden, die sich auf die Praxis der Wissenschaft beziehen: (a) Wird die Prognose einer Theorie durch ein Experiment nicht bestätigt, gibt es immer Möglichkeiten einer Korrektur der Theorie (Immunsierung; Exhaustion) (Duhem 1906, Kuhn 1962, Holzkamp 1968, Lakatos 1970, 1971). So ist Lakatos überzeugt, dass „kein experimentelles Ergebnis je eine Theorie töten kann: Jede Theorie kann von Gegenbeispielen entweder durch eine Hilfhypothese oder durch eine geeignete Umdeutung ihrer Termini gerettet werden“ (1974a: 114). Ein Zusammenstoß zwischen einer spezifischen Theorie und einer Tatsache ist keine Falsifikation (aber ein Widerspruch), da *entschieden*

---

<sup>38</sup> Dieses Argument läuft auf eine Kritik am ontologischen Realismus hinaus, da diesem die Annahme zugrunde liegt, Erkenntnissubjekt und Erkenntnisobjekt seien prinzipiell separierbar (siehe S. 38).

<sup>39</sup> Siehe Duhem 1906, Quine 1951, 1952. Siehe auch Cassirer 1910.

werden muss, ob die Ceteris-paribus-Klausel<sup>40</sup> oder die Theorie verworfen werden soll (Lakatos 1982: 25 f.); „das Ersetzen der Ceteris-paribus-Klausel durch eine andere gestattet die Beibehaltung der *spezifischen* Theorie, was immer auch das Ergebnis der Prüfung sein mag“<sup>41</sup> (Lakatos 1974a: 99). (b) Falsifikationen haben in der Wissenschaft nicht die Bedeutung, die Popper fordert (Lakatos 1982: 49-67). „Kein bisher durch das historische Studium der wissenschaftlichen Entwicklung aufgedeckter Prozeß hat irgendeine Ähnlichkeit mit der methodologischen Schablone der Falsifikation durch unmittelbaren Vergleich mit der Natur“ (Kuhn 1962 / 1993: 90). (c) Wenn als Abgrenzungskriterium für die 'Wissenschaftlichkeit' einer Theorie gelten soll, dass sie falsifizierbar ist, dann muss sie gewisse beobachtbare Sachverhalte verbieten können; gerade dies können aber die meisten bewunderten wissenschaftlichen Theorien nicht (Lakatos 1982: 13-15, 1974a: 99).

*Zusammenfassen* möchte ich diese Kritik am Falsifikationismus so: Die Theorieabhängigkeit von Beobachtungen verleiht Theorien, der Möglichkeit nach und in der Realität, ein großes Beharrungsvermögen gegen widersprechende Beobachtungen.

### *Theorie der Paradigmen oder Forschungsprogramme*

Aus der Kritik am Falsifikationismus haben *Kuhn* (1962, 1970) und *Lakatos* (1970, 1971) – trotz aller Differenzen<sup>42</sup> –

---

<sup>40</sup> Die Ceteris-paribus-Klausel ist die Annahme, dass alle außer den bewusst variierten Randbedingungen gleich bleiben, also andere Faktoren keine Auswirkungen haben.

<sup>41</sup> Wiens 1977 verfährt so in seiner Kritik an der synökologischen Konkurrenztheorie (siehe S. 320 dieser Arbeit).

<sup>42</sup> Lakatos versucht die Theorien von Popper und Kuhn zu verbinden: Er entwickelt den Falsifikationismus von Popper zu einem 'raffinierten Falsifikationismus', um Kuhns Theorie wissenschaftlicher Revolu-

beide eine Wissenschaftstheorie entwickelt, die folgende Annahmen macht: Spezielle Theorien und Erklärungen werden innerhalb eines bestimmten Rahmens, einer *disziplinären Struktur*<sup>43</sup> (Kuhn) oder eines *Forschungsprogramms* (Lakatos), entwickelt. Eine disziplinäre Struktur bzw. ein Forschungsprogramm umfasst oft unbewusste, allgemeine theoretische Grundannahmen metaphysischer und methodologischer Art, die die allgemeine Beschaffenheit der zu untersuchenden Gegenstände und Prozesse betreffen<sup>44</sup> und bestimmen, welche Art von Fragen überhaupt gestellt und wie sie gelöst werden sollen (Kuhn 1962 / 1993: 55<sup>45</sup>). Diese allgemeinen theoretischen Grundannahmen haben konventionellen Charakter, sind „ein relatives Apriori konventionalistischer Art“ (Poser 2001b: 158). Sie sind aber nicht etwa die Folge eines zu vermeidenden externen intellektuellen Einflusses auf die Wissenschaft, sondern ein nicht eliminierbarer interner Faktor mit positiven Funktionen: „Was für Popper ... *externe*, einflußreiche Metaphysik ist, wird hier zum *internen* 'harten Kern' eines [Forschungs-]Programms“ (Lakatos 1974: 280).<sup>46</sup>

---

tionen zu berücksichtigen, aber gegen Kuhn an Poppers Annahme eines rationalen Fortschritts in der Wissenschaft festzuhalten.

<sup>43</sup> Von anderen Autoren und von Kuhn selbst ist beklagt worden, dass der Begriff *Paradigma* in Kuhn 1962 unklar ist, da er verschiedene Bedeutungen hat (vgl. Mastermann 1974). Kuhn (1970 / 1993: 193-203) hat ihn durch den Begriff der *disziplinären Struktur* ersetzt und innerhalb dieser insbesondere vier Arten von Komponenten unterschieden: symbolische Verallgemeinerungen, metaphysische Paradigmata oder metaphysische Teile von Paradigmata, Werte und Musterbeispiele (*exemplars*).

<sup>44</sup> Kuhn (1993: 195) nennt als Beispiel: „(A)lle wahrnehmbaren Phänomene gehen auf die Interaktion qualitativ neutraler Atome im leeren Raum zurück“.

<sup>45</sup> Siehe auch Kuhn 1993: 116. Vgl. Poser 2001b: 141-149, 157-160, 166.

<sup>46</sup> Foucault (1966 / 1991: 11) interpretiert entsprechend „das Unbewußte der Wissenschaft“ nicht – wie es die übliche Wissenschaftsgeschichte tue – als „die negative Seite der Wissenschaft“, nicht als „das, was ihr Widerstand leistet, sie vom Wege abbringt oder sie stört.“ Vielmehr beabsichtigt er, „ein *positives Unbewußtes* des Wissens zu enthüllen: eine Ebene, die dem Bewußtsein des Wissen-

Spezielle Hypothesen sind ohne Bezug auf diese Prämissen nicht verständlich bzw. formulierbar; „vom Paradigma abfallen hieße, die Wissenschaft, die es definiert, nicht mehr ausüben“ (Kuhn 1993: 47 f.<sup>47</sup>). „Ohne Paradigmen wäre [nach Kuhn] Wissenschaft gar nicht möglich, weil sie Orientierungsideale darstellen, auf deren Folie ein Phänomenbereich geordnet wird“ (Poser 2001b: 145, im Original kursiv).

Etwas genauer erläutern möchte ich diese Auffassung anhand von *Lakatos' Methodologie der wissenschaftlichen Forschungsprogramme*. Ich wähle die Theorie von Lakatos, weil für Kuhn die von ihm so genannte 'Normalwissenschaft' (*normal science*) dadurch geprägt ist, dass ein einzige disziplinäre Struktur monopolartig herrscht, wohingegen für Lakatos – wie auch ich annehme – die gleichzeitige Existenz mehrerer, konkurrierender Forschungsprogramme die Regel ist<sup>48</sup>, und weil ich davon ausgehe, dass eben deshalb in der Biologie eine Vielzahl konkurrierender Theorie existiert.

Forschungsprogramme sind charakterisiert durch einen 'harten Kern'. Im Falle des Forschungsprogramms der Newtonschen Physik besteht dieser aus dem Gravitationsgesetz und den drei Gesetzen der Mechanik (Lakatos 1982: 4), also Trägheits-, Aktions- und Reaktionsprinzip. Dieser Kern wird von den Forschern konventionell akzeptiert, als unverzichtbar angesehen, da er die konstitutiven Grundüberzeugungen des Forschungsprogramms enthält, und deshalb gegen Falsifizierung immunisiert (*negative Heuristik*). Die negative Heuristik spezifiziert zudem den 'harten Kern' des Programms, indem sie festlegt, wie der Gegenstand nicht

---

schaftlers entgleitet und dennoch Teil des wissenschaftlichen Diskurses ist“ (ebd.: 11 f.). Dieses Unbewusste bezeichnet Foucault als epistemologische Felder, Episteme oder fundamentale Modi des Wissens (ebd.: 24, 310).

<sup>47</sup> Vgl. Lakatos 1974: 284, 1974a: 129.

<sup>48</sup> Vgl. Lakatos 1982: 68, Poser 2001b: 163 f.

untersucht werden darf.<sup>49</sup> (1974a: 129-131, 1974: 280, 1982: 4, 49)

Immunisiert wird der harte Kern durch einen *Schutzgürtel von Hilfhypothesen*, die dem Prinzip der Falsifizierbarkeit unterworfen werden. Hilfhypothesen, die sich nicht bewähren, müssen durch andere ersetzt werden. „Die negative Heuristik des Programms verbietet uns, den Modus tollens gegen diesen 'harten Kern' zu richten. Stattdessen müssen wir unseren Scharfsinn einsetzen, um 'Hilfhypothesen' zu artikulieren, ja selbst zu erfinden, die dann einen Schutzgürtel um den Kern bilden. Und wir müssen den Modus tollens auf sie umlenken. Es ist dieser Schutzgürtel von Hilfhypothesen, der dem Stoß der Überprüfungen standhalten, der geordnet und wiedergeordnet, ja sogar völlig ersetzt werden muß, um den so gehärteten Kern zu verteidigen“ (1974a: 129 f.).

Es ist die '*positive Heuristik*' eines Forschungsprogramms, die „die Probleme definiert, die Konstruktion eines Gürtels von Hilfhypothesen skizziert, Anomalien<sup>50</sup> voraussieht und sie siegreich in Beispiele verwandelt“ (1974: 280; vgl. 1982: 4, 49-67); „die positive Heuristik besteht aus einer partiell artikulierten Reihe von Vorschlägen oder Hinweisen, wie man die 'widerlegbaren Fassungen' des Forschungsprogramms verändern und entwickeln soll und wie der 'widerlegbare' Schutzgürtel modifiziert und raffinierter gestaltet

---

<sup>49</sup> Schwarz (2000) rekonstruiert als harten Kern der frühen Limnologie (Forbes, Forel, Zacharias) die Idee 'Mikrokosmos See', welche die negative Heuristik enthält, dass Seen nicht anders denn als abgeschlossene Ganze betrachtet werden dürfen.

<sup>50</sup> „Ein Vorgang, der durch einen Satz *A* beschrieben wird, heiße eine '*Anomalie* in bezug [sic] auf eine Theorie *T*', wenn *A* eine Falsifikationsmöglichkeit der Konjunktion von *T* und einer Ceteris-paribus-Klausel ist“ (Lakatos 1982: 26). Für Kuhn sind Anomalien Phänomene, auf welche das Paradigma den Forscher nicht vorbereitet hat, die aber nur vor dem Hintergrund eines Paradigmas möglich sind: Eine anomale Neuheit taucht „gewöhnlich nur für den auf, der *genau weiß*, was er erwarten sollte, und dadurch in der Lage ist zu erkennen, daß etwas nicht richtig läuft“ (1962 / 1993: 77).

werden kann“ (1982: 49). Dieser Vorgang sei an zwei Beispielen aus der Ökologie erläutert: (1) Die Koexistenz von fünf Laubsänger-Arten schien das Konkurrenzausschlussprinzip zu widerlegen. Von MacArthur (1958) wurde dagegen nachgewiesen, dass trotz der Ähnlichkeit der fünf Arten Habitataufteilung und Differenzen im Nahrungsverhalten bestehen, so dass die Koexistenz – im Einklang mit dem Konkurrenzausschlussprinzip – durch Nischenaufteilung erklärt war. (2) Wenn in einer ökologischen Gesellschaft keine Konkurrenz nachweisbar ist, stellt dies aus Sicht der Konkurrenztheorie (siehe S. 248 ff.) zunächst einmal eine Anomalie dar; argumentiert worden ist dann, Konkurrenz in der Vergangenheit habe zu (ko)evolutionärer Nischendifferenzierung geführt und damit zu Arten, die koexistieren können, ohne zu konkurrieren (siehe z. B. Ebersole 1978, Elton 1949: 66, Schroder & Rosenzweig 1975, Noon 1981). Diese Argumentation hat Connell (1980: 137) als „the Ghost of Competition Past“ kritisiert.

Auf solche Weise wird durch die positive Heuristik der Schutzgürtel fortlaufend modifiziert, wohingegen der 'harte Kern' unverändert persistiert als Prämisse, welche die Möglichkeiten der Bildung spezieller Hypothesen bestimmt (*raffiniertes Falsifikationismus*). Entsprechend konstatiert – was die biologischen Beispiele angeht – Lewontin (1974a: 29): „Long before there is any direct evidence, scientific workers have brought to the issue deep-seated prejudices ... Even when seemingly incontrovertible evidence appears to decide the matter, the conflict is not necessarily resolved, for a slight redefinition of the issues results in a continuation of the struggle.“

Allerdings sind nicht beliebige Hilfshypothesen zulässig, sondern nur solche, die zu einer von Lakatos so genannten *progressiven Problemverschiebung* führen, das heißt neue und bis dahin unerwartete Tatsachen vorausszusagen erlauben

(Erweiterung des Anwendungsbereichs),<sup>51</sup> statt nur ad-hoc eine bestimmte Anomalie beseitigen – schlimmstenfalls durch Ausschluss des problematischen Ereignistyps aus dem Anwendungsbereich des harten Kerns (*degenerative Problemverschiebung*).<sup>52</sup> Diese Unterscheidung ist für Lakatos zwingend: Er will den Aspekt der Erfahrungsfestigkeit von Forschungsprogrammen aus der Paradimentheorie mit der Idee des Forschungsfortschritts kombinieren.

Gemäß der Theorie der Paradigmen oder Forschungsprogramme sind allgemeine theoretische Grundannahmen interne Faktoren von Wissenschaft, die vor einer Falsifikation geschützt werden. Diese Theorie bildet die wissenschaftstheoretische Basis für meine speziellere These, dass konkurrierende Individualitäts- bzw. Systemauffassungen eine wesentliche Rolle bei der Aufstellung biologischer Theorien spielen und sowohl die Ursache für die Existenz und Persistenz grundlegender theoretischer Kontroversen innerhalb biologischer Teildisziplinen als auch für die Existenz analoger Kontroversen in verschiedenen Teildisziplinen sind.

---

<sup>51</sup> Forster (1998: o. S.) nennt hierfür folgendes Beispiel: „Le Verrier and Adams were faced with the following problem in Newton's theory of planetary motion. There were discrepancies (unpredicted wobbles) in the motion of the outermost planet known at the time (Uranus). They postulated that these might be caused by a hitherto unknown planet. Based on that conjecture they recalculated the solutions to Newton's equations, and fit the solutions to the known data for Uranus. That fit even predicted the position of the postulated planet, whereupon Neptune was seen for the first time once telescopes were pointed in that direction“. Vgl. Lakatos 1982: 25.

<sup>52</sup> Siehe Lakatos 1974: 281 f., 1974a: 113-128, 1978 / 1982: 31-46. Vgl. Poser 2001b: 160-162.

## Theorie kultureller Konstitution

In welchem Verhältnis stehen die empirischen Gegenstände der Biologie und die Individualitäts- bzw. Systemauffassungen zueinander? Woher stammen diese Auffassungen, wenn sie weder durch Induktion noch durch Abstraktion aus empirischen biologischen Gegenständen gewonnen sein sollen? Worin gründet ihr Anspruch auf objektive Geltung? Die folgenden Ausführungen sollen Antworten auf diese Fragen geben.

### *Kants transzendentalphilosophische Konstitutionstheorie*

In der Tradition der von Immanuel Kant begründeten Transzendentalphilosophie und Konstitutionstheorie vertrete ich eine Position, die sich gegen alle Formen von ontologischem Realismus wendet – und damit gegen rationalistisch-realistische *und* ebenso gegen empiristisch-nominalistische Theorien der Erfahrung und Erkenntnis.

Unter *ontologischem Realismus* verstehe ich eine Position, die charakterisiert ist (1) durch die These, dass die Gegenstände, deren Existenz behauptet wird, tatsächlich existieren, und (2) durch die auf diese These aufbauende Unabhängigkeitsthese: Diese Gegenstände existieren auf von unserer Erfahrung, unserem Denken und unserer Sprache unabhängige Weise, haben von diesen unabhängige Eigenschaften und stehen in Beziehungen miteinander, die von diesen unabhängig sind.<sup>53</sup> Mit dem ontologischen Realismus einher geht eine Korrespondenztheorie der Wahrheit: Gegenstände sind in ihrer erkenntnisunabhängigen Beschaffenheit erkenn-

---

<sup>53</sup> Zu dieser Definition siehe Butchvarov 1999, Gethmann 2004a, Miller 2005, Rheinberger 2002: 250-253, Willaschek 2000: 15, vgl. Kant, KrV: B XVI-XX.



bar, diese bestimmt – idealerweise allein und damit vollständig – den Inhalt unserer Erkenntnis und ist dessen Wahrheitskriterium.<sup>54</sup> Angenommen wird also einerseits, dass Erkenntnissubjekt und Erkenntnisobjekt prinzipiell separierbar bzw. ontisch getrennt sind, und andererseits, dass das Subjekt seine Erkenntnis der Beschaffenheit der objektiven Wirklichkeit zumindest immer mehr annähern kann.

Ein ontologischer Realismus liegt *rationalistischen Theorien* zugrunde, denen zufolge Erkenntnis methodisch von subjektiven Ideen ausgeht, Erfahrung letztlich nur dazu dient, Irrtümer des Denkens zu bemerken, und es wahre subjektive Ideen gibt, die dem idealen Wesen der objektiven Realität entsprechen; der ontologische Realismus bezieht sich hier auf Ideen (Idealismus; metaphysischer Realismus / Begriffsrealismus) und, insofern dieses Ideale als Allgemeines gedacht wird, auf Universalien (Universalienrealismus).<sup>55</sup>

Auf einem ontologischen Realismus basieren aber auch *empiristische Theorien*: In diesen wird zwar der rationalistische Realismus in Bezug auf Meta-physisches, auf 'hinter' dem Physischen Liegendes, und in Bezug auf Allgemeines strikt kritisiert (Positivismus; Nominalismus); es wird jedoch ein ontologischer Realismus in Bezug auf Erfahrung vertreten; denn es wird angenommen, dass es begriffsfreie, von Theorien unabhängige Beobachtung / Erfahrung gibt,

---

<sup>54</sup> Vgl. Esfeld 2004, Skirbekk 1977, Willaschek 2000, 2003.

<sup>55</sup> Auch Popper vertritt einen ontologischen Realismus. Das zeigt sich z. B. darin, dass er (1973: 57-65, 347-363), in Anlehnung an Tarski (1935, 1944), für eine Korrespondenztheorie der Wahrheit eintritt. Allerdings vertritt Popper nicht einen sogenannten naiven, sondern einen sogenannten kritischen oder hypothetischen ontologischen Realismus: Die Dinge sind nicht so, wie sie in der Wahrnehmung erscheinen, denn subjektive Beimengungen prägen die Vorstellung von Gegenständen; aber diese Leistungen des Subjekts erfolgen nach Maßgabe objektiv vorhandener Eigenschaften objektiv vorhandener Gegenstände (Gethmann 2004b: 504). (Zu den verschiedenen Formen von ontologischem Realismus siehe Carrier 2004, Esfeld 2004, Gethmann 2004c, Lenk 1995, Miller 2005, Willaschek 2000, 2003.)

diese den Ausgangspunkt jeder Erkenntnis der Wirklichkeit bildet und Erfahrung, wenn Sinnestäuschungen etc. vermieden werden, der an sich gegebenen objektiven Realität entspricht.<sup>56</sup>

„'Empirismus' und 'Rationalismus' scheiden sich zwar in ihren Anschauungen über die spezifischen *Erkenntnismittel*, mit denen wir uns das Sein aneignen; die Grundansicht aber, daß es ein solches Sein 'gibt', daß eine Wirklichkeit der Dinge vorhanden ist, die der Geist in sich aufzunehmen und in sich abzubilden hat, ist beiden gemeinsam“ (Cassirer 1918: 156) – wenngleich sie diese Wirklichkeit in unterschiedlicher, ja konträrer Weise begreifen.

Kant entwickelt seine erkenntnistheoretische Konzeption, für die er den Begriff *Transzendentalphilosophie* einführt (KrV: B 25), als Kritik des neuzeitlichen Rationalismus und des neuzeitlichen Empirismus. Gegen die Empiristen argumentiert er, dass es in den empirischen Naturwissenschaften Urteile mit Anspruch auf wahre, strenge und nicht bloß empirische, komparative Allgemeinheit gibt; diese Urteile müssen, da ein solcher Anspruch nicht induktiv aus Beobachtungen ableitbar ist, a priori gültig sein (KrV: B 3 f.). Damit stellt sich aber die Frage: Wie können Begriffe a priori der empirischen Realität entsprechen? Wie sind solche synthetischen Urteile a priori möglich (KrV: B 19)?

Die Möglichkeit solcher Urteile kann für Kant nicht so erklärt werden, wie es die Rationalisten tun:<sup>57</sup> nämlich indem letztlich behauptet wird, die subjektiven Vernunftideen stimmten mit dem Wesen der objektiven, unbedingten 'Dinge an sich' überein (Identitätsannahme von Vernunft / Denken und Wirk-

---

<sup>56</sup> Ausführlicher zum Nominalismus und Universalienrealismus siehe Kapitel 3.2, S. 71. Zur empiristischen Erkenntnistheorie vgl. Ockhams Theorie intuitiver Erkenntnis des Einzelnen und seine Suppositionstheorie der Allgemeinbegriffe (siehe Kapitel 7.3).

<sup>57</sup> Zu Kants Argumenten siehe z. B. KrV: B XIV-XVII.

lichkeit / Sein).<sup>58</sup> Vielmehr müsse man – um das Geltungsproblem der Erkenntnis lösen zu können – annehmen, dass alle Gegenstände der Erfahrung durch das Erkenntnissubjekt konstituiert sind. Es gibt objektive, empirische Realität nur aufgrund überindividueller apriorischer Leistungen des Erkenntnissubjekts; diese Leistungen sind die *notwendigen Konstitutionsbedingungen* von Erfahrung: „die Bedingungen der *Möglichkeit der Erfahrung* überhaupt sind zugleich *Bedingungen der Möglichkeit der Gegenstände der Erfahrung*, und haben darum objektive Gültigkeit in einem synthetischen Urteile a priori“ (KrV: A 158).

Aus dieser Konstitutionstheorie folgt das Programm einer *transzendentalen Reflexion*, welche die überindividuellen apriorischen Leistungen und Formen unserer Erkenntnisvermögen zum Gegenstand macht (KrV: A 11 f.). Es gilt, die Eigenart der Erkenntnisfunktionen des Subjekts zu analysieren, welche die Eigenart der Erkenntnisobjekte bestimmt; nicht die Formen der Wirklichkeit, sondern die Formen unserer Begriffe vom Wirklichen sind zu ergründen (Cassirer 1918: 163, 307). „Ich nenne alle Erkenntnis *transzendental*, die sich nicht so wohl mit Gegenständen, sondern mit unserer Erkenntnisart von Gegenständen, so fern diese a priori möglich sein soll, überhaupt beschäftigt“ (Kant, KrV: B 25).

Was die transzendentalen Konstitutionsbedingungen objektiver Realität sind, behauptet Kant nicht einfach, sondern er leitet es aus den empirisch gegebenen Urteilsformen des Sub-

---

<sup>58</sup> Vgl. Schwemmer 2004a: 168. Diese Identitätsannahme stützt z. B. Descartes durch eine Theorie eingeborener Ideen in Verbindung mit der Argumentation (Meditationen: 58), Gott könne, als vollkommenes Wesen, kein Betrüger sein: „Denn vor allem ist selbst jener Satz, den ich eben zur Regel genommen habe: *daß nämlich alle Dinge, die wir sehr klar und sehr deutlich begreifen, wahr sind*, nur deshalb sicher, weil Gott ist oder existiert und weil er ein vollkommenes Wesen ist und alles in uns von *ihm* herrührt. Daraus aber folgt, dass unsere Ideen oder Begriffe, da sie wirkliche Wesen sind, die von Gott kommen, soweit sie klar und deutlich sind, wahr sein müssen“ (Abhandlung, IV; vgl. Meditationen: 87).

jekts, aus dem Charakter naturwissenschaftlicher Aussagen sowie aus den immanenten Widersprüchen von Empirismus und Rationalismus ab. Diese Bedingungen sind zum einen, das entwickelt Kant in seiner transzendentalen Ästhetik (KrV: B 33 ff.), die *Formen unserer Anschauung*: Raum und Zeit (KrV: A 34), zum anderen, das zeigt er in seiner transzendentalen Logik (KrV: B 74 ff.), die *konstitutiven Grundsätze* (Kategorien) *des Verstandes*, wie zum Beispiel Kausalität / Ursache und Dependenz / Wirkung (KrV: A 79 f., 90-94, 158 f., 189, 664, B 232 f.).

Über empirische Gegenstände sind demnach Urteile mit Anspruch auf strenge Allgemeinheit möglich, weil die Gegenstände der Erfahrung durch den Verstand konstituiert werden (KrV: A 89 f., 158 f., 181, 216), weil „Erfahrung selbst eine Erkenntnisart ist, die Verstand erfordert, dessen Regel ich in mir, noch ehe mir Gegenstände gegeben werden, mithin a priori voraussetzen muß, welche in Begriffen a priori ausgedrückt wird, nach denen sich also alle Gegenstände der Erfahrung notwendig richten und mit ihnen übereinstimmen müssen“ (KrV: B XVII f.). Synthetische Urteile a priori sind demnach möglich, weil „die Geltungsbedingungen unserer intersubjektiv anerkannten wissenschaftlichen Aussagen zugleich Konstitutionsbedingungen der Gegenstände sind, von denen diese Aussagen handeln“<sup>59</sup> (Hesse 2002: 119<sup>60</sup>). Die Kategorien des Verstandes sind zwar nicht wie die Formen der Anschauung Konstitutionsbedingungen aller Objekte der empirischen Anschauung (KrV: A 89 f.), „denn

---

<sup>59</sup> 'Konstitution' ist bei Kant also gerade *nicht* gemeint im Sinne der mittelalterlichen Ontologie (oder der heutigen Alltagssprache), in der das Konstituierende all das meint, was zum Wesen eines Gegenstandes gehört. Mit dem Begriff meint Kant auch *nicht*, was später Carnap (1928: 51 / § 38) als Konstitution eines neuen Gegenstandes in einem Konstitutionssystem bezeichnet, nämlich „daß angegeben wird, wie die Aussagen über ihn verwandelt werden können in Aussagen über die Grundgegenstände des Systems oder die vor ihm schon konstituierten Gegenstände.“

<sup>60</sup> Vgl. Cassirer 1918: 154-183, Lenk 1995: 45-48.

ohne Funktionen des Verstandes können allerdings Erscheinungen in der Anschauung gegeben werden“ (KrV: A 90), beispielsweise Träume (KrV: A 492); aber für jede „Erfahrung<sub>[,]</sub> d. i. empirisches Erkenntnis“ (KrV: A 189), sind die Grundsätze des Verstandes konstitutiv.

Kant vertritt mit seiner Transzendentalphilosophie einen *erkenntnistheoretischen Idealismus*: Die Realität ist, so wie sie für uns Geltung hat, durch uns ideal bestimmt (Schwemmer 2004a: 168).

Vom metaphysischen Idealismus der Rationalisten unterscheidet sich dieser Idealismus dadurch, dass die objektive Realität nicht aus Dingen an sich besteht, sondern aus Erscheinungen (KrV: A 190, 490-492, B XX). Dinge an sich existieren zwar auch nach Kant,<sup>61</sup> aber sie sind für uns unerkennbar; wir können mit unserer Erkenntnis „nie über die Grenze möglicher Erfahrung hinauskommen“ (KrV: B XIX; vgl. ebd.: 521 f.) und wir können „von den Dingen nur das a priori erkennen, was wir selbst in sie legen“ (KrV: B XVIII). „Die Ordnung und Regelmäßigkeit also an den Erscheinungen, die wir Natur nennen, bringen wir selbst hinein“ (Kant, KrV: A 125). Demnach werden im metaphysischen Rationalismus die transzendentalen Konstitutionsbedingungen empirischer Gegenstände bzw. die Erkenntnisformen des Subjekts hypostasiert zu den wesentlichen Bestimmungen der Dinge und Welt an sich (während sie im Empirismus missinterpretiert werden als induktiv aus einzelnen begriffsfreien Erfahrungen gewonnen).

Vom empirischen Idealismus der Empiristen, der von beliebig entwickelbaren und unterdrückbaren Vorstellungen der vielen verschiedenen Individuen redet, unterscheidet sich Kants Idealismus, weil er die allen Subjekten gemeinsamen

---

<sup>61</sup> Deren Existenz müsse angenommen werden, weil sonst „Erscheinung ohne etwas wäre, was da erscheint“ (KrV: B XXVI f.).

notwendigen Vorstellungsweisen thematisiert, *transzendentaler Idealismus* ist (Schwemmer 2004b: 174).

Kants transzendentaler Idealismus ist eine grundsätzliche Kritik jeder Form von ontologischem Realismus. Er begründet aber einen *empirischen Realismus*. Denn er impliziert, dass die empirische Wahrheit von Erscheinungen, die nach empirischen Gesetzen der Erfahrung richtig und durchgängig zusammenhängen, gesichert ist (Kant, KrV: A 491 f., Prolegomena: 374 f.).<sup>62</sup>

### *Theorie kultureller Konstitution*

Kant thematisiert in seiner transzendentalen Reflexion nur die *notwendigen* Bedingungen der Möglichkeit empirischer Gegenstände. Da diese für alle Erkenntnissubjekte gelten und für alle Gegenstände der Erfahrung konstitutiv sind, begründen sie nur die Existenz von Gegenständen der Erfahrung überhaupt (Konstitution im engen, kantischen Sinne) und keine spezifischen Bestimmungen von und damit Unterschiede zwischen diesen.

Mit Foucault (1966), Eisel (1980, 1986, 1989, 2002, 2004) und Hesse (2002) gehe ich davon aus, dass für die Gegenstände einer Wissenschaft zudem Ideen konstitutiv sind, durch die sie in nicht notwendiger Weise konstituiert werden (Konstitution im weiteren Sinne)<sup>63</sup> – und so zum einen als *besondere* Objekte und zum anderen nicht unbedingt von allen Erkenntnissubjekten oder zu allen Zeiten auf dieselbe Weise bestimmt werden. Solche Ideen bezeichnet Eisel (2002) als *Konstitutionsideen*, in der Terminologie von Hesse

---

<sup>62</sup> Vgl. Hesse 2002: 124 f., Fußnote 9, Höffe 1996: 68, Schwemmer 2004b: 174. Ausführlicher zur Transzendentalphilosophie und Konstitutionstheorie von Kant siehe Kant (KrV, KdU), Cassirer 1910, 1918, Rickert 1928, Hahn 1982, Hesse 2002, Höffe 1996, Lenk 1995.

<sup>63</sup> Zur Differenz zwischen Konstitution im engen, kantischen und im weiten Sinne vgl. Eisel 2002: 130 f., Hesse 2002: 119, 122-125.

(2002) zählen sie zum *konzeptionellen Aspekt*<sup>64</sup> der Konstitution wissenschaftlicher Gegenstände. Was Lakatos als die allgemeinen theoretischen Grundannahmen von Forschungsprogrammen behandelt, sind zum großen Teil solche Konstitutionsideen.

Wenn Konstitutionsideen nicht aus den Gegenständen der Erkenntnis gewonnen sein sollen, woher stammen sie dann? Wieso können sie intersubjektive Gültigkeit haben, obwohl es sich nicht um notwendige, alle Subjekten zu allen Zeiten gemeinsame Konstitutionsbedingungen handeln soll? Meine Auffassung dazu entwickle ich in Abgrenzung zu Poppers Theorie über die Bildung wissenschaftlicher Hypothesen.

Popper (1935) begreift die Hypothesenbildung als Resultat kreativer Intuition, womit er ein irrationales subjektiv-psychologisches Element in der Wissenschaft annimmt. Deshalb werde diese jedoch keineswegs selbst subjektiv. Denn die Weise der Genese von Hypothesen sei irrelevant für deren Geltungsanspruch, weil dieser ausschließlich darauf beruhe, ob eine Hypothese bekannte Fälle von Ereignissen erklären bzw. ob sie sich bewähren könne angesichts von Versuchen, sie zu falsifizieren. Die Hypothesenbildung ist deshalb für Popper nicht Gegenstand wissenschaftstheoretischer Analyse: „Wir haben die Tätigkeit des wissenschaftlichen Forschers eingangs dahin charakterisiert, daß er Theorien aufstellt und überprüft. Die erste Hälfte dieser Tätigkeit, das Aufstellen der Theorien, scheint uns einer logischen Analyse weder fähig noch bedürftig zu sein: An der Frage, wie es vor sich geht, daß jemandem etwas Neues einfällt ... , hat wohl die empirische Psychologie Interesse, nicht aber die Erkenntnislogik. ... Wir wollen also scharf zwischen dem Zustandekommen des Einfalls und den Methoden und Ergebnissen

---

<sup>64</sup> Hesse (2002: 122-125) unterscheidet einen methodischen, kategorialen und konzeptionellen Aspekt der Konstitution (natur)wissenschaftlicher Gegenstände.

seiner logischen Diskussion unterscheiden und daran festhalten, daß wir die Aufgabe der Erkenntnistheorie oder Erkenntnislogik (im Gegensatz zur Erkenntnispsychologie) derart bestimmen, daß sie lediglich die Methoden der synthetischen Überprüfung zu untersuchen hat“ (Popper 1935 / 1994: 6). Entsprechend sieht Reichenbach (1938<sup>65</sup>) als getrennt an, was er als *context of discovery* und *context of justification* bezeichnet.

Ebenso wenig wie Popper geht es mir darum, den Entdeckungszusammenhang wissenschaftlicher Theorien im Sinne der Psychologie zu thematisieren. Entgegen Poppers subjektivistisch-psychologistischer Auffassung nehme ich jedoch an, dass dieser Entdeckungszusammenhang in zumindest zwei wesentlichen Hinsichten objektiven Charakter hat, der außerhalb der Psychologie thematisierbar ist: (1) Bei den Hypothesen bzw. Konstitutionsideen des Entdeckungszusammenhangs handelt es sich um *kulturelle Deutungsmuster*. (2) Diese Deutungsmuster sind nicht beliebig erdacht, sondern Teil einer *Ideengeschichte*, die *rational rekonstruierbar* ist.

(zu 1) Konstitutionsideen liegen als *intersubjektive, kulturelle Deutungsmuster* vor, zum Beispiel in Form von konkurrierenden Menschenbildern und entsprechenden politischen Philosophien (Eisel 2002: 130, 140) oder auch – wie ich im dritten Teil dieser Arbeit an den Theorien von Ockham und Leibniz darstelle – in Form von konkurrierenden Kosmologien und Ontologien. Eisel nennt deshalb die oben beschriebene Konstitution im weiteren Sinne *kulturelle Konstitution* (2002: 129) und spricht von einem 'kulturellen

---

<sup>65</sup> „I shall introduce the terms *context of discovery* and *context of justification* to mark this distinction. Then we have to say that epistemology is only occupied in constructing the context of justification“ (Reichenbach 1938, ch. 1, § 1). Zu dieser Unterscheidung vgl. Scheffler 1974: 138-145.



*Apriori*<sup>66</sup> (2004: 39), Böhme in ähnlichem Sinne vom „historische[n] Apriori der Kultur“ (2000: 357).

Kulturelle Konstitutionsideen sind zwar keine notwendigen Bedingungen von Erfahrung überhaupt, aber sie bestimmen, „was in einer Kultur empirisch möglich ist“ (Eisel 2004: 39). Sie bilden den kulturellen Rahmen dafür, was als vernünftige Weise der Bestimmung *naturwissenschaftlicher* (und auch sozial- / kulturwissenschaftlicher) Gegenstände gedacht und angestrebt werden kann: „Es ist gewiß, daß es in der Biologie – wie in der gesamten Naturwissenschaft – *nichts* gibt, was nicht zuvor Bestandteil des context of discovery dieser empirischen Wissenschaften, und d. h.: der Reflexion der Objektivität des *Subjektiven*, gewesen wäre. Daher kann uns nur interessieren, welche Kapitaleigenschaften, staatlichen Organisationsebenen, interaktiven und kommunikativen Muster ... usw. *in der Metaphysik* begrifflich festgehalten sind als Reflexionen gesellschaftlicher Objektivität, damit wir wissen, was derzeit gerade an fortentwickelter Subjektivität an der Natur verifiziert werden könnte. ... Natur ist nur ein Raum von (vermutlich unendlichen) Möglichkeiten – der des Dinges-an-sich – der auf den Stand der Möglichkeiten einer apriorischen Vernunft wartet, die sich gesellschaftliche Synthesis nennt“ (Eisel 1991: 184 f.).<sup>67</sup>

---

<sup>66</sup> Der Begriff Apriori ist hier in weiterem Sinne verwendet: Er bezeichnet etwas für Erfahrung Konstitutives, das nicht von *aller* Erfahrung unabhängig sein muss. Zu diesem Begriff und seiner Problematik siehe Baumgartner 1997, Böhme 2000, Eisel 2002, Foucault 1969, Hogrebe 1997, Schnädelbach 1997.

<sup>67</sup> Vgl. Berger & Luckmann 1966/2004, Eisel 1986, 1989, 2004, Elitzer et al. 2005, Fischer (2004, Hrsg., *Projektionsfläche Natur. Zum Zusammenhang von Naturbildern und gesellschaftlichen Verhältnissen*), Freudenthal (1982), der die gegnerischen physikalischen Theorien von Newton und Leibniz mit gegnerischen politischen Philosophien in Beziehung setzt, und Schweber (1977), der den Einfluss nicht-biologischer Theorien wie der von Adam Smith auf die Entstehung von Darwins Evolutionstheorie untersucht, sowie Webster & Goodwin (1982: 15), die konstatieren: „(M)odes of description and theoretical explanation are conditioned by the ontological and

Diese Theorie eines kulturellen, historischen Apriori ergänzt die von Kant, in erkenntnis- und bewusstseinstheoretischer Perspektive, aufgestellte Theorie geschichtsloser, intersubjektiver subjektiver Bedingungen der Möglichkeit von Erfahrung überhaupt, und tritt letztlich an deren Stelle: „Die Kritik der Vernunft wird damit zur Kritik der Kultur“ (Cassirer 1923/1953: 11; vgl. Böhme 2000: 357, Kambartel 2004: 146 f.). Aber noch immer wird die Geltung von Erkenntnis auf grundsätzlich dieselbe Weise erklärt wie von Kant; denn es wird weiterhin angenommen, was Kant (KrV: A 125) so formuliert hat: „Die Ordnung und Regelmäßigkeit also an den Erscheinungen, die wir Natur nennen, bringen wir selbst hinein“.

(zu 2) In einer Kultur werden nicht beliebige Deutungsmuster entwickelt. Konstitutionsideen verstehe ich nicht 'post-modern' als mehr oder weniger willkürlich wählbar, sondern 'modern': Ich halte an der Auffassung fest, dass 'Metaerzählungen'<sup>68</sup> wie die einer *Ideengeschichte* sinnvoll sind, welche sich nicht nur aus der Realgeschichte, sondern auch aus der *inneren Logik von Theorien* ergibt.

Dabei liegt die Annahme zugrunde, dass „Konstitutionsideen ... keine widerspruchsfreien 'einfachen Grundideen' (sind), sondern Problemformulierungen, die in der Folge historisch ausdifferenziert werden“ (Eisel 2002: 132), wobei

---

epistemological theories which are available or fashionable and any conceptual system represents a historical choice from a number of possibilities.“ Vgl. auch den formgenetisch-erkenntniskritischen Ansatz von Sohn-Rethel (1974, 1978, 1985), der die Genesis der Geltung von Erkenntnis aus dem praktisch materiellen Sein der Menschen ableitet. Vgl. ferner den von Janich (1980, 1996, Hartmann & Janich 1996) entwickelten Methodischen Kulturalismus, demzufolge die Gegenstände der Wissenschaft nicht durch Ideen zustande kommen, sondern durch Weiterentwicklung alltäglicher, vorwissenschaftlicher menschlicher Praktiken.

<sup>68</sup> Diesen Begriff verwendet Lyotard 1979 in seiner Kritik des modernen Denkens.

zugleich ihre immanenten Widersprüche verschoben werden. Die konkreten, historischen Ausformulierungen von Konstitutionsideen sind spezifische Problemlösungen, die sich ergeben als Reaktion auf die jeweils gegnerischen Theorien und auf zu integrierende Anomalien, die durch das eigene Forschungsprogramm hervorgebracht worden sind. Demzufolge ist eine *internalistische rationale Rekonstruktion* möglich, die darstellt, wie sich die Geschichte von Theorien aufgrund ihrer inneren Logik bzw. Widersprüchlichkeit ergibt.<sup>69</sup> Mit dieser Annahme folge ich Autoren wie Blumenberg,<sup>70</sup> Eisel<sup>71</sup> und Marquard<sup>72</sup> und wende die von Lakatos und Laudan (1977<sup>73</sup>) als Theorie wissenschaftlicher Entwicklung formulierte These von der progressiven Problemverschiebung auf die Geschichte des abendländischen Denkens an. Allerdings gehe ich mit Eisel (1980: 1-83, 1986: 232-268) davon aus, dass wissenschaftliche und ideengeschichtliche Entwicklungen zwar, wie Lakatos meint, als Lösungsversuche bestimmter Paradoxien entwickelt werden, aber dieser 'rationale' Prozess nicht, wie Lakatos meint, intentional ist,

---

<sup>69</sup> Dagegen versteht Carnap 1928 unter einer rationalen (Nach)Rekonstruktion einer Wissenschaft die Aufstellung eines Konstitutionsystems, in dem alle Begriffe dieser Wissenschaft – wie in einem Stammbaum – stufenweise aus Grundbegriffen abgeleitet werden, die sich auf das unmittelbar Gegebene, auf „Elementarerlebnisse“ (1928: 93 / § 68), beziehen, welche von intellektuellen Prozessen unabhängig sind. Vgl. Fußnote 59 dieser Arbeit.

<sup>70</sup> Blumenberg (1966, 1975) interpretiert die Entwicklung der neuzeitlichen, säkularen Denkweise als Folge der Versuche, die für die christliche Theologie konstitutiven Paradoxien aufzulösen.

<sup>71</sup> Eisel 1980 rekonstruiert die Entwicklung der Geographie aus den inneren Widersprüchen des Paradigmas der klassischen Geographie.

<sup>72</sup> Marquard (1987: 63 ff.) interpretiert die Problematisierung der Antinomien von Vernunft und Verstand in der Philosophie Kants als Säkularisierung des Theodizee-Problems.

<sup>73</sup> Nach Laudan 1977, der weitgehend Lakatos folgt, wird nicht nur der Schutzgürtel aus Hilfhypothesen modifiziert, sondern auch die ontologische und methodologische Grundannahme. Deshalb spricht er statt von Forschungsprogrammen von *Forschungstraditionen*; diese könnten sich intern differenzieren. (Poser 2001: 165-169)

sondern 'darwinistisch' verläuft, wie Kuhn die Wissenschaftsentwicklung sieht.

Die idealtypischen Individualitäts- bzw. Systemauffassungen, die ich in dieser Arbeit unterscheide und zu heuristischen Zwecken definiere (Kapitel 3.3), verstehe ich als idealtypische Formulierungen kultureller Konstitutionsideen; die biologischen Theorien, die ich analysiere (Kapitel 4 u. 5), sehe ich als konkrete, historische Ausformulierungen solcher Konstitutionsideen an.

Als Beispiele für andere kultureller Konstitutionsideen seien die von Foucault (1966) beschriebenen, sich wandelnden fundamentalen Modi des Wissens genannt (vgl. Fußnote 46 dieser Arbeit) sowie Denkmuster, das Lovejoy (1936) als 'Prinzip der Fülle' bezeichnet und ausgehend von Platon durch die Ideengeschichte verfolgt hat (vgl. S. 364 dieser Arbeit); dieses Denkmuster liegt noch der klassischen Diversitäts-Stabilitäts-Theorie in der Ökologie zugrunde.<sup>74</sup>

Die obigen Ausführungen dürften schon deutlich gemacht haben, wieso ich es als sinnvoll und nicht als Denkfehler ansehe, moderne wissenschaftliche Theorien auf scholastische bzw. neuzeitliche philosophisch-theologische Theorien zu beziehen: Der Theoriebildung in der Biologie liegen kulturelle Konstitutionsideen zugrunde und die Ideengeschichte ist ein Prozess progressiver Problemverschiebung, in dem aus vormodernen philosophisch-theologischen Theorien auch diejenigen Konstitutionsideen hervorgegangen sind, die dem modernen, wissenschaftlichen Denken zugrunde liegen.

In dieser Arbeit betone ich die strukturellen Gemeinsamkeiten zwischen den Individualitäts- und Systemauffassungen, die Ockham und Leibniz entwickeln, einerseits und den

---

<sup>74</sup> Zuerst formuliert wurde diese Theorie wohl von Elton (1933, 1958) und MacArthur (1955). In den 1970er Jahren wurde sie infrage gestellt. May (1972, 1973) folgerte aus mathematischen Modellrechnungen, Vielfalt korrelierte negativ mit Stabilität.

Individualitäts- und Systemauffassungen, die den 'harten Kern' moderner biologischer Theorien bilden, andererseits. Damit will ich nicht die erheblichen Differenzen leugnen, die zwischen jenen und diesen Auffassungen bestehen. Eine systematische Betrachtung dieser Differenzen wäre jedoch das Thema einer eigenen Arbeit.

*Die Bedeutung der konstitutionstheoretischen Position für die Biologie und die Wissenschaftstheorie*

Eingangs habe ich dargelegt, dass ich die Individualitäts- bzw. Systemauffassungen nicht ontisch, sondern konstitutionstheoretisch verstehe. Warum war mir dieser Hinweis wichtig?

Bevor ich diese Frage beantworte, möchte ich klarstellen, worum es mir nicht geht: Ich will nicht in irgendeiner Weise dazu beitragen, dass die Forschung in der *Biologie* auf eine bestimmte Konstitutionsidee festgelegt wird – etwa im Sinne der Überlegungen zu einer Finalisierung von Wissenschaft (siehe Böhme et al. 1974). Ich will auch nicht den in der Biologie verbreiteten ontologischen Realismus bekämpfen.<sup>75</sup> Denn für die empirische Wissenschaft ist es wohl eher gleichgültig,<sup>76</sup> ob ein empirischer oder ein ontologischer Realismus vertreten wird. (Nicht gleichgültig ist indessen, ob empiri-

---

<sup>75</sup> In der Biologie wird ein ontologischer Realismus, meist implizit, von vielen Autoren vertreten (vgl. Gutman & Janich 2001: 298, 310, 346). So sieht es auch Jax (2002: 97), demzufolge in Bezug auf ökologische Einheiten „ontologische Positionen ... weiterhin gang und gäbe sind“. Auch nach Keller & Golley (2000a: 11) vertreten die meisten Ökologen einen „mitigated scientific realism“. Diese Position, die diese Autoren selbst vertreten, charakterisieren sie so: „(T)here are patterns or regularities in nature existing independently of human perceivers, and these patterns, to some extent, are objectively knowable by humans. Ecology attempts to discern these patterns“ (ebd.: 12).

<sup>76</sup> Ideen über mögliche Ausnahmen entwickelt Eisel 2002: 149 f.

schen Untersuchungen eine präzise formulierte Theorie zugrunde liegt.)

Wichtig ist die konstitutionstheoretische Position für die *Wissenschaftstheorie*, da sie hier alternative Erklärungsmöglichkeiten eröffnet. So lässt sich die dauerhafte Existenz von konkurrierenden Schulen innerhalb (der Teildisziplinen) einer Einzelwissenschaft oder aber von Konvergenzen zwischen Schulen in verschiedenen (Teildisziplinen von) Einzelwissenschaften oft so erklären: Ihnen liegen konkurrierende oder aber dieselben kulturellen Konstitutionsideen zugrunde.

Auf konkurrierende kulturellen Deutungsmuster führt zum Beispiel auch Lewontin (1974a: 29) die Persistenz von Kontroversen in der Biologie zurück: „Long before there is any direct evidence, scientific workers have brought to the issue deep-seated prejudices ... Even when seemingly incontrovertible evidence appears to decide the matter, the conflict is not necessarily resolved, for a slight redefinition of the issues results in a continuation of the struggle. ... And in the process of redefinition of the issues, the old parties remain, sometimes under new rubrics, but always with old points of view. This must be the case because schools of thought about unresolved problems do not derive from idiosyncratic intuitions but from deep ideological biases reflecting social and intellectual world views.“

Auf der Basis eines ontologischen Realismus sind dagegen nur Erklärungen der folgenden Arten möglich: (1) Gegnerische Wissenschaftler haben Phänomene untersucht, die an sich unterschiedlich beschaffen sind (ontologischer Pluralismus); hätten sie dasselbe Phänomen untersucht, wären sie zu demselben Ergebnis gelangt.<sup>77</sup> (2) Häufig wird wohl ange-

---

<sup>77</sup> Diese Auffassung vertritt z. B. Schoener, denn er konstatiert für die von ihm beschriebenen Kontroversen in der *community ecology*: „Existence of these controversies can be viewed as supporting the

nommen, die jeweils gegnerischen Wissenschaftler hätten die – eigentlich gleiche – Objektwelt (ontologischer Monismus) 'falsch' beschrieben, die Realität falsch gedacht, indem sie nicht auf das Objektive und Wesentliche an ihr geachtet hätten. Die Vertreter dieser Ansicht halten sich dann wechselseitig empirische Daten und 'Tatsachen' entgegen, die allein die angemessene Beschreibung der Realität sein sollen. (3) Schließlich kann interpretiert werden: Die Differenzen zwischen Theorien resultieren nicht aus gegnerischen Auffassungen über das objektive Wesen des Gegenstandes (Position 2), sondern daraus, dass die Abbildung desselben Phänomens von unterschiedlichen Interessen geleitet ist und deshalb bei der Modellierung auf unterschiedliche Weise 'gefiltert' bzw. vereinfacht wird.

Diese Erklärungen treffen gewiss in manchen Fällen zu, können aber jeweils wichtige Aspekte der Theoriebildung in der Biologie nicht erklären: Offen bleibt bei Position 1, wieso nicht längst weitgehende Einigkeit darüber erzielt worden ist, für welche Phänomene welche Theorien gelten, bei Position 2, warum Unterschiedliches für das Wesen des selben Objektes gehalten wird und bei Position 3, warum keine Einigkeit besteht, welche Art von vereinfachender Abbildung für welchen Zweck zu verwenden ist, und warum es die Position 2 gibt. Von einer konstitutionstheoretischen Position aus lassen sich diese Tatsachen erklären.<sup>78</sup>

---

existence of real differences between ecological communities“ (1987: 8; vgl. Schoener 1986a). Ähnlich versucht Whittaker (1962: 73-78), manche Differenzen zwischen ökologischen Schulen aus der unterschiedlichen Beschaffenheit ihrer Untersuchungsgebiete abzuleiten, ohne allerdings einen Einfluss kultureller und psychologischer Umstände sowie von Schlüsselideen auszuschließen.

<sup>78</sup> In der Position 2 fungiert, was eigentlich eine transzendente Konstitutionsbedingung von Erfahrung ist, als ontische Grundannahme, die der Wissenschaft eine bestimmte, dem Wesen der Gegenstände angemessene Untersuchungsmethode, Weise der Systemabgrenzung und Klassifikation etc. auferlegt.

Eine Wissenschaftstheorie, der eine Konstitutionstheorie zugrunde liegt, ist zudem und vor allem eine Basis für eine differenzierte *Theorie über das Verhältnis der Naturwissenschaften zur übrigen Kultur*: Mit ihr lässt sich nämlich thematisieren, wie kulturelle Ideale in die Naturwissenschaft hineinwirken und dort in Gestalt naturwissenschaftlicher Theorien präzise, zumeist in mathematischer Form, reformuliert und ausdifferenziert werden und wie – das ist dann ein Naturalismus – diese Theorien wiederum, zirkulär die kulturellen Ideale beeinflussen.<sup>79</sup> In dieser Arbeit geht es mir also darum, durch eine konstitutionstheoretische Reflexion kulturelle Bestandteile in der naturwissenschaftlichen Bestimmung ökologischer Einheiten zu vergegenwärtigen. Erkennbar werden soll, dass die Weisen des biologischen Denkens über Natur davon abhängig sind, was in der Kultur außerhalb der Biologie gedacht wird.<sup>80</sup>

Weil sie das (zirkuläre) Verhältnis von Naturwissenschaft und Kultur erkennbar macht, ist die konstitutionstheoretische Position eine Voraussetzung für eine angemessene Kritik naturalistischer Ideologien / Gesellschaftstheorien, die mit Verweis auf die Beschaffenheit der Natur, welche die Naturwissenschaft objektiv beschrieben habe, gesellschaftliche Normen zu begründen suchen (vgl. Eisel 1989, 1991, Trepl 1991) – um so die Interessen, denen die Einhaltung dieser Normen dienen, zu verdecken bzw. einer politischen Diskussion zu entziehen (vgl. Berger & Luckmann 2004, 6).

Naturalistische Argumentationen sind im Naturschutz weit verbreitet (vgl. Körner & Eisel 2001: 110, 128 f., Körner et al. 2003, Eisel 2004). Auch das folgende Statement von Keller und Golley (2000a: 18) zur Philosophie der Ökologie

---

<sup>79</sup> Vgl. diverse Rekonstruktionen dieses Zirkels bei Eisel 1991: 160 f., 184 f., 2002: 140, 2004, 2005.

<sup>80</sup> Allgemeiner ist die konstitutionstheoretische Position eine Voraussetzung für eine gleichermaßen nicht-reduktionistische und nicht-dualistische Theorie des Mensch-Natur-Verhältnisses. Siehe hierzu Arnason 1976, Eisel 1986.



ist dieser Argumentationsweise zuzuordnen: „The ecologist, knowing something about how such beauty [of living systems] is generated, faces questions about the extent to which these processes should be affirmed, inhibited, or manipulated. Ecology cannot escape making value judgements about nature. *Ecology entails ethics.*“

## **Das Forschungsprogramm dieser Arbeit**

Diese Arbeit ist selbst Teil eines Forschungsprogramms. Dessen '*harter Kern*' ist folgende Annahme: Die Theoriebildung in der Biologie wird durch allgemeine apriorische Grundannahmen geleitet, bei denen es sich um kulturelle Konstitutionsideen handelt. Biologische Theorien spiegeln demnach, in ihrer naturwissenschaftlichen Eigenständigkeit, kulturelle Ideen.

Spezielles Ziel dieser Arbeit ist zu erklären, warum es in den verschiedenen Teildisziplinen der Biologie analoge Kontroversen gibt und warum diese Kontroversen noch nicht (jeweils) durch Falsifikation zugunsten einer einzigen Theorie beendet worden sind. Allgemein will die Arbeit, indem sie den Zusammenhang zwischen biologischen Theorien und kulturellen Ideen aufgedeckt, dem Phänomen des 'Naturalismus' entgegenwirken. Denn ihre Analyse des *context of discovery* biologischer Theorien macht deutlich, dass die Berufung auf 'ökologische Naturgesetze' etc. und die Forderung nach 'naturgemäßem Verhalten' in der gesellschaftlichen Sphäre meist, auf dem Umweg über ökologische Theorien und Forschungsergebnisse, auf eine bestimmte Gesellschaftstheorie und damit auf sich selbst rekurriert.

Untersucht werden in dieser Arbeit nur biologische Theorien über Vielheiten von Individuen, also über Systeme oder

Individuen höherer Ordnung. *Gegenstand* sind also nur biologische Theorien und damit kulturelle Konstitutionsideen, die sich auf das Verhältnis von Teil und Ganzem beziehen und die man deshalb 'mereologisch' nennen kann (siehe S. 63 ff.); klassenlogische Theorien bzw. Konstitutionsideen, die sich auf das Verhältnis von Einzelem und Allgemeinem beziehen, sind nicht Gegenstand dieser Arbeit.

Innerhalb ihres mereologischen Gegenstandsbereichs beschränkt sich die Arbeit auf *Theorien ökologischer Einheiten*.

Als geeignete Grundkategorie, um die Spiegelung kultureller Ideen in Theorien ökologischer Einheiten zu demonstrieren, wird der *Begriff der Individualität* gewählt. Es wird gezeigt, wie dessen Varianten den Diskurs um ökologische Einheiten strukturieren. Diese *positive Heuristik* wird operationalisiert, indem konkurrierende Individualitätsauffassungen und die entsprechenden konkurrierenden Systemauffassungen idealtypisch charakterisiert werden.

Gefunden werden soll mit dieser positiven Heuristik die jeweilige innere Logik von (konkurrierenden) Theorien ökologischer Einheiten: Wie leitet ihr 'harter Kern' – also die zugrundeliegende Individualitäts- bzw. Systemauffassung – die Gegenstandsbestimmung, die Untersuchungsmethode, die Begriffsbildung, die empirischen Verifikationsversuche der eigenen Theorie, die Reaktion auf Anomalien sowie die Falsifikationsversuche bzw. die Suche nach Anomalien der gegnerischen Theorie(n).

Die konträren idealtypischen Individualitäts- bzw. Systemauffassungen und damit die durch sie erschlossenen realen ökologischen Theorien werden mit der *Ideengeschichte* verbunden, indem vorgeführt wird, dass strukturell entsprechende Auffassungen (zuvor) als Kosmologien formuliert worden sind, und zwar als voluntaristisch-nominalistische Kosmologie von Ock-

ham bzw. als rationalistische von Leibniz. Die diversen 'Schulen' des ökologischen Diskurses werden, im Hinblick auf ihre Individualitäts- bzw. Systemauffassung, als Varianten und Mischformen dieser Kosmologien erkennbar.

Die *negative Heuristik* des Forschungsprogramms dieser Arbeit besagt: Die Existenz konkurrierender Theorien ökologischer Einheiten, die jeweils im Prinzip universelle Geltung beanspruchen, darf nicht primär damit erklärt werden, dass sie – jeweils aus der gegnerischen Perspektive – unzulässige Verallgemeinerungen von Erkenntnissen über an sich unterschiedlich beschaffene ökologische Einheiten sind. Ginge man so vor, würde man den 'harten Kern' des Forschungsprogramms dieser Arbeit, die Theorie kultureller Konstitution, zugunsten eines ontologischen Realismus aufgeben – und damit den 'Naturalismus' nicht mehr problematisieren können.

### **3 Idealtypen von Individualitätskonzeptionen und Systemauffassungen**

In dieser Arbeit erstelle ich, von einem konstitutionstheoretischen Standpunkt aus, eine metatheoretische Analyse biologischer Theorien. In diesem Kapitel entwickle ich das begriffliche Instrumentarium für diese Analyse. Es besteht vor allem aus Idealtypen von Individualitätskonzeptionen und Systemauffassungen, die unterschiedliche Weisen definieren, auf die biologische Einheiten konstituiert werden.

In Kapitel 3.1 lege ich dar, was Idealtypen sind, wie sie gebildet werden und dass ihre Funktion darin besteht, als Heuristik zu dienen. In Kapitel 3.3 bilde ich die idealtypischen System- bzw. Individualitätsauffassungen, derer ich mich als Heuristik bedienen will. Bevor ich diese voneinander unterscheide, grenze ich sie in ihrer Gemeinsamkeit – nämlich sich auf das Verhältnis von Teil und Ganzem zu beziehen – von einer anderen Art von Auffassungen ab: nämlich von solchen, die sich auf das Verhältnis von Einzelem und Allgemeinem beziehen (Kapitel 3.2).

#### **3.1 Idealtypen als heuristisches Mittel**

Der Begriff Idealtypus ist von Max Weber geprägt worden, um eine bestimmte Weise der Begriffsbildung zu bezeichnen. Man erhält einen Idealtypus „durch einseitige *Steigerung* eines oder *einiger* Gesichtspunkte und durch Zusammen-

schluß einer Fülle von diffus und diskret, hier mehr, dort weniger, stellenweise gar nicht, vorhandenen *Einzelerscheinungen*, die sich jenen einseitig herausgehobenen Gesichtspunkten fügen, zu einem in sich einheitlichen *Gedankenbilde*“ (1904 / 1968: 191).

Ein Idealtypus soll demnach weder die historische Wirklichkeit oder gar die 'eigentliche' Wirklichkeit sein noch als Schema dienen, in das die Wirklichkeit klassifizierend anhand gemeinsamer Merkmale eingeordnet wird, noch die durchschnittliche Beschaffenheit eines Wirklichkeitsbereichs angeben (ebd.: 191, 194). Vielmehr ist er eine „gedankliche Konstruktion“ (ebd.: 201), die „die Bedeutung eines rein idealen *Grenzbegriffes* hat, an welchem die Wirklichkeit zur Verdeutlichung bestimmter bedeutsamer Bestandteile ihres empirischen Gehaltes *gemessen*, mit dem sie *verglichen* wird“ (ebd.: 194). Die Charakteristika eines Idealtyps lassen sich zwar in dieser 'idealen Reinheit' selten, oft gar nicht, in der historischen Wirklichkeit finden, sie sind aber dennoch – weil sie der Erfahrung entnommen und nur gedanklich ins Rationale gesteigert sind – sowohl als heuristisches Mittel zur Analyse, wie als konstruktives Mittel zur Darstellung der empirischen Mannigfaltigkeit brauchbar (1968a: 372 f.). Es sollen in der Wirklichkeit typische Konstellationen aufgefunden werden, die in ihrer Eigenart expliziert und ihrem inneren Zusammenhang verständlich gemacht werden sollen – indem sie mit einem idealen, in sich *einheitlichen* Gedankenbilde (1968: 191) verglichen werden. Idealtypen sind also keineswegs beliebige Phantasiegebilde.

Die Gesichtspunkte, die bei der Bildung eines Idealtyps ausgewählt und gesteigert werden, bestimmen, was an der untersuchten Wirklichkeit bedeutsam ist und verdeutlicht werden soll. Diese Auswahl kann auf unterschiedlichste Weise erfolgen (ebd.: 192), wobei nur der heuristische Wert die Auswahl rechtfertigen kann: „Und in der Tat: *ob* es sich um reines Gedankenspiel oder um eine wissenschaftlich

fruchtbare Begriffsbildung handelt, kann a priori niemals entschieden werden; es gibt auch hier nur einen Maßstab: den des Erfolges für die Erkenntnis konkreter Kulturercheinungen in ihrem Zusammenhang, ihrer ursächlichen Bedingtheit und ihrer *Bedeutung*. Nicht als Ziel, sondern als Mittel kommt mithin die Bildung abstrakter Idealtypen in Betracht“ (ebd.: 193). Idealtypen dienen als heuristisches Mittel und ihre Bildung rechtfertigt sich eben dadurch.<sup>81</sup>

Die Wirklichkeit, die in dieser Arbeit mit Hilfe von Idealtypen interpretiert werden soll, ist ein Ausschnitt aus der Vielzahl zum Teil konkurrierender, zum Teil konvergierender biologischer Theorien. Ziel ist es nicht, biologische Theorien zu klassifizieren, sondern ihre charakteristische Methode der Untersuchung, ihre charakteristische Weise der Beschreibung und Erklärung sowie ihre Weise der Reaktion auf Anomalien verständlich zu machen durch Bezug auf ein Ideal, das implizit oder explizit zugrunde liegt. Als diesen idealen Bezugspunkt wähle ich idealtypische System- und Individualitätsauffassungen, womit ich eine mereologische Perspektive (siehe Kapitel 3.2) auf die biologischen Theorien einnehme. Da es sich bei den gebildeten System- und Individualitätsauffassungen um Idealtypen handelt, *kann* keine der behandelten biologischen Theorien vollständig einer dieser Auffassungen entsprechen. Das ist aber irrelevant für diese Arbeit: Für mich sind die idealtypischen Auffassungen ein heuristisches Mittel, um biologische Theorien in einer mir bedeutsam erscheinenden Hinsicht zu erschließen. Die Perspektive, die ich einnehme, ist keineswegs die einzig mögliche, aber eine, die, so meine These, für das Verständnis der Theoriebildung in der modernen Biologie von besonderer Relevanz ist. Das Verständnis ergibt sich daraus, dass ein ideengeschichtlicher Zusammenhang besteht zwischen der Theoriebildung in der

---

<sup>81</sup> Ausführlicher zum Idealtypus siehe Gerhardt 2001, Hekman 1983, Lachmann 1999, Schmid 1994, Schwemmer 2004c.

modernen Biologie und der scholastischen bzw. neuzeitlichen Philosophie von Ockham bzw. Leibniz (siehe S. 12).

Häufig negieren die Vertreter einer biologischen Theorie eine gegnerische Theorie nicht vollständig, sondern sie schränken nur deren Geltungsbereich ein – und zwar in der Regel auf Fälle, die Anomalien aus der Sicht der eigenen Theorie darstellen.<sup>82</sup> Das bringt aber kein Problem für ihre idealtypische Betrachtung mit sich, weil eine reale Theorie nicht (wie ein Gegenstand, um ein Exemplar einer bestimmten Klasse zu sein) alle Merkmale des Idealtyps aufweisen muss, um ihm zugeordnet werden zu können; vielmehr geht es darum, mit Hilfe der Idealtypen die innere Logik (von Typen) realer Theorien aufzudecken: Diese sollen in ihrer charakteristischen Ausprägung als ein sinnhafter Zusammenhang verständlich werden. Unproblematisch ist deshalb auch, dass durch die „einseitige *Steigerung eines oder einiger* Gesichtspunkte“ (ebd.: 191) Idealtypen zumeist vollständig einem der Pole dichotomischer Begriffspaare zugeordnet sind, in realen Theorien in der Regel aber nicht bestritten wird, dass die Wirkung der angenommenen Hauptursache durch die Wirkung anderer Ursachen eingeschränkt ist (die in gegnerischen Theorien als Hauptursachen gelten). Dass der Einfluss einer alternativen Ursache in realen Theorien nicht ausgeschlossen wird, kann bei der Zuordnung zu Idealtypen unberücksichtigt bleiben, solange diese Ursache in den Theorien nur als eine unsystematisch wirkende Einschränkung, als eine 'Rauschen' verursachende Randbedingung angesehen wird. Anders wäre es, wenn in einer Theorie der Gegenstandsbereich grundsätzlich als durch Prinzipien bestimmt angesehen würde, die konstitutiv für verschiedene Idealtypen sind. In diesem Fall wäre zu prüfen, ob ein Eklektizismus oder aber eine systema-

---

<sup>82</sup> So gelangt Price (1984: 365) in seiner Kritik der verbreiteten synökologischen Konkurrenztheorie zu der Einschätzung: „Thus, a major paradigm of community ecology is applicable to a minority of natural situations.“

tische Verbindung vorliegt, zu der ein eigenständiger Idealtypus gebildet werden müsste. Solche Theorien, zu denen beispielsweise wohl die dialektische von Levins und Lewontin zählt,<sup>83</sup> behandle ich in dieser Arbeit jedoch nicht.

Meyer (1969) hat die Methode der Bildung von Idealtypen kritisiert. Er hat im Hinblick auf die Gegenüberstellung von mechanischer und organischer Metaphorik politischer Philosophie, wie sie etwa Tönnies<sup>84</sup> verwende, vom „Preis der Erstarrung zur Idealtypik“ (1969: 128) gesprochen und kritisiert, dass Tönnies „die politischen Theorien und deren Gegenstände... mit einem groben Dualismus überzieht“ (ebd.). Entsprechendes könnte man auch gegen die Heuristik meiner Arbeit einwenden.

Auf diesen möglichen Einwand möchte ich Folgendes erwidern: Erstens spricht nichts dagegen, eine Idealtypik zu differenzieren, wenn sich im analysierten Material Differenzen finden, die von der verwendeten Idealtypen nicht erfasst werden. Zweitens werden in der Regel solche Differenzen überhaupt erst vor dem Hintergrund einer Idealtypik erkennbar. So erläutert Weber für den idealtypischen Begriff vom 'Wesen' des Handwerks: „Und wenn der Idealtypus in heuristisch '*idealer*' Weise konstruiert war, ... *dann* wird er zugleich die Forschung auf den Weg lenken, der zu einer schärferen Erfassung jener *nicht* handwerksmäßigen Bestandteile der mittelalterlichen Gesellschaft in ihrer Eigenart und historischen Bedeutung führt. Er hat, *wenn* er zu diesem Ergebnis führt, seinen logischen Zweck erfüllt, gerade *indem* er seine eigene *Unwirklichkeit* manifestierte“ (1968: 203).

---

<sup>83</sup> „In ... the dialectical world view, things are assumed from the beginning to be internally heterogeneous at every level“ (Levins & Lewontin 1985: 272). Vgl. Levins 1968, Lewontin 1974a, Levins & Lewontin 1980, 1985, 1994.

<sup>84</sup> Meyer verweist auf Tönnies 1887 / 1963: 5. Zu dessen Unterscheidung und Charakterisierung von (Theorien der) 'Gesellschaft' und 'Gemeinschaft' (siehe Fußnote 728 auf S. 495 dieser Arbeit).



## 3.2 Mereologie versus Klassenlogik

### Teil und Ganzes, Einzelnes und Allgemeines

#### *Individuation versus Klassifikation*

Die Gemeinsamkeit der verschiedenen idealtypischen System- bzw. Individualitätsauffassungen, die ich in Kapitel 3.3 bilden werde, sei zunächst so beschrieben: Sie bestimmen alle, wie in Theorien die folgenden Fragen beantwortet werden: (1a) Beeinflussen sich die Individuen des betrachteten Gegenstandsbereichs in ihrer Existenz und wie ist, gegebenenfalls, dieser Einfluss beschaffen? (1b) Ist die Gesamtheit der Individuen durch Beziehungen der Individuen zueinander oder zu anderen Gegenständen in der Umwelt der Individuen in übergeordnete Individuen, das heißt in Systeme eingeteilt? Gibt es ein '*Zusammenspiel*' der Individuen, das zu einer *Individuation* von Systemen führt?

Das Charakteristische der Perspektive, die ich mit den idealtypischen System- bzw. Individualitätsauffassungen als Heuristik einnehme, lässt sich deutlich machen, indem man diese Perspektive einer alternativen gegenüberstellt, in der untersucht wird, wie in Theorien die folgenden Fragen beantwortet werden: (2) Welche gemeinsamen und damit *allgemeinen Eigenschaften* besitzen die Individuen des betrachteten Gegenstandsbereichs? Wie lassen sich also Individuen *klassifizieren*?

Diese beiden theoretischen Perspektiven bzw. Arten von Theorien bzw. Weisen der Konstitution von Gegenständen kann man, entsprechend der üblichen Terminologie, als

*mereologisch*<sup>85</sup> und als *klassenlogisch* bezeichnen. Werden diese Perspektiven nicht klar unterschieden, kann dies zu Verwirrungen führen. Das zeigen für die Biologie die Diskussionen darüber, ob Pflanzenassoziationen abstrakt oder aber real<sup>86</sup> und ob Arten von Lebewesen Klassen oder aber Individuen sind.<sup>87</sup> Allgemein illustrieren lässt sich die Vermischung und Differenz der beiden Bestimmungsweisen von Gegenständen an der Ambivalenz von Sätzen wie 'Klaus und Peter können ein Haus bauen'. In *kollektiver* Lesart bedeutet dieser Satz: 'Klaus und Peter können nur zusammen ein Haus bauen'. Somit ist er eine Aussage über ein einziges System oder ein einziges Individuum, auf dessen Komponenten, Peter und Klaus zusammen, kollektiv etwas zutrifft. In *distributiver* Lesart bedeutet der Satz dagegen: 'Klaus kann allein ein Haus bauen, Peter ebenso'. Somit ist er eine Aussage über zwei verschiedene Individuen, auf die ein und dasselbe unabhängig voneinander zutrifft. In distributiver Lesart werden die Individuen als in bestimmter Hinsicht äquivalent betrachtet, wohingegen bei kollektiver Lesart die Individuen gerade als nicht äquivalent angesehen werden. Im Folgenden möchte ich den Unterschied zwischen den beiden metatheoretischen Perspektiven bzw. Arten von

---

<sup>85</sup> Die Mereologie (griechisch *méros*: Teil) ist die Theorie der Ganzes-Teil-Beziehung. Der Sache nach ist sie bereits seit der Antike Gegenstand philosophischer Erörterung. Unter dem Titel Mereologie hat sie der polnische Logiker und Philosoph Leśniewski (zuerst 1916) mit formalsprachlichen Hilfsmitteln entworfen. (Lorenz 1980: 1145)

<sup>86</sup> Vgl. Whittaker 1962, 1973, Trepl 1987: 141 f., Jax 2002: 110-119.

<sup>87</sup> Nachdem Arten von Lebewesen lange Zeit selbstverständlich als Klassen angesehen worden sind, wird seit einigen Jahrzehnten auch die Auffassung vertreten, dass es sich dann, wenn mit 'Art' *Biospezies* gemeint ist, um Individuen handle, etwa von Löther 1972, Ghiselin 1974, 1987, 1997, Hull 1976, 1978, 1988, 1989, Willmann 1985, Coleman & Wiley 2001, Brogaard 2004. Kritisiert wird diese Interpretation von Ruse 1969, 1981, 1987, 1998, Kitcher 1984, 1987, 1989, Bock 1986, LaPorte 2004: 9. Zu dieser Kontroverse siehe Ereshefsky 1988, Ereshefsky (Hrsg.) 1992, Wheeler & Meier (Hrsg.) 2000, Stamos 2003, Brogaard 2004, Trepl 2007: 127 ff.

Theorien bzw. Weisen der Konstitution von Gegenständen, die ich durch die Fragen (1) und (2) umrissen habe, genauer bestimmen.

### *System versus Klasse*

Entscheidend ist, dass die Begriffe System und Klasse, so wie sie zumeist und auch von mir verwendet werden, kategorial verschiedene Gegenstände bezeichnen. (Anders verhält es sich im mereologischen Nominalismus; siehe S. 74.)

Den Begriff *System* habe ich definiert als Bezeichnung für jeden Gegenstand, der als aus mehreren Gegenständen zusammengesetzt oder in mehrere Gegenstände gegliedert angesehen wird (siehe S. 20). Systeme sind demnach Ganze, welche aus Teilen *bestehen*. Sind Gegenstände Teile eines Ganzen, so bedeutet dies, dass sie zusammen aufgrund irgendeines Prinzips ein einziger Gegenstand sind oder als solcher betrachtet werden, sei es zum Beispiel aufgrund kausaler Beziehungen zwischen ihnen (funktionales Ganzes) oder weil sie im geographischen Raum benachbart sind (räumliches Ganzes) (vgl. Nagel 1952). Systeme sind immer in zweierlei Hinsicht von kategorial gleicher Art wie ihre Teile: Erstens sind sie wie diese *Individuen*, allerdings höherer Ordnung; „(d)as Ganze ... besteht nicht nur aus lauter individuellen Teilen, sondern ist selbst etwas durchaus Individuelles“ (Rickert 1929: 746). Zweitens sind sie *empirische Gegenstände*, sofern ihre Teile es sind.<sup>88</sup> Entsprechend charakterisiert Burge (1977: 102) Aggregate physischer Gegenstände: „Aggregates, like their member-components ... , are physical objects having spatio-temporal location and the capability of exerting forces and undergoing changes. Like

---

<sup>88</sup> In anderer Hinsicht können Systeme und Komponenten kategorial verschieden sein. Zum Beispiel muss ein System aus Organismen einer Art nicht selbst als Organismus angesehen werden.

their member-components, aggregates come into and pass out of existence. Member-components of aggregates are spatio-temporal parts of the aggregate“.

Der Begriff *Klasse* im Sinne der traditionellen Logik bezeichnet dagegen nie einen empirischen Gegenstand und nie ein Individuum, sondern stets die Extension eines *Allgemeinen*, einer Universalie, und zwar eines Allgemeinbegriffs, der Individuen einer bestimmten Definition umfasst. Seine Allgemeinheit besteht darin, etwas zu bezeichnen, das sich bei mehr als einem Gegenstand vorfindet oder zumindest vorgefunden werden könnte<sup>89</sup> (vgl. Løgstrup 1981: 284, Schneider 2004). „Ein allgemeiner Gegenstand wird ... in der Weise definiert, daß er genau diejenigen Eigenschaften zum Ausdruck bringt, welche den ihnen entsprechenden individuellen Gegenständen gemeinsam sind“ (Ridder 2002: 6). Demnach sind Klassen nicht aus ihren Elementen zusammengesetzt (wie es Systeme aus ihren Komponenten sind), weshalb es leere Klassen geben kann (wohingegen es keine Systeme oder Ganze ohne Komponenten oder Teile geben kann<sup>90</sup>) und weshalb empirische Gegenstände, als Elemente von Klassen betrachtet, nicht in kausalen Beziehungen zueinander stehen können (wohingegen Komponenten von Systemen jederzeit in solchen stehen können). Zwischen den Gegenständen, die einer Klasse als Elemente subsumiert werden, besteht vielmehr eine Äquivalenzrelation, wobei zwei Gegenstände *a* und *b* gleich oder äquivalent heißen, wenn eine bestimmte Aussage, die durch *a* erfüllt wird, ebenso durch *b* erfüllt wird; die Elementbeziehung eines Gegenstandes zu einer Klasse besteht darin, unabhängig von

---

<sup>89</sup> Ich verwende den Begriff Allgemeines in dieser Arbeit, wie schon auf S. 23 dargelegt, nur in diesem Sinne.

<sup>90</sup> Es kann aber *Klassen* von Systemen geben, die leer sind, weil es (gerade jetzt oder permanent) keine Systeme der fraglichen Art gibt. So behaupten die Vertreter einer Theorie aggregierter Systeme für den Gegenstandsbereich der Synökologie, die Klasse der organischen Systeme sei leer.

anderen Gegenständen eine bestimmte Aussageform zu erfüllen.<sup>91</sup>

Geht man davon aus, dass alle empirischen Gegenstände qualitativ individuell sind (vgl. S. 18), setzen Äquivalenzrelationen zwischen ihnen voraus, dass man von Ungleichheiten absieht (Abstraktion). Konstitutiv dafür, dass Individuen demselben *Allgemeinbegriff* subsumiert bzw. als Elemente derselben *Klasse* betrachtet werden, ist demnach die Perspektive auf ihre abstrakte Gleichheit mit anderen Individuen; Ungleiches / Individuelles wird aufgrund von Ähnlichkeiten zusammengefasst. Dagegen ist konstitutiv dafür, dass Individuen einem *System* zugehören, ihr Bezug aufeinander,<sup>92</sup> wobei es begriffslogisch gleichgültig ist, ob zwei Komponenten gleich oder ungleich sind im Hinblick auf diese Beziehung. Häufig beruht die Beziehung aber auf ihrer Ungleichheit; Ungleiches / Individuelles wird zusammengefasst aufgrund von Beziehungen, deren Voraussetzung bestimmte Unterschiede in den Eigenschaften sind. (Auch in diesem Fall liegt allerdings eine Abstraktion vor: nämlich die von allen Eigenschaften der Individuen, die nicht relevant für den Systemzusammenhang sind.)

---

<sup>91</sup> Eine Äquivalenzbeziehung ist einerseits nominalistisch interpretierbar: als Ähnlichkeit, die eine zweistellige Relation zwischen Individuen ist (vgl. Ockhams Theorie der Ähnlichkeit, S. 380). Andererseits kann sie universalienrealistisch aufgefasst werden als dreistellige Relation: Die Ähnlichkeit zweier Individuen ist Ausdruck davon, dass ihnen etwas ontisch reales Drittes, ein allgemeines Wesen, gemeinsam ist; siehe S. 71 u. S. 380).

<sup>92</sup> Dieser Bezug der Individuen kann z. B. darin bestehen, dass die Individuen sich wechselseitig ihre Existenz ermöglichen (siehe die idealtypische Theorie organischer Systeme, S. 80 ff.).

## **Systemrealismus und Systemnominalismus, Universalienrealismus und Universaliennominalismus**

Ob nun individuiert oder klassifiziert wird, in beiden Fällen können – vom Standpunkt eines ontologischen Realismus aus – im Hinblick auf die gebildeten übergeordneten Individuen bzw. Systeme (Mereologie) oder aber Klassen bzw. Allgemeinbegriffe (Klassenlogik) gegnerische Positionen vertreten werden: Ihnen kann entweder nur mentale Realität oder zudem auch extramentale, (meta)physische Realität zugesprochen werden. Diese Positionen kann man (zusammenfassend) als Nominalismus und Begriffsrealismus bezeichnen. Um klar zwischen Positionen in der Kontroverse um die Individuierung einerseits und die Klassifikation andererseits unterscheiden zu können, spreche ich von Systemrealismus und Systemnominalismus einerseits und von Universalienrealismus und Universaliennominalismus andererseits.<sup>93</sup>

### *Systemrealismus und Systemnominalismus*

Ontologischen Realismus habe ich definiert als die Ansicht, dass die Gegenstände der Erkenntnis auf eine Weise existieren, die von unserer Erfahrung, unserem Denken und unserer Sprache unabhängig ist (siehe S. 38). Entsprechend rede ich von ontologischem Realismus in Bezug auf Systeme oder kurz von *Systemrealismus*, wenn in einer Theorie Systeme als durch sich selbst oder auch durch irgendein anderes objektives Prinzip individuiert bzw. abgegrenzt angesehen werden. Es wird also angenommen, dass Systeme als Einheiten und nicht nur als Summe ihrer Komponenten, ontisch real sind. Von einem Nominalismus in Bezug auf Systeme oder kurz von *Systemnominalismus* spreche ich, wenn das Prinzip der

---

<sup>93</sup> Der konstitutionstheoretische Standpunkt hebt den Gegensatz zwischen diesen Positionen auf.

Individuation bzw. Abgrenzung als ein (inter-)subjektives, vom Beobachter nach seinen Kriterien festgelegtes angesehen wird; Systeme sind willkürlich konstruierte Einheiten und insofern nur mental real.

In Analogie zur Unterscheidung zwischen der Annahme natürlicher oder aber künstlicher Klassifikationen bzw. Arten (siehe S. 25) kann man statt von Systemrealismus und -nominalismus auch von der Annahme *natürlicher* oder aber *künstlicher Individualität* von Systemen sprechen. In diesem Sinne ist auch davon die Rede, dass ein System ein realer oder aber ein fiktiver Gegenstand sei. So fragt Schwerdtfeger: „Ist die Biozönose eine Realität oder eine Fiktion?“ (1960: 90; vgl. Peus 1954: 307)

Für die Synökologie fällt unter den Systemrealismus (und zugleich unter den Universalienrealismus, siehe unten), was Whittaker (1967: 209<sup>94</sup>) als *association / community-unit theory* bezeichnet und so charakterisiert hat: „These community types were assumed to be well-defined natural units which were part of the structure of vegetation (and not simply part of the structure of a classification) and which generally contacted one another along narrow boundaries called 'ecotones'.“ Unter den Systemnominalismus fällt, was Whittaker die individualistische Hypothese nennt: „(T)he *individualistic hypothesis* (...) states that species are variously, 'individualistically' distributed and do not form groupings that characterize clearly bounded types of communities“ (1975: 113).

Zu sagen, für Vertreter eines Systemnominalismus seien Systeme nicht (extramental) real, bedeutet nicht, dass sie die Realität der Komponenten leugnen würden, sondern nur, dass sie das Prinzip der *Einheit* von Systemen für nicht (extramental) real halten. Ein Systemnominalismus kann also durchaus mit einem Systemrealismus in Bezug auf die Komponenten

---

<sup>94</sup> Vgl. Whittaker 1956, 1962: 78, 1975: 112; siehe S. 270 dieser Arbeit.

der Systeme, also auf Systeme niedrigerer Stufe, verbunden sein. (Dies ist zum Beispiel der Fall, wenn Walter einzelne Organismen als reale Systeme ansieht, aber die reale Existenz überorganismischer Systeme, also von Populationen oder Gesellschaften, bestreitet; siehe S. 322 ff.)

Systemrealismus und -nominalismus sind gleichermaßen eine ontologische Position, beide beinhalten einen ontologischen Realismus; denn in beiden Systemauffassungen werden Aussagen darüber gemacht, wie die Gegenstände der Erkenntnis unabhängig von unserer Erfahrung, unserem Denken und unserer Sprache existieren. Der Unterschied besteht 'nur' darin, dass in der ersten Position die extramentale reale Existenz von (bestimmten) Systemen behauptet wird, während sie in der zweiten geleugnet wird.

Nicht nur der Systemrealismus, sondern auch der Systemnominalismus ist also grundsätzlich verschieden vom transzendentalen Idealismus, dem zufolge alle Gegenstände der Erfahrung vom erkennenden Subjekt konstituiert und nur Erscheinungen für uns sind – aber als solche objektive Realität haben und mit allgemeingültigen Aussagen beschreibbar sind (empirischer Realismus). Vom Standpunkt einer transzendentalphilosophischen Konstitutionstheorie, den ich in dieser Arbeit einnehme (siehe S. 38 ff.), sind sowohl organische als auch interaktionistische als auch aggregierte Systeme konstituierte Gegenstände und als solche gleichermaßen real (was nicht ausschließt, dass sie unterschiedlichen objektiven Gehalt haben können).

### *Universalienrealismus und Nominalismus*

Die Kontroverse zwischen Systemrealismus und Systemnominalismus um den ontologischen Status von Systemen ist zu unterscheiden vom Streit um den ontologischen Status von



Universalien im sogenannten *Universalienstreit*. Die Positionen in diesem Streit stelle ich hier etwas ausführlicher dar, als es für die Unterscheidung von jener Kontroverse erforderlich wäre. Denn zum einen lassen sich klassenlogische Fragen – wie sich zeigen wird – auch bei einer mereologischen Perspektive auf biologische Theorien nicht ausschließen. Zum anderen entwickelt der Nominalist Ockham – dessen Philosophie ich in Kapitel 7 als denjenigen ideengeschichtlichen Ort beschreibe, an dem eine Theorie eines aggregierten Systems unabhängig von einer biologischen Fragestellung formuliert ist – seine Philosophie als Kritik universalienrealistischer Kosmologien und Ontologien.

Im Universalienstreit<sup>95</sup> stehen sich, nach der einfachsten Unterscheidung, Universalienrealismus und Nominalismus gegenüber: Im *Universalienrealismus*<sup>96</sup> wird ein ontologischer Realismus in Bezug auf Allgemeines vertreten, Allgemeinem also extramentale, erkenntnisunabhängige Realität zugesprochen. Im *Nominalismus* wird diese Existenzweise von Allgemeinem bestritten, Allgemeinem höchstens mentale oder logische Realität zugesprochen. Nominalisten vertreten die Auffassung, dass die Bedeutung von Prädikatoren (also Allgemeinbegriffen wie 'weiß' und 'Mensch') ebenso auf der Referenz auf Individuen beruht wie die von Nominatoren (zu denen Eigennamen oder Individualbegriffe zählen), weshalb eben der Begriff Nominalismus geprägt wurde (Gethmann 2004: 1022). Universalienrealisten dagegen nehmen etwas extramental reales Allgemeines als Referenz an, das den Individuen, auf die derselbe Prädikator (zutreffend) angewandt

---

<sup>95</sup> Als Ausgangspunkte des mittelalterlichen Universalienstreits gelten Porphyrius' *Isagoge* (die sich mit Aristoteles' *Kategorien* auseinandersetzt und fragt, was den Kategorien wie Gattung und Art auf der Seite der Sachen entspricht) sowie Boëthius' Kommentar zu Porphyrius' *Isagoge*.

<sup>96</sup> Oft wird kurz von Realismus gesprochen. So verfare ich nur, wenn es gleichgültig ist, ob es sich um einen Universalien- oder einen Systemrealismus handelt.

wird, gemeinsam ist; ähnliche Gegenstände haben Teil an ein und demselben gemeinsamen Dritten. „Realists claim that where objects are similar or agree in attribute, there is some one thing that they share or have in common; nominalists deny this“ (Loux 2005: 20; vgl. Adams 1987: 12). Für Nominalisten sind demnach alle empirischen Gegenstände ontisch ausschließlich singulär, für Universalienrealisten können sie zwar singulär sein, niemals aber ausschließlich singulär (Armstrong 1980: 12).

Innerhalb des Universalienrealismus lassen sich zwei Auffassungen unterscheiden: Im radikalen oder *transzendenten Universalienrealismus* wird den Universalien eine eigene Realität unabhängig von Raum und Zeit, also vor allen materiell existierenden Dingen zuerkannt (*universale ante rem*<sup>97</sup>): Universalien existieren abgetrennt von den Sinnendingen, unabhängig von deren Existenz und unabhängig davon, ob wir sie erkennen. Diese Auffassung geht auf Platons Ideenlehre zurück.<sup>98</sup> Danach sind die Ideen (griechisch: *idéa*, *eîdos*, *génos*) bzw. Wesen (*ousía*) nicht auf irgendeine Weise in den Sinnendingen enthalten, sondern unveränderliche transzendente Ur- oder Musterbilder (*parádeigmata*), die der Erschaffung der dem Werden unterworfenen sinnenweltlichen Einzeldinge zugrunde liegen. Diese sind nur deren mehr oder wenige unvollkommene Nachahmungen (*mimémata*) oder Abbilder (*èidôla*) und insofern bloße, sich verändernde Erscheinungen ohne eigentliche Realität.

---

<sup>97</sup> Diese Charakterisierung der Positionen im Universalienstreit über die Priorität von Einzelnem bzw. Allgemeinem geht auf die Neuplatoniker zurück (Knebel 2001b: 184).

<sup>98</sup> Zur Ideenlehre vergleiche insbesondere Platon: Parmenides 132d, Phaidon 78 f. u. 100 f., Staat VI. u. VII. Buch, Symposion 211b, Timaios 50a-52d. Zur Interpretation der Ideenlehre vgl. Eisler 1912: 553 f., Graeser 1975, Röd 2000: I, 97-111, Silverman 2003, Vretska 2003, Windelband 1957: 98-105. Die dialektische Kritik, der Platon die Ideenlehre in seinem Spätwerk unterzieht (vgl. Frede 1997: 119 f., Wilpert 1975: 112 f.), lasse ich hier unberücksichtigt.

Im gemäßigten oder *immanenten Universalienrealismus* existieren Universalien nur als substanzieller Bestandteil empirischer Gegenstände (*universale in re*). Diese Auffassung geht auf Aristoteles' Theorie der immanenten Formen zurück: Danach ist das Allgemeine, die Art, real, aber nicht als transzendente Idee, sondern nur als gemeinsamer Begriff für das jeweils mehreren empirischen Gegenständen immanente substanzielle Prinzip, das die Entwicklung ihrer Form bestimmt.<sup>99</sup> Die einzelnen Naturdinge<sup>100</sup> sind konkrete Einheiten, für deren Sein zwei Prinzipien konstitutiv sind, die sich (nur) in Gedanken trennen und als gegensätzlich betrachten lassen: ihr Stoff oder ihre Materie (*hylê*) und ihre immanente Form (*eîdos, morphê*) (Hylemorphismus<sup>101</sup>). Die immanenten Formen bestimmt Aristoteles, wie Platon die Ideen, als allgemein und unveränderlich. Die Materie ist dasjenige Prinzip, welches die Exemplare einer Art individuiert, das heißt, die numerisch verschiedenen Exemplare zu besonderen, qualitativ verschiedenen Gegenständen macht. Der Begriff einer Gattung oder Art repräsentiert im Denken alle diejenigen Einzeldinge, in denen das allgemeine Formprinzip der Exemplare dieser Gattung oder Art wirklich enthalten ist.

Gemeinsam ist beiden Formen von Universalienrealismus die Annahme, der Mensch könne die Wesen bzw. die immanenten Formen der Dinge im Prinzip an jeweils einem einzigen Ding erkennen. Platon nimmt eine intuitiv-noetisch Erkenntnis an,<sup>102</sup> Aristoteles Erkenntnis aus dem Wahrnehmungsin-

---

<sup>99</sup> Aristoteles spricht von der „innewohnende[n] Form“ (Metaphysik VII.11 / 1037a29).

<sup>100</sup> Ob das Folgende nach Aristoteles für alle Naturdinge oder nur für die belebten gilt, kann hier offen bleiben. Artefakte unterscheidet Aristoteles strikt von Naturdingen: Ihnen sei der Ursprung ihrer Form und Veränderung äußerlich (Physik II.1 / 192b8-23).

<sup>101</sup> Dieser Begriff wurde wohl gegen Ende des 19. Jh. geprägt (Oeing-Hanhoff 1974: 1236).

<sup>102</sup> Nach Platon kann der Mensch die Ideen der Sinnendinge erkennen, weil er ihre idealen Urbilder ursprünglich geschaut hat (Anamnesis-

halt durch Heranführung (*epagôgê*<sup>103</sup>), in der Scholastik wird ihre Erkenntnis auf die Übermittlung eines Abbildes (lateinisch: *spezies*) der dem Gegenstand inhärierenden allgemeinen Natur (*natura communis / universalis*) in den Verstand zurückgeführt (Abbildtheorie der Erkenntnis). Die so erkannten Ideen bzw. Formen werden als natürliche Arten angesehen.

Innerhalb des Nominalismus lassen sich ebenfalls zwei Auffassungen unterscheiden: Im *Konzeptualismus*, den Ockham vertritt, wird zwar Allgemeinem Existenz zugeschrieben, aber nur mentale Existenz: Mentale oder logische Allgemeinbegriffe sind vom Verstand gebildete Begriffe, die mehrere empirische Gegenstände bezeichnen können (*universale post rem*), wobei der Ausgangspunkt für diese Begriffsbildung die Erkenntnis ausschließlich individueller empirischer Gegenstände ist. Begriffe können allgemein sein, allerdings nicht, weil sie einen allgemeinen Gegenstand bezeichnen, sondern eine Mehrzahl ähnlicher individueller Gegenstände.

Im radikalen oder *mereologischen Nominalismus* wird auch die mentale Existenz von Allgemeinem bestritten: Es gibt überhaupt nichts Allgemeines, nur Individuelles (in Bezug auf das ein ontologischer Realismus vertreten wird). Die Verwendung der Element-Klasse-Beziehung wird abgelehnt. An deren Stelle tritt eine Theorie über Teil-Ganzes-Beziehungen (Mereologie, Individuenkalküle<sup>104</sup>); „for particulars to have the same property, or to have the same relation, is for them to be parts of the same aggregate particulars“ (Armstrong 1980: 138). So versteht Leśniewski (1927) unter mereologischen

---

lehre), nach Augustinus, weil er sie durch Gott erkennt (Illuminationslehre), nach Descartes, weil sie ihm eingeboren sind.

<sup>103</sup> Was Aristoteles unter Heranführung versteht, ist schwer zu bestimmen. Hier sei nur angemerkt, dass es sich nicht um eine Induktion handelt, denn es kann nach Aristoteles schon ein Einzelfall genügen, um Allgemeines zu erkennen (Mittelstraß 2004).

<sup>104</sup> Vgl. Armstrong 1980: 34 f., Ridder 2002.

Klassen konkrete, raum-zeitliche Gebiete oder Gesamtheiten konkreter Gegenstände, womit er Klassen als kollektive Ganze und Individuen bestimmt (Ridder 2002: 6-8, 58-64).<sup>105</sup>

### *Universalienrealismus und Nominalismus in Bezug auf Systeme*

Ein Universalienrealismus bzw. Nominalismus kann für beliebige Individuen vertreten werden, also auch für solche, die als übergeordnete Individuen oder als Systeme aus untergeordneten Individuen angesehen werden.

Wenn ich in den späteren Interpretationen ökologischer Theorien von einem Universalienrealismus in Bezug auf Systeme spreche, so bedeutet dies Folgendes: Es wird mereologisch ein Systemrealismus vertreten *und* klassenlogisch angenommen, dass die Klasse, welche diese Systeme enthält (also z. B. die Klasse aller organischen Systeme), in natürliche Unterklassen gegliedert ist (also z. B. natürliche Unterklassen enthält wie 'einzelner Organismus', 'Säugetier', 'Ökosystem See', 'Seggen-Buchenwald'). Wird dagegen zwar mereologisch ein Systemrealismus vertreten, aber klassenlogisch jedes der betrachteten Systeme als in seinem Wesen qualitativ vollständig individuell angesehen oder aus anderen Gründen jegliche Klassifikation derselben für künstlich gehalten, so wird ein Nominalismus in Bezug auf die Klassifikation von Systemen vertreten. (Es wird sich zeigen, dass Leibniz eine solche Ontologie vertritt.)

Ein Systemnominalismus impliziert eine nominalistische Position für die Klassifikation von Systemen; denn Allgemeinbegriffe, deren Gegenstände nur willkürlich konstruierte Einheiten und somit nur mental real sind, können auch selbst nur solche Einheiten und nur in solcher Weise real sein.

---

<sup>105</sup> Ausführlicher zur Unterscheidung verschiedener Arten von Universalienrealismus und Nominalismus siehe Armstrong 1980, Loux 2005: 54-95.

## Metatheorie mereologischer Gegenstandsbestimmung

Die obigen Ausführungen haben gezeigt, dass zwei grundsätzlich verschiedene Weisen der Bestimmung von Gegenständen zu unterscheiden sind: (1) eine *individuierende, mereologische*, die Individuen als Teile von Ganzheiten, von übergeordneten Individuen oder – in meiner Terminologie – als Komponenten von Systemen bestimmt; (2) eine *verallgemeinernde* oder generalisierende, *klassenlogische*, die Individuen beliebiger Stufe als äquivalent bestimmt und Allgemeinbegriffen, Klassen, Gesetzen etc. subsumiert.

In dieser Arbeit thematisiere ich nur die verschiedenen Weisen der mereologischen Bestimmung biologischer Gegenstände und damit die verschiedenen Weisen der Konstitution biologischer Systeme. Die idealtypischen Systemauffassungen, die ich bilde, charakterisieren – ontologisch formuliert – konkurrierende Auffassungen über Individuen höherer Ordnung und über das Verhältnis, in dem deren Teile, die einzelnen Individuen, zueinander stehen

Die klassenlogische Bestimmung bzw. Konstitution biologischer Gegenstände untersuche ich in dieser Arbeit nicht systematisch, ich klammere sie aber auch nicht vollständig aus. Das hat zwei Gründe: (1) Ein wesentlicher Bestandteil einiger der Theorien, die ich auf ihre Systemauffassung hin analysiere, ist die Kritik an einem 'klassenlogischen Verständnis' des Gegenstandsbereichs. Dies gilt zum Beispiel für Gleason, der sich gegen die Auffassung wendet, Pflanzenassoziationen seien zu Arten von Lebewesen (im Sinne von Morphospezies) analoge Gegenstände (siehe S. 188).

(2) Wenn ich die idealtypischen Systemauffassungen charakterisiere, wird sich zeigen: Die Individuation von Systemen erfolgt im Rahmen der idealtypischen Theorie aggregierter Systeme auf der Grundlage einer Klassifikation von Systemen (siehe S. 97).

Die oben konstatierte Vermischung mereologischer und klassenlogischer Fragen (siehe S. 63) hat demnach auch eine systematische Ursache: Nur im Rahmen bestimmter Systemauffassungen (insbesondere im Rahmen der idealtypischen Theorie organischer Systeme) handelt es sich bei den begrifflich unterscheidbaren Perspektiven um eigenständige, voneinander unabhängige Formen der Bestimmung von Individuen. Das spricht aber nicht dagegen, diese Perspektiven begrifflich zu unterscheiden; vielmehr lassen sich gerade mittels dieser Unterscheidung wichtige Charakteristika von Systemauffassungen herausarbeiten.

### **3.3 Die idealtypischen Theorien organischer, aggregierter und interaktionistischer Systeme**

In diesem Kapitel formuliere ich drei idealtypische System- bzw. Individualitätsauffassungen, die konkurrierende Weisen charakterisieren, auf die biologische Einheiten konstituiert werden: (1) die Theorie aggregierter Systeme bzw. solitärer Individualität, (2) die Theorie organischer Systeme bzw. systemischer Individualität sowie (3) die zwischen diesen konträren Theorien vermittelnde Theorie interaktionistischer Systeme bzw. von Ko-Individualität.

Innerhalb der Theorie organischer Systeme unterscheide ich zwei idealtypische Varianten, die Theorie organischer Systeme *sensu stricto* und die *sensu lato*. Innerhalb der Theorie interaktionistischer Systeme unterscheide ich idealtypisch die Theorie von (3a) Zulassungs- / Permittenssystemen und die von (3b) Abhängigkeits- / Dependenzsystemen. Letztere glied-

dere ich nochmals, und zwar in die Theorien (3b<sub>1</sub>) einseitiger Ermöglichungs- und (3b<sub>2</sub>) kooperativer Systeme.

Warum ich nicht von 'holistischen', 'individualistischen' und 'reduktionistischen' Theorien spreche, erläutere ich im Anschluss an diese Charakterisierungen.

Alle System- und Individualitätsauffassungen definiere ich ohne semantische Festlegung auf bestimmte biologische Gegenstände. Wenngleich ich in dieser Arbeit nur Theorien über Systeme aus Lebewesen behandle, sollen die idealtypischen Definitionen nicht nur für diese Kategorie biologischer Gegenstände gelten (sondern z. B. auch für Genotypen), damit sie als Heuristik für Theorien aller biologischen Teildisziplinen dienen können. Darum spreche ich in den Definitionen abstrakt von Systemen, Komponenten und Individuen. (Um die Definitionen leichter verständlich zu machen, erläutere ich sie mit Beispielen aus der Ökologie.<sup>106</sup>)

Meine Definitionen sind allerdings nicht absolut universell, sondern (ohne Modifikationen) nur auf Systeme empirischer Gegenstände und nur auf natürliche Systeme anwendbar. Diese beiden Einschränkungen des Geltungsbereichs nehme ich vor, da sonst andere als kausale Beziehungen sowie die spezifischen Charakteristika intentionaler Handlungen zu berücksichtigen wären, was die Definitionen stark verkomplizieren würde. Diese Einschränkungen sind aber unproblematisch für die Ziele dieser Arbeit, da weder Systeme aus unempirischen Gegenständen (wie es die Begriffe einer Sprache sind) noch Artefakte zu den Untersuchungsgegenständen der Biologie gehören: Unempirische Gegenstände sind nur Gegenstand biologischer Definitionen und Klassifikationen; Artefakte sind zwar Gegenstand der Untersuchung, wenn

---

<sup>106</sup> Diese Beispiele sind nicht als von mir aufgestellte Tatsachenbehauptungen zu verstehen. Vielmehr handelt es sich um Hypothesen, die typisch sind für reale ökologische Theorien, die dem jeweils vorgestellten Idealtyp zuzuordnen sind.



zum Beispiel Ökosysteme im Hinblick auf die Funktionen betrachtet werden, die sie für den Menschen haben (*ecosystem services*),<sup>107</sup> aber die Ökosysteme sind dann nicht Gegenstände einer biologischen Disziplin (vgl. McLaughlin 2001: 42 f.), sondern einer (im weiteren Sinne) ökonomischen Untersuchung, die biologisches Wissen einbezieht. Schließlich ist zu beachten, dass die Charakteristika der System- und Individualitätsauffassungen sich immer nur auf diejenigen Eigenschaften von Individuen und Systemen beziehen, welche Gegenstand der jeweiligen biologischen Teildisziplin sind. Deshalb schließt beispielsweise die Tatsache, dass zwischen den Organismen einer Population (definitionsgemäß) fortpflanzungsbiologische Beziehungen bestehen, nicht von vorneherein aus, dass es populationsökologische Theorien gibt, die der idealtypischen Theorie aggregierter Systeme zuzuordnen sind.

---

<sup>107</sup> Zur Theorie der *ecosystem services* siehe z. B. Daily (Hrsg.) 1997. Inwiefern die Gegenstände dieser Theorie Artefakte sind, siehe Nagel & Eisel 2001: 310-312, Taylor 1988: 237, Trepl & Voigt 2005: 29 f., Voigt 2007, Voigt & Weil 2006 u. vor allem McLaughlin 2001: 42-61. Vgl. auch Jax 1998: 135.

### 3.3.1 Die Theorie organischer Systeme

#### *Definition*<sup>108</sup>

Die idealtypische Theorie organischer Systeme besagt, dass alle Individuen des betrachteten Gegenstandsbereichs organischen Systemen zugehören (oder zumindest eine universelle Tendenz dazu besteht).

Ein organisches System ist dabei eines, in dem (1) jede Komponente einen absolut notwendigen Beitrag zur Reproduktion des Systems leistet und (2) sich jedes Individuum nur als Komponente eines solchen Systems reproduzieren kann.

#### *Erläuterung und Korollarien der Definition*

Für organische Systeme gilt: (a) Jede Komponente des Systems ist, unmittelbar oder mittelbar, durch kausale Beziehungen mit allen anderen Komponenten verbunden (interne Kausalität). (b) Die interne Kausalität besteht darin, dass jede Komponente funktional für das System ist, indem sie einen Beitrag zu dessen Reproduktion<sup>109</sup> leistet, und sich ihrerseits nicht direkt selbst reproduziert, sondern durch das System reproduziert wird, so dass eine zirkuläre oder rekursive Beziehung zwischen den Systemkomponenten besteht. „*Ein*

---

<sup>108</sup> Diese Definition habe ich ausgehend von Kant (1790 / KdU, §§ 61-68) u. McLaughlin 2001, 2005 entwickelt. Zudem habe ich mich orientiert an Husserl (1913 / LU, II/1, III), Bertalanffy 1932, Rescher & Oppenheim 1955, Varela et al. 1974, Simons 1987, Esfeld 2002, 2002a, Weil 2004, 2004a.

<sup>109</sup> Der Begriff *Reproduktion* wird häufig nur auf die Erhaltung einer *Art* von Lebewesen in einer Generationenfolge bezogen. Ich verwende ihn hier wie McLaughlin (2001: insb. 173-179) in weiterer Bedeutung, die auch die Erhaltung eines *einzelnen Organismus* während seines Lebens umfasst.

*organisiertes Produkt der Natur ist*<sup>110</sup> *das, in welchem alles Zweck und wechselseitig auch Mittel ist.* Nichts in ihm ist umsonst, zwecklos, oder einem blinden Naturmechanismus zuzuschreiben<sup>111</sup> (KdU, § 66 / A 292). Entsprechend hat McLaughlin charakterisiert, was es bedeutet, einer Systemkomponente eine ätiologische Funktion zuzuschreiben: „(1) *X* does / enables *Y* (in or for some [system] *S*); (2) *Y* is good for some *S*; and (3) by being good for some *S*, *Y* contributes to the (re)production of *X* (there is a feedback mechanism involving *Y*'s benefiting *S* that (re-)produces *X*)“ (2001: 140;

---

<sup>110</sup> 'Ist' muss hier im Sinne des empirischen, nicht des ontologischen Realismus verstanden werden. Kant (KdU) nimmt eine 'Kritik der Urteilskraft' vor; er analysiert, was ein teleologisches *Urteil* über organisierte Naturprodukte beinhaltet und führt somit gerade nicht, wie zuweilen unterstellt wird, eine ontische Analyse der Natur an sich durch (vgl. S. 38 ff.). „Nicht dies bildet somit die Frage, ob die Natur in einigen ihrer Produkte zweckmäßig verfähre, ob ihre schöpferische Tätigkeit von einer ihr selbst bewußten oder unbewußten Absicht geleitet sei, sondern ob *unsere Beurteilung genötigt* sei [vgl. Kant, KdU, § 67 / A 296], eine eigene 'Dingform' [nämlich organisierte Wesen als Naturzwecke] zu setzen und anzunehmen, die sich von der des Körpers der abstrakten Mechanik unterscheidet und über sie hinausgeht“ (Cassirer 1918: 359 f., Herv. T. K.). Im teleologischen Urteil, dass wir angesichts bestimmter Naturprodukte fällen, fungiert die „Idee des Ganzen ... nicht als Ursache – denn dann wäre es ein Kunstprodukt – sondern als Erkenntnisgrund der systematischen Einheit der Form und Verbindung“ (Kant, KdU, § 65 / A 287). Vgl. Bartuschat 1972: 181-185, Höffe 1996: 276-280.

<sup>111</sup> Kant verwendet den Begriff *organisiert* in engerer Bedeutung, als es heutzutage in der Ökologie üblich ist. In dieser wird oft schon dann von 'Organisation' gesprochen, wenn *irgendwelche* Kausalbeziehungen angenommen werden, die die Zusammensetzung, Struktur und Dynamik eines ökologischen Systems beeinflussen (siehe z. B. Giller 1984: 2, Greig-Smith 1986: 19). Kant hingegen verwendet den Begriff im wörtlichen Sinne: Die Systemkomponenten müssen im Verhältnis von Organen (griechisch *órganon*: Werkzeug) zueinander stehen. Entsprechend wird in Meyers Enzyklopädischem Lexikon definiert: „*Organisation* ... , zielgerichtete Ordnung bzw. Regelung von Aufgaben (Funktionen) und Tätigkeiten ... (I)n der *Biologie* Bauplan eines Organismus, Ausbildung und Anordnung seiner Organe (bzw. Organellen bei Einzellern)“ (1976: 720) Vgl. Brockhaus 1998: 288 f., Luhmann 1984, McLaughlin 2001: 42-61, Penzlin 1988: 21.

vgl. 2005: 29). 'Ätiologisch' heißt eine solche Funktion, weil sie die Erklärung oder Ursache (griechisch: *aitia*) dafür ist, dass die Komponente dem System zugehört (vgl. ebd.: 24). Da ätiologische Funktionen – von denen, die ihre Existenz behaupten – zumeist als Folge natürlicher Selektion interpretiert werden,<sup>112</sup> wird statt von ätiologischer Analyse oft von *selected-effect analysis* gesprochen.<sup>113</sup>

(c) Diese wechselseitigen funktionalen Beziehungen haben mindestens in zweierlei Hinsicht *notwendigen Charakter*: (c<sub>1</sub>) Jede Komponente übt eine notwendige Funktion aus, ohne die sich das System nicht reproduzieren könnte. (c<sub>2</sub>) Für jede Komponente ist es existenznotwendig, einem organischen System zuzugehören, weil sie sich nur so reproduzieren kann. Die Komponenten sind also, in Husserls Terminologie, unselbständige oder abstrakte Teile des Ganzen: 'Momente'. Systemzugehörigkeit ist ihnen demnach wesentlich (im Gegensatz zu akzidentell) (LU, II/1, III, § 17). Die notwendige Existenzbedingung jeder Komponente ist, dass sie mit bestimmten anderen Komponenten zusammen existiert, die zu ihr passen und zu denen sie passt (vgl. Eisel 1989: 72). (d) In beiderlei Hinsicht (c<sub>1</sub> und c<sub>2</sub>) ist die Notwendigkeit *absolut*. Das heißt, sie besteht unabhängig von Randbedingungen (also z. B. nicht nur unter bestimmten abiotischen Standortbedingungen).

---

<sup>112</sup> Siehe z. B. Neander 1991, Griffiths 1992, Wimsatt 1997, siehe aber Buller 1998, McLaughlin 2001, 2005: 30.

<sup>113</sup> Zum Begriff der *ätiologischen Funktion* siehe insbesondere Wright 1973, 1976, McLaughlin 2001, 2005. Zur Kritik an diesem Begriff, dass Funktionen nicht das Vorkommen eines Funktionsträgers erklären können, siehe meine Ausführungen zur dispositionalen Deutung funktionaler Analysen auf S. 106. Zur Kontroverse um den legitimen Inhalt funktionaler Analysen und zur Diskussion, ob ätiologische Funktionen als Resultat natürlicher Selektion gedeutet werden können, siehe Amundson & Lauder 1994, Boorse 1976, 2002, Buller 1998, Davies 2000, 2001, Godfrey-Smith 1993, 1994, Griffiths 1993, McLaughlin 2001, 2005, Neander 1991, 1991a.

(e) Nicht nur in ihrer Existenz überhaupt, sondern auch in ihrer Beschaffenheit und damit ihrer Genese ist jede Komponente von den anderen Komponenten abhängig. „In einem solchen Produkte der Natur wird ein jeder Teil, so, wie er nur *durch* alle übrige da ist, auch als *um der andern* und des Ganzen *willen* existierend, d. i. als Werkzeug (Organ) gedacht: welches aber nicht genug ist (denn er könnte auch Werkzeug der Kunst sein ...); sondern als ein die andern Teile (folglich jeder den andern wechselseitig) *hervorbringendes Organ*, dergleichen kein Werkzeug der Kunst, sondern nur der ... Natur sein kann: und nur dann und darum wird ein solches Produkt, als *organisiertes* und sich *selbst organisierendes Wesen*, ein *Naturzweck* genannt werden können“<sup>114</sup> (KdU, § 65 / A 288<sup>115</sup>). (f) Diese beiden zum Wesen der Komponenten gehörenden wechselseitigen Abhängigkeiten, die ihrer Existenz überhaupt und die (der Genese) ihrer individuellen Beschaffenheit, meine ich, wenn ich von einer Theorie *systemischer Individualität* spreche: Die Komponenten organischer Systeme sind Individuen, die in ihrer Existenzmöglichkeit und in ihrem Wesen auf ein System bezogen sind (systemische Individualität), nicht Individuen, deren Wesen unabhängig voneinander ist (solitäre Individualität). (g) Sind die Komponenten der Systeme – wie es in populations- und synökologischen Theorien der Fall ist – das Resultat von Evolutionsprozessen, also stammesgeschichtlicher Entwick-

---

<sup>114</sup> Ganz ähnlich definieren Maturana & Varela autopoietische Maschinen: „An autopoietic machine is a machine organised (defined as a unity) as a network of processes of production (transformation and destruction) of components that produces the components which: (i) through their interactions and transformations continuously regenerate and realise the network of processes (relations) that produced them; and (ii) constitute it (the machine) as a concrete unity in the space in which they (the components) exist by specifying the topological domain of its realization as such a network“ (1980: 78 f.).

<sup>115</sup> Vgl. Bartuschat 1972: 180, Cassirer 1918: 359, Weil 2004: 25-27.

lung, so wird angenommen, dass sie koevoluieren.<sup>116</sup> Die Koevolution führt zu einer Optimierung des Gesamtsystems.

(h) Die Erklärung der Genese organischer Systeme ist problematisch: Da ihre Komponenten wechselseitig obligat abhängig voneinander sind und deshalb nicht unabhängig voneinander existieren können, können organische Systeme nicht durch Zusammensetzung aus zuvor unabhängig voneinander existierenden Gegenständen entstanden sein. Sie sind deshalb zunächst als präexistent angesehen worden, später als sukzessive aus interaktionistischen Systemen entstanden (vgl. S. 476 u. S. 482).

(i) Organische Systeme sind *funktional* definiert. Sie sind durch sich selbst abgegrenzt bzw. individuiert: Alle und nur diejenigen Individuen, welche in wechselseitigen notwendigen funktionalen Beziehungen zueinander stehen, gehören ein und demselben organischen System zu.<sup>117</sup> Organische Systeme sind ontisch reale, funktional integrierte Individuen im engen Sinne. Die Theorie organischer Systeme impliziert also einen *Systemrealismus*.

---

<sup>116</sup> *Evolution* wird in der modernen Biologie gewöhnlich folgendermaßen definiert: „Evolutionary changes are those that are inheritable from one generation to the next“ (Futuyma 1979: 7). Unter *Koevolution* wird heutzutage die Veränderung des Genotyps einer Art (oder einer Gruppe von Arten) in Reaktion auf die (phänotypische Auswirkung der) Veränderung des Genotyps einer anderen verstanden, so dass ein Prozess wechselseitiger phylogenetischer Adaptation vorliegt. „Coevolution is *reciprocal* evolutionary change in interacting species“ (Strong et al. 1984: 200). Je nachdem, welcher Grad an Spezifität, Wechselseitigkeit und Simultaneität verlangt wird, ergeben sich weitere oder engere Bedeutungen des Begriff der Koevolution bzw. unterschiedliche Abgrenzungen zum Begriff der Evolution (Futuyma & Slatkin 1983a: 1-3). Vgl. Janzen 1980.

<sup>117</sup> Dennoch können organische Systeme anhand nicht-funktionaler Eigenschaften *identifiziert* werden – so wie Biospezies zwar durch das Kriterium der Fortpflanzungsfähigkeit definiert sind, aber die zugehörigen Organismen praktisch oftmals anhand morphologischer Merkmale identifiziert werden.

(j) Die Umwelt der Komponenten organischer Systeme besteht zunächst aus den jeweils anderen Komponenten des Systems. Darüber hinaus haben alle Komponenten zusammen eine Umwelt, nämlich die Umwelt des Systems, dem sie zugehören. Das System reagiert als funktionale Einheit auf seine Umwelt; die Systemumwelt wirkt auf die Komponenten nur vermittelt über das System (vgl. Eisel 2005: 44).<sup>118</sup> Demnach müssen in der Theorie organischer Systeme zwei Arten von Umwelt unterschieden werden: (j<sub>1</sub>) die individuelle Umwelt der Systemkomponenten, die aus Gegenständen derselben Kategorie oder Klasse von Gegenständen besteht, und (j<sub>2</sub>) die individuelle Umwelt des Systems bzw. die kollektive seiner Komponenten, die ebenfalls aus solchen und außerdem, oder aber nur, aus Gegenständen anderer Kategorien oder Klassen bestehen kann.

(k) Die räumliche Grenze organischer Systeme ergibt sich aus ihrer funktionalen. Aus der notwendigen funktionalen Abhängigkeit ihrer Komponenten folgt allerdings nicht, weder kausal noch logisch, dass organische Systeme im geographischen Raum diskret zueinander oder Raumganzenheiten sein müssen, wobei hier solche Systeme so genannt werden sollen, zwischen deren Komponenten sich keine Komponenten eines anderen Systems befinden. Typisch für reale Theorien organischer Systeme – und entsprechend soll hier der Idealtyp charakterisiert werden – ist jedoch die Auffassung, organische Systeme seien Raumganzenheiten. Das liegt wohl zum einen daran, dass ein räumlicher Zusammenhang der Komponenten als Voraussetzung für deren funktionale

---

<sup>118</sup> Innerhalb eines bestimmten Bereichs von Umweltbedingungen weisen organische Systeme Resistenz (insbesondere in Form von Homöostase) und / oder Resilienz auf, außerhalb dieses Bereichs hören sie als ganze und alle ihre Komponenten auf zu existieren. (Homöostase wird hier verstanden als die Fähigkeit eines Systems, auf Veränderungen seiner Umwelt so zu reagieren, dass bestimmte seiner Eigenschaften durch Veränderung anderer unverändert bleiben. Zu den Begriffen Resistenz, Homöostase u. Resilienz siehe Trepl 2005: 422 ff.)

Abhängigkeit angesehen wird (vgl. ebd.). Zum anderen gründet, für die Ökologie, diese Auffassung wohl darin, dass ökologische Theorien organischer Systeme geschichtlich aus geographischen Theorien ästhetischer landschaftlicher Raumganzheiten hervorgegangen sind;<sup>119</sup> diese Entwicklung basiert auf der Verbindung einer Theorie geographischer, ästhetisch-räumlicher mit einer Theorie biologischer, funktionaler Einheiten in der Physiognomik Alexander von Humboldts (1808, 1845 ff.), der deshalb auch als einer der Urväter von Geographie *und* Ökologie gilt (Eisel 2002: 134, Fußnote 3).<sup>120</sup>

(I) Das Verhältnis von organischem System und Umwelt wird zumeist so gedacht, dass beide sich wechselseitig bestimmen und so eine übergeordnete Entwicklungseinheit bilden.<sup>121</sup>

(Das ist z. B. in Thienemanns Theorie der Biosysteme der Fall; siehe S. 209.)

### *Organische Systeme im engen und im weiten Sinne*

Innerhalb der Theorie organischer Systeme lassen sich zwei Varianten unterscheiden. Diese bezeichne ich als Theorie organischer Systeme *sensu stricto* bzw. *sensu lato*.

Organische Systeme habe ich oben dadurch definiert, dass jede Komponente einen absolut notwendigen Beitrag zur Reproduktion des Systems leistet. Organische Systeme *sensu stricto* definiere ich als solche, für die gilt: (1a) Jedes Individuum leistet einen absolut notwendigen *und einmaligen / ex-*

---

<sup>119</sup> Zur geographischen Theorie von Raumganzheiten bzw. Raumindividuen siehe Ritter 1817, Rosenkranz 1850, Hettner 1934, Troll 1950, vgl. Hözel 1896, Winkler 1974, Eisel 1980, 1989, 1992, 1993, 1993a.

<sup>120</sup> Vgl. Eisel 1992: 135 f., 1997: insb. 130, 2005: 55 f., Hard 1969, Trepl 1987.

<sup>121</sup> Zu dieser Auffassung siehe die in Fußnote 119 genannte Literatur. Vgl. auch Herders genaueklärerische Kulturtheorie, auf die man diese Auffassung zumindest für die kontinentaleuropäische Geographie und Ökologie zurückführen kann (siehe Kapitel 9.2, S. 487 ff.).



*klusiven* Beitrag zur Reproduktion des Systems, dem es als Komponente zugehört. Die Funktion (oder auch die Funktionen), die es ausübt, kann (können) ausschließlich von ihm ausgeübt werden. Kein Individuum ist also durch ein anderes ersetzbar. (2a) Andererseits kann jedes Individuum nur als Komponente genau eines einzigen organischen Systems existieren. Die Funktion einer Komponente erklärt ihre Systemzugehörigkeit also vollständig, ist vollständig ätiologisch.

Organische Systeme *sensu lato* weisen eine weniger starke Abhängigkeit zwischen den Komponenten und dem System auf, und zwar in zweierlei Hinsicht: (1b) Die Individuen haben *nicht* eine je *einmalige/exklusive* Funktion, sondern verschiedene Individuen können dieselbe ausüben. Es gibt *funktional äquivalente Individuen* (Äquivalenzfunktionalismus<sup>122</sup>), die einander als Systemkomponenten ersetzen können. Jede Funktion ist aber, wenngleich sie durch verschiedene Komponenten und eventuell auch auf verschiedene Weise erfüllt werden kann, notwendig für die Reproduktion des Systems. (2b) Jedes Individuum kann sich zwar nicht für sich, sondern nur als Komponente eines organischen Systems reproduzieren; es ist aber nicht an ein bestimmtes System gebunden, sondern es gibt mehrere, unterschiedliche, in denen

---

<sup>122</sup> Diesen Begriff (für einen der Sache nach älteren Ansatz) hat Luhmann geprägt, der den Funktionsbegriff als regulatives Prinzip für die Feststellung von Äquivalenzen gebrauchen und damit Parsons Ansatz, den er als kausalwissenschaftlichen Funktionalismus bezeichnet, ersetzen will (1962 / 2005: 19). Das Charakteristikum des Äquivalenzfunktionalismus bestimmt Luhmann so: „Nicht auf eine gesetzmäßige oder mehr oder weniger wahrscheinliche Beziehung zwischen bestimmten Ursachen und bestimmten Wirkungen kommt es an, sondern auf die *Feststellung der funktionalen Äquivalenz mehrerer möglicher Ursachen unter dem Gesichtspunkt einer problematischen Wirkung*“ (ebd.: 17). Die äquivalenzfunktionalistische Methode zielt darauf festzustellen, dass etwas auch anders sein könne, dass etwas ersetzbar sei in Bezug auf eine bestimmte Leistung (ebd.: 19). Siehe Schwinn (2001: 58-62) zu den Gemeinsamkeiten und Differenzen zwischen Kausal- und Äquivalenzfunktionalismus.

es eine Funktion erfüllen und in denen es sich reproduzieren kann. Die Funktion der Komponente ist demzufolge nicht mehr vollständig ätiologisch, da sie nicht vollständig erklärt, weshalb ein Individuum Komponente eines bestimmten Systems ist und nicht eines anderen.<sup>123</sup>

Die Differenz zwischen organischen Systemen *sensu stricto* und *sensu lato* lässt sich mit Hilfe der in der Philosophie gebräuchlichen Unterscheidung zwischen rigider und generischer ontologischer Abhängigkeit erläutern. Als *rigide oder individuell* wird die stärkste Form ontologischer Abhängigkeit bezeichnet: Die Existenz eines bestimmten Individuums *a* setzt die Existenz eines bestimmten anderen Individuums *b* voraus; demgegenüber liegt *generische* oder allgemeine Abhängigkeit vor, wenn gilt, dass die Existenz eines bestimmten Individuums *a* die Existenz irgendeines anderen Individuums *b* einer bestimmten Art *B* voraussetzt (Simons 1987: 295-301). Im Hinblick auf die Abhängigkeit sind nur die artspezifischen Eigenschaften des Individuums *b* relevant ('Art' verstanden als Klasse, nicht als Individuum), seine einmaligen / exklusiven Eigenschaften also irrelevant (vgl. Trepl 2005: 25). Die generische Abhängigkeit ist umso enger, je kleiner die Extension bzw. je bestimmter die Intension der Art *B* ist.

Die Theorie organischer Systeme *sensu lato* weist also gegenüber derjenigen *sensu stricto* eine generalisierende Tendenz auf – aber im Rahmen einer grundsätzlich mereologischen, individualisierenden Betrachtungsweise: Ausgangspunkt des Systemdenkens sind Systeme, für die funktionale Beziehungen konstitutiv sind. Erst anschließend wird nach

---

<sup>123</sup> Vgl. den Einwand von Cummins (1975: 745) gegen die Theorie ätiologischer Funktionen: „An attempt to explain the presence of something by appeal to what it does – its function – is bound to leave unexplained why something else that does the same thing – a functional equivalent – isn't there instead.“

der funktionalen Äquivalenz von (potenziellen) Systemkomponenten gefragt.

In der Synökologie wird in allen mir bekannten Theorien, die der idealtypischen Theorie organischer Systeme zugeordnet werden können, generische ontologische Abhängigkeit und als deren stärkste Form die Abhängigkeit von Individuen einer *einzigsten Art* angenommen. Das heißt, Theorien organischer Systeme *sensu stricto* werden in der Synökologie nicht formuliert. Wenn in der Synökologie – in Theorien organischer Systeme oder auch in Theorien von Ermöglichsystemen (siehe S. 102 ff.) – von 'funktionaler Äquivalenz', 'funktionaler Redundanz'<sup>124</sup> oder 'funktionalen Effekt-Gruppen' die Rede ist, so ist (deshalb) üblicherweise nicht gemeint, dass verschiedene Individuen derselben Art dieselbe dispositionale oder ätiologische Funktion in einem System erfüllen können, sondern dass dies Individuen *verschiedener Arten* können: „(F)unctional effect groups would refer to species that have similar effects on ecosystem-level processes“ (Catovsky 1998: 126).

---

<sup>124</sup> Vgl. Walker 1992, Schulze & Mooney (Hrsg.) 1993, Lawton 1994, Gindele 1999.

### 3.3.2 Die Theorie aggregierter Systeme

#### *Definition*

Für die idealtypische Theorie aggregierter Systeme bzw. solitärer Individualität gilt: Wie auch immer die Individuen des betrachteten Gegenstandsbereichs zu Systemen zusammengefasst werden, immer handelt es sich um aggregierte Systeme.

Für ein aggregiertes System gilt dabei: (1) Jedes Individuum gehört ihm unabhängig von den anderen Individuen dieses Systems als Komponente zu und (2) darüber hinaus auch unabhängig von allen anderen Individuen der betrachteten Kategorie (oder Klasse) von Gegenständen, die noch außerhalb dieses Systems existieren mögen. (3) Jedes Individuum ist auch in seinen Eigenschaften und seiner Disposition unabhängig von allen anderen Individuen der betrachteten Kategorie (oder Klasse).

#### *Erläuterung und Korollarien der Definition*<sup>125</sup>

(a) Dass jedes Individuum in einem aggregierten System unabhängig von allen anderen Individuen der betrachteten Kategorie oder Klasse von Gegenständen diesem System als Komponente zugehört, bedeutet zweierlei: (a<sub>1</sub>) Es gibt keine unmittelbaren oder mittelbaren kausalen Beziehungen zwischen den Komponenten des Systems, die 'positiv' seine Zusammensetzung verursachen: Es gibt keine interne Kausalität, die konstitutiv für das System ist. Jedes Individuum könnte auch existieren, ohne dass irgendeines der anderen

---

<sup>125</sup> Zu dieser Definition vgl. Dommaschk 1999, Ferré 1996, Kaulbach 1971, Nagel 1952, Rapp 1995: 205, Riedel 2004, Schark 2005, Simons 1987, Wimsatt 1986.

Individuen des Systems existiert; in Husserls Terminologie sind die Komponenten selbständige oder konkrete Teile des Ganzen: 'Stücke' (LU, II/1, III, § 17). (a<sub>2</sub>) Die Zusammensetzung des Systems ist auch nicht 'negativ' dadurch verursacht, dass die tatsächlichen Komponenten aufgrund ihrer besonderen Beschaffenheit potenzielle Komponenten – also andere Individuen der betrachteten Kategorie oder Klasse von Gegenständen in der Systemumgebung – durch unmittelbare oder mittelbare kausale Beziehungen ausgeschlossen hätten. (Darin unterscheiden sich aggregierte Systeme von Zulassungssystemen; siehe S. 99).

(b) Da beide Bedingungen für beliebig abgegrenzte Systeme gelten sollen, kann man aggregierte Systeme auch so charakterisieren: „There are no cooperative<sup>126</sup> or inhibitory interactions among the parts of the system“ (Wimsatt 1986: 269). Demnach ist die Wahrscheinlichkeit, dass ein Individuum einem bestimmten System zugehört, unabhängig von allen anderen Individuen, die ihm zugehören. (Beispiel: Jede Art einer Flora zeigt eine unabhängige Antwort auf Veränderungen von Standortbedingungen.)

(c) Alle Komponenten aggregierter Systeme sind demzufolge nur dadurch aufeinander bezogen, dass sie im geographischen Raum angehäuft (lateinisch: *aggregatum*), benachbart sind. Aggregierte Systeme sind, wenn man den Begriff System überhaupt auf sie anwenden will, *ausschließlich* räumliche Ganzheiten und ihre Komponenten Teile ausschließlich im räumlichen Sinne (Nagel 1952 / 1965: 226 f., Dommaschk 1999: 11).<sup>127</sup> Die anderen Komponenten im System ebenso

---

<sup>126</sup> Falls Wimsatt kooperative Beziehungen, wie ich es tue (siehe S. 108 ff.), als wechselseitig vorteilhafte Beziehungen definiert, müsste hier (um ein aggregiertes System zu charakterisieren) ergänzt werden: Es gibt auch keine *einseitig* vorteilhaften Beziehungen.

<sup>127</sup> Organische Systeme sind zwar auch räumliche Systeme, sofern ihre Komponenten empirische, also raum-zeitliche Gegenstände sind, aber zudem sind sie funktionale Ganzheiten und ihre Komponenten

wie Individuen, die potenzielle Komponenten außerhalb des Systems sind, gehören – abgesehen von Raumkonkurrenz – zur näheren oder weiteren Umgebung, nicht aber zur Umwelt einer Komponente; zu dieser gehören ausschließlich Gegenstände einer anderen Kategorie oder Klasse. (Beispiel: Die Verbreitung von Organismenarten im geographischen Raum ist unabhängig von biotischen Beziehungen, aber abhängig von abiotischen Standortfaktoren; alle Arten, deren Ansprüche an einem geographischen Ort erfüllt sind, können dort zugleich vorkommen.<sup>128</sup>)

(d) Exkurs zum Sprachgebrauch: In der Synökologie wird, um auszudrücken, dass das Vorkommen von Organismen abhängig von abiotischen Standortfaktoren sei, häufig von 'Umweltselektion' (*environmental sorting / selection*)<sup>129</sup> oder auch von *environmental filtering* (im Gegensatz zu *biotic filtering*)<sup>130</sup> gesprochen. Diese Begriffe drücken aber eigentlich nicht aus, was gemeint ist: Denn auch bei einer Abhängigkeit des Vorkommens eines Organismus von anderen Organismen liegt eine Selektion durch seine Umwelt vor.<sup>131</sup> Man sollte deshalb eher von abiotischer im Gegensatz zu biotischer Selektion oder Filterung sprechen. Die Begriffe Umweltfilterung und -selektion sind aber dann treffend (und im Sinne einer Theorie aggregierter Systeme verwendbar), wenn sie als Gegenbegriffe zu 'interner Filterung' oder 'innerer Selektion' verwendet werden.

(e) Die Theorie aggregierter Systeme führt in der Biologie zu Anomalien. Aus der Perspektive der Synökologie besteht die Anomalie dieser Theorie darin, dass es Organismen gibt, die

---

funktionale Teile, die füreinander Umwelt sind und nicht nur Nachbarn oder Umgebung.

<sup>128</sup> Noy-Meir & van der Maarel (1987: 12) bezeichnen diese Ansicht als „'independent habitat response'“ und „'no-interactions'“ Hypothese.

<sup>129</sup> Siehe z. B. Gleason 1926; vgl. S. 191 ff. dieser Arbeit.

<sup>130</sup> So verfährt z. B. J. B. Wilson 2001: 130.

<sup>131</sup> Das gilt zumindest dann, wenn man die auf S. 21 gegebene Definition des Umweltbegriffs zugrunde legt.

in ihrer Existenz offenbar abhängig von anderen Organismen sind; denn bekanntlich ernähren sich viele Tiere direkt und alle indirekt von Pflanzen und Mikroorganismen. Diese Anomalie besteht nicht mehr, wenn man argumentiert, andere Organismen gehörten in diesen Fällen nicht als Gegenstände derselben Kategorie, also nicht als Organismen, zur Umwelt eines Organismus, sondern vielmehr als Gegenstände einer anderen Kategorie, und zwar derselben wie abiotische Umweltfaktoren.<sup>132</sup> (Diese Auffassung vertritt Peus; siehe S. 304 ff.)

(f) Dass die Individuen in der Wahrscheinlichkeit ihres Vorkommens unabhängig *voneinander* sind, schließt nicht aus, dass ihr Vorkommen von kategorial *anderen* Faktoren ihrer Umwelt abhängig ist. (Siehe das obige Beispiel der Abhängigkeit von abiotischen Umweltfaktoren.<sup>133</sup>) Diese Unabhängigkeit schließt auch nicht aus, dass verschieden(artig)e Individuen in ihrem Vorkommen korrelieren. Solche Korrelationen sind gegebenenfalls aber nur statistischer Art und beruhen lediglich auf einer gemeinsamen Ursache für das *voneinander unabhängige* Vorkommen.<sup>134</sup> Das heißt, die Wahrscheinlichkeit, dass Individuen gemeinsam vorkommen, ist gleich dem Produkt ihrer jeweiligen Vorkommenswahrscheinlichkeiten (Carrier 2004d).

---

<sup>132</sup> Dass Organismen in ihrem Vorkommen abhängig sind von ihren Vorfahren, stellt keine Anomalie dar, weil diese Abhängigkeit eine fortpflanzungsbiologische und keine ökologische ist.

<sup>133</sup> Die Theorie aggregierter Systeme ist also nicht identisch mit dem, was Strong 1980 für die Ökologie als 'Null-Hypothese' ansieht, nämlich dass Artenkombinationen ausschließlich durch zufällige Verbreitungsprozesse bestimmt werden (vgl. Noy-Meir & van der Maarel 1987: 11).

<sup>134</sup> Gemäß der '*independent habitat response*'-Hypothese (siehe Fußnote 128) gilt: „species co-occurrences and co-abundances are determined only by the overlap, or segregation in the species distributions over habitats, and ... the distributions are all independent of each other“ (Noy-Meir & van der Maarel (1987: 12ebd.: 11 f.).

(g) Die Komponenten aggregierter Systeme sind in ihren Eigenschaften unabhängig voneinander (Elementarismus). Gelten sie – wie es in populations- und synökologischen Theorien der Fall ist – als Resultat von Evolutionsprozessen, so gibt es keine Beziehungen zwischen den Vorfahren der Komponenten, die die Evolution ihrer Disposition<sup>135</sup> beeinflusst haben. (Beispiel: Die Fundamentalnischen<sup>136</sup> von Arten evoluierten unabhängig voneinander.)

(h) Wenn ich von einer *Theorie solitärer Individualität* spreche, so meine ich damit diese drei Formen der Unabhängigkeit zwischen den Individuen des betrachteten Gegenstandsbereichs: die ihrer Systemzugehörigkeit, ihrer Eigenschaften und ihrer Disposition.

(i) Da es keine kausalen Beziehungen zwischen den Individuen des betrachteten Gegenstandsbereichs gibt, können Systeme von Individuen nicht durch sich selbst individuiert oder abgegrenzt sein; sie können nicht funktional definiert werden, sondern müssen *topographisch*, das heißt anhand von Eigenschaften von Ausschnitten des geographischen Raumes, definiert und individuiert werden.<sup>137</sup> Man könnte auch von *formaler* Abgrenzung (im Gegensatz zu kausaler oder funktionaler) sprechen.

(j) Als relevante Eigenschaften der Raumausschnitte können Eigenschaften der in ihnen vorkommenden Individuen angesehen werden – in der Synökologie zum Beispiel deren Artzugehörigkeit (sogenannte floristische Assoziationen) oder deren Physiognomie. Es können aber auch Eigenschaften anderer Gegenstände des Raumausschnitts als relevant be-

---

<sup>135</sup> Unter einer *Disposition* verstehe ich den Möglichkeitsraum von Eigenschaften eines Gegenstandes, also diejenigen Eigenschaften, die einem Gegenstand überhaupt zukommen *können*, gleichgültig, ob sie ihm wirklich irgendwann zukommen.

<sup>136</sup> Zum Begriff der Fundamentalnische siehe S. 165.

<sup>137</sup> Zur Unterscheidung von funktionaler und topographischer Abgrenzung vgl. Jax 2002: 43-62, 2006: 241-243.



stimmt werden, sofern ihnen ein kausaler Einfluss auf das Vorkommen der betrachteten Kategorie von Individuen zugeschrieben wird (Umweltselektion) – in der Synökologie zum Beispiel abiotische Standortfaktoren (Selektion durch das Habitat). Schließlich können diese beiden Ansätze kombiniert werden – zum Beispiel, indem Physiognomie und Standortfaktoren berücksichtigt werden (sogenannte Formationen).<sup>138</sup> Die Individuation erfolgt dann, in allen genannten Fällen, indem homogene Ausschnitte des geographischen Raumes ermittelt werden, wobei „eine Fläche dann homogen ist, wenn alle Proben, die unter dem gewählten Maßstab entnommen werden, nach den vorgegebenen qualitativen oder quantitativen Kriterien ähnlich sind“ (Jax 2002: 157).<sup>139</sup> Zwei Individuen sind demnach dann bzw. deshalb Komponenten desselben Systems, wenn bzw. weil sie in einer als homogen bestimmten, zusammenhängenden Fläche des geographischen Raumes liegen.

(k) Das Prinzip der Individuation aggregierter Systeme kann für subjektiv oder für objektiv gehalten werden. (k<sub>1</sub>) *Typisch* für die Theorie aggregierter Systeme ist es, dieses Prinzip als *subjektiv* zu bestimmen: Demnach muss der Beobachter die Individuation nach einem von ihm festgelegten (inter-) subjektiven<sup>140</sup> Kriterium vornehmen, wobei grundsätzlich unendlich viele verschiedene Kriterien wählbar sind (*Systemnominalismus*). Von diesen ist keines durch die Natur der

---

<sup>138</sup> Dass ich diese drei Ansätze hier nenne, impliziert nicht, dass sie *nur* im Rahmen einer Theorie aggregierter Systeme vertretbar sind. Zu diesen Ansätzen vgl. Whittaker 1962: 70-72, Jax 2002: 54 f.

<sup>139</sup> Jax verweist hier auf Westhoff 1974 u. Jax et al. 1993. Zur Bestimmung von Homogenität vgl. die in der numerischen Klassifikation angewandten Methoden wie Clusteranalyse und multivariate Analyse (siehe z. B. Bock 1977, Gauch 1982, Harner & Whitmore 1977, Sneath & Sokal 1973).

<sup>140</sup> Mit Intersubjektivität meine ich hier eine – wie auch immer verursachte – Subjektinvarianz, also „unabhängig von den Unterschieden und vom Wechsel der individuellen Personen (durch festgelegte Regeln) bestimmte Gleichheit“ (Schwemmer 2004d: 282).

Gegenstände gegenüber den anderen ausgezeichnet; gewisse Kriterien sind allerdings besonders geeignet für bestimmte Zwecke, die mit der Individuation verfolgt werden. Diese Position ergibt sich vor allem, wenn die betrachteten Individuen(arten) nicht nur als voneinander unabhängig angesehen werden, sondern ihnen auch eine jeweils qualitativ individuelle Umwelt und Reaktionsweise auf Umweltfaktoren zugeschrieben wird. Damit wird eine 'individualistische' Theorie vertreten, die Whittaker für die Ökologie so charakterisiert hat: „(T)he *individualistic hypothesis* (...) states that species are variously, 'individualistically' distributed and do not form groupings that characterize clearly bounded types of communities“ (1975: 113). Da sich gemäß dieser Hypothese die Artenzusammensetzung von Raumausschnitten relativ kontinuierlich verändert, spricht McIntosh (1967) von einer *Kontinuumstheorie*.<sup>141</sup> Eine Konsequenz aus dieser Ansicht ist es, statt eine Individuation von Systemen anzustreben, primär Korrelationen zwischen Umweltfaktoren und dem Vorkommen einzelner Individuenarten zu ermitteln (Gradientenanalyse). (Vgl. die Theorie von Andrewartha & Birch; siehe S. 300.)<sup>142</sup> (k<sub>2</sub>) Das Prinzip der Individuation für *objektiv* zu halten, bedeutet anzunehmen: Der geographische Raum ist durch sich selbst individuiert *und* dieses Individuationsprinzip bestimmt die Verbreitung der betrachteten Individuen; das heißt, dass ein bestimmtes Homogenitätskriterium durch die Natur der Untersuchungsgegenstände gegenüber allen anderen ausgezeichnet ist. Eine Theorie aggregierter Systeme kann demnach, theoretisch, einen *Systemrealismus* beinhalten.

---

<sup>141</sup> Zum Verhältnis der individualistischen zur Kontinuumstheorie siehe die in Fußnote 260 auf S. 191 genannte Literatur.

<sup>142</sup> Whittaker vertritt zwar eine Kontinuumstheorie und führt Gradientenanalysen durch, er tut dies jedoch im Rahmen einer Theorie interaktionistischer Systeme (siehe S. 269 ff.).

(1) Systeme aufgrund von Homogenität zu individuieren, setzt eine Klassifikation voraus: Um zu bestimmen, was homogen ist, muss nämlich zuvor definiert sein, unter welchen Bedingungen (benachbarte) Ausschnitte des geographischen Raumes *ähnlich* sind. Das aber heißt: Ein Individuum ist ein solcher Raumausschnitt, dessen räumliche Teile unter denselben Allgemeinbegriff fallen bzw. Elemente derselben Klasse sind. Die mittels eines Homogenitätskriteriums individuierten Systeme sind, wie Jax (2002: 116 f.<sup>143</sup>) für statistisch definierte ökologische Einheiten feststellt, „erst dadurch Objekte (im Sinne z. B. von Assoziationsindividuen), daß sie auf einer höheren Abstraktionsebene *klassifizierbar* sind (als Assoziationstypen)“. Voraussetzung der Individuation ist, dass eine bestimmte Klasse (ein bestimmter Assoziationstyp) bereits definiert worden *ist*. Im Rahmen der Theorie aggregierter Systeme wird die Individuation von Systemen also, charakteristischer- und notwendigerweise, auf der Grundlage einer Klassifikation von Systemen vorgenommen.

### 3.3.3 Theorien interaktionistischer Systeme

#### *Definition*

Für die idealtypische Theorie interaktionistischer Systeme bzw. von Ko-Individualität gilt: Die Individuen des betrachteten Gegenstandsbereichs lassen sich zu interaktionistischen Systemen zusammenfassen.

Für ein interaktionistisches System<sup>144</sup> gilt dabei: (1) Seine Zusammensetzung ist auch bestimmt durch unmittelbare oder

---

<sup>143</sup> Vgl. Jax 2002: 38, Trepl 1987: 142.

<sup>144</sup> Zur Bezeichnung vgl. Price et al. (Hrsg.) 1984, die von *interactive systems*, sowie Cornell & Lawton 1992, die von *interactive* und *non-*

mittelbare kausale Beziehungen zwischen den potenziellen und/oder den tatsächlichen Komponenten des Systems. (2) Die tatsächlichen Komponenten sind in ihrer Existenz nicht wechselseitig und zugleich absolut notwendig abhängig voneinander.

### *Varianten von Theorien interaktionistischer Systeme*

Durch das unter (1) genannte Kriterium ist die Grenze interaktionistischer Systeme zu aggregierten Systemen gezogen, durch das unter (2) genannte die zu organischen. Innerhalb dieser Grenzen unterscheidet ich nach der Art der angenommenen kausalen Beziehungen, drei idealtypische Varianten der Theorie interaktionistischer Systeme: Interaktionistische Systeme können (A) als *Zulassungs- / Permittenssysteme*<sup>145</sup> oder (B) als *Abhängigkeits- / Dependenzsysteme* gedacht werden, letztere als (B<sub>1</sub>) *einseitige Ermöglichungssysteme* oder (B<sub>2</sub>) als *kooperative Systeme*.

Wenn ich diese drei Systemauffassungen im Folgenden erläutere, wird deutlicher werden, was genau mit den oben genannten Definitionskriterien interaktionistischer Systeme gemeint ist. In Kapitel 5.1 werde ich zeigen, dass sich die Differenz zwischen (der Theorie von) Zulassungs- und Abhängigkeitssystemen in der Differenz zwischen zwei in der Ökologie nebeneinander und konkurrierend verwendeten Nischenbegriffen widerspiegelt.

Dass ich idealtypisch zwischen Zulassungs- und Abhängigkeitssystemen unterscheidet, bedeutet nicht, dass ich meine, es gebe keine realen ökologischen Theorien, in denen Elemente beider Systemauffassungen verbunden sind.

---

*interactive community models* sprechen. Allgemein zum Begriff des Interaktionismus vgl. das auf Mead 1934 zurückgehende sozialwissenschaftliche Paradigma des symbolischen Interaktionismus.

<sup>145</sup> Von lateinisch *permittens*: überlassend; zur Verfügung stellend; zugestehend, erlaubend, einräumend.

## Die Theorie von Zulassungssystemen

### *Definition*

Ein Zulassungs- oder Permittenssystem ist ein System, für das gilt: Die Komponenten gehören ihm (I) unabhängig voneinander zu, müssen aber (II) in bestimmter Weise voneinander verschieden sein, um kompossibel zu sein.

### *Erläuterung und Korollarien der Definition*

(a) Zulassungssystemen ist eine wesentliche Eigenschaft mit aggregierten Systemen gemeinsam: Es bestehen keine unmittelbaren oder mittelbaren kausalen Beziehungen zwischen den Komponenten des Systems, die 'positiv' seine Zusammensetzung verursachen (Kriterium I). Es gibt keine interne Kausalität, die konstitutiv für das System ist; jede Systemkomponente könnte auch existieren, ohne dass irgendeine der anderen Komponenten des Systems existierte. Für Zulassungssysteme gilt aber nicht wie für aggregierte Systeme, dass für jedes Individuum die Wahrscheinlichkeit, einem bestimmten System zuzugehören, unabhängig von allen anderen Individuen ist, die diesem zugehören (können). Vielmehr können nur solche Individuen koexistieren, die auf *bestimmte* Weise voneinander verschieden sind (Kriterium II). Das bedeutet auch: Es gibt Individuen der betrachteten Kategorie oder Klasse von Gegenständen, die unter den gegebenen Randbedingungen (externe Kausalität) potenzielle Komponenten eines Systems sein könnten, ihm aber nicht zugehören können, weil sie nicht kompossibel mit bestimmten Komponenten des Systems sind ('interne' Kausalität). Die positive 'Beziehung' der Systemkomponenten besteht also darin – und nur darin –, dass sie sich in ihrer Existenz wechselseitig

zulassen, sich nicht ausschließen: Eine Komponente *b* kann dem System zugehören, *obwohl* ihm eine Komponente *a* zugehört – und umgekehrt. Das 'negative' konstitutive Prinzip von Zulassungssystemen ist der Ausschluss bestimmter Individuen.<sup>146</sup> (Beispiel: Die Realnische einer Art ist aufgrund von Konkurrenz ein Teilraum ihrer Fundamentalnische.<sup>147</sup>) Die Systemkomponenten, die sich wechselseitig zulassen, können sich allerdings (wechselseitig) in ihren Existenzmöglichkeiten dergestalt einschränken, dass sie bestimmte ihrer Dispositionen nicht realisieren können. (Beispiel: Nischenkompression bei sympatrischen Arten.)

(b) Resultieren die Individuen des betrachteten Gegenstandsbereichs aus Evolutionsprozessen, so sind die Evolutionsprozesse der verschiedenen Arten abhängig voneinander: Sie führen zur Ausbildung von solchen Unterschieden in den Dispositionen der Individuen, dass diese häufiger kompossibel sind. (Beispiel: Die Evolution bewirkt, induziert durch Konkurrenz, die Divergenz der Fundamentalnischen.<sup>148</sup>)

(c) Wenn ich von einer *Theorie von Ko-Individualität* spreche, so meine ich damit diese beiden Formen der Abhängigkeit zwischen den Individuen des betrachteten Gegenstandsbereichs: die ihrer Systemzugehörigkeit und die ihrer Disposition.

---

<sup>146</sup> Mit Blick auf die ausgeschlossenen und damit in ihren Existenzmöglichkeiten eingeschränkten Individuen könnte man von *Ausschlussystemen* oder – wie ich es in der ursprünglichen Fassung dieser Arbeit getan habe – von *Einschränkungssystemen* sprechen. Ich bevorzuge nun den Begriff *Zulassungssystem*, weil damit – wie in meiner Benennung der anderen Systemauffassungen – die Auffassung über das Verhältnis der Systemkomponenten namensgebend ist.

<sup>147</sup> Zu den Begriffen Fundamental- und Realnische siehe S. 165.

<sup>148</sup> Diese Auffassung vertritt z. B. MacArthur (siehe S. 248 ff.). Demgegenüber evolvieren z. B. nach Grant (siehe S. 265 ff.), der wie MacArthur eine Konkurrenztheorie ökologischer Gesellschaften vertritt, die Fundamentalnischen der Arten unabhängig voneinander.

(d) Für die Individuation oder Abgrenzung von Zulassungssystemen gilt grundsätzlich dasselbe wie für die von aggregierten Systemen: Sie können nicht durch sich selbst individuiert oder abgegrenzt sein; sie können nicht funktional definiert werden, sondern müssen topographisch, das heißt durch Eigenschaften von Ausschnitten des geographischen Raumes, definiert und individuiert werden.

Unterschiede zur Theorie aggregierter Systeme ergeben sich, weil einschränkende Beziehungen und, bei evoluiierenden Individuen, Anpassungen möglich sind, die zu Diskontinuitäten in der Verbreitung von Individuen führen. Für die Synökologie sei das Spektrum annehmbarer Hypothesen über die Konsequenzen solcher Anpassungen für die Systemabgrenzung anhand der vier Arbeitshypothesen verdeutlicht, die Whittaker (1975: 113) über Korrelationen im Vorkommen von Arten formuliert hat, wobei er in diesen Hypothesen allerdings nicht nur Zulassungs- bzw. Ausschlussbeziehungen, sondern auch Beziehungen der Ermöglichung (siehe unten) berücksichtigt: „1. Competing species, including dominant plants, exclude one another along sharp boundaries. Other species evolve toward close association with the dominants and toward adaptations for living with one another. There thus develop distinct zones along the gradient, each zone having its own assemblage of species adapted to one another, and giving way at a sharp boundary to another assemblage ... The zones then represent well-defined, relatively discontinuous kinds of communities. 2. Competing species exclude one another along sharp boundaries, but do not become organized into groups of parallel distributions ... 3. Competition does not, for the most part, result in sharp boundaries between species populations. Evolution of species toward adaptation to one another will, however, result in the appearance of groups of species with similar distributions ... These groups characterize different kinds of communities, but the communities intergrade continuously. 4. Competition

does not usually produce sharp boundaries between species populations, and evolution of species in relation to one another does not produce well-defined groups of species with similar distributions. Centers and boundaries of species populations are scattered along the environmental gradient“.

Die erste Hypothese fällt unter die von Whittaker so genannte *community-unit theory*, die vierte unter die von Gleason und Whittaker so genannte *individualistic hypothesis* (siehe S. 69, S. 96 u. S. 270).

## **Die Theorie einseitiger Ermöglichungssysteme**

### *Definition*

Für ein einseitiges Ermöglichungssystem gilt: Alle Komponenten sind durch einseitige existenzermöglichende Beziehungen miteinander verbunden.

### *Erläuterung und Korollarien der Definition*

(a) Einseitige Ermöglichungssysteme sind dadurch von aggregierten sowie von Zulassungssystemen abgegrenzt, dass unmittelbare oder mittelbare kausale Beziehungen zwischen ihren Komponenten ihre Zusammensetzung 'positiv' (mit) bestimmen. Interne Kausalität ist konstitutiv für sie. Während für Zulassungssysteme charakteristisch ist, dass eine Komponente *b* dem System zugehört, *obwohl* ihm eine Komponente *a* zugehört, ist für einseitige Ermöglichungssysteme konstitutiv, dass die Komponente *b* nur deshalb vorkommt, *weil* dort die Komponente *a* vorkommt (vgl. Trepl 2005: 490). (Beispiele: Organismen der Art *B* können vorkommen, weil die



der Art *A* vorkommen, welche eine notwendige Ressource für sie sind. Organismen der Art *B* können vorkommen, weil die der Art *A* die abiotischen Standortbedingungen zu ihren Gunsten verändern.<sup>149)</sup>

(b) Das Kriterium der Abgrenzung von kooperativen (siehe unten) sowie von organischen Systemen ist, dass die interne Kausalität ausschließlich die Form *einseitiger* Ermöglichung hat. Das heißt, eine Komponente *b*, deren Vorkommen durch eine Komponente *a* ermöglicht wird, ermöglicht weder unmittelbar noch mittelbar das Vorkommen der Komponente *a*; die systemkonstitutiven Ermöglichungsbeziehungen verlaufen immer nur in eine Richtung. (Beispiel: Organismen der räuberischen Art *B* können vorkommen, weil Organismen ihrer Beuteart *A* vorkommen.<sup>150)</sup> Es können aber mehrere Komponenten  $a_1$  bis  $a_n$  zugleich die Bedingung dafür sein, dass eine Komponente *b* existieren kann; ebenso kann eine Komponente *a* zugleich mehreren Komponenten  $b_1$  bis  $b_n$  die Existenz ermöglichen.

---

<sup>149</sup> Beziehungen der letzteren Art werden in der Biologie meist als 'Erleichterung' oder 'Förderung' (*facilitation*) bezeichnet. Vgl. Allee et al 1949 (siehe S. 153 dieser Arbeit), Callaway & Walker 1997, Holmgren et al. 1997, Cardinale et al. 2002, Maestre et al. 2005, Noy-Meir & van der Maarel 1987, Stachowicz 2001. Whittaker spricht allerdings in Bezug auf das Verhältnis zwischen Arten verschiedener trophischer Stufen von *facilitation* (siehe S. 277). Nach Addicott (1984: 439) wird der Begriff auf die folgenden beiden Weisen gebraucht: „Facilitation can be a synonym for commensalism ... , but it is also a synonym for benefit, without specifying whether this occurs within mutualism or commensalism“.

Ich unterscheide in dieser Arbeit, unabhängig von der inhaltlichen, biologischen Beschaffenheit der Beziehung, nach ihrem *logischen* Charakter zwischen Ermöglichung (→ Notwendigkeit) und Erleichterung (→ Wahrscheinlichkeit) (siehe S. 105).

<sup>150</sup> Räuber-Beute-Beziehungen werden, im Rahmen einer anderen Systemauffassung, auch als wechselseitig vorteilhafte Beziehung interpretiert. Es wird dann z. B. angenommen, dass Prädatoren die Überlebenswahrscheinlichkeit der Beutepopulation erhöhen, weil sie vor allem kranke und schwache Tiere töten.

Ausgangspunkt der systemkonstituierenden Ermöglichungsbeziehungen ist stets eine Systemkomponente, deren Existenz nicht durch die Zuträglichkeit von Systemkomponenten ermöglicht wird. Ihre Existenz ist höchstens ermöglicht durch für sie zuträgliche Gegenstände, die einer anderen Kategorie oder Klasse von Gegenständen zugehören als sie selbst und die anderen Systemkomponenten. (Beispiel: Abiotische Ressourcen ermöglichen das Vorkommen einer autotrophen Organismenart, die den Ausgangspunkt einer ökologischen Gesellschaft bildet, die auf trophischen Beziehungen/ Nahrungsketten beruht.)

(c) Die Beziehungsform, die für einseitige Ermöglichungssysteme konstitutiv ist, kann man mit Kant als *Zuträglichkeit* bezeichnen und genauer charakterisieren. Nach Kant (KdU, § 63 / A 276-280<sup>151</sup>) ist die Zuträglichkeit eines Naturdings, von der die Nutzbarkeit eines Naturdings durch den Menschen einen speziellen Fall darstellt, eine *relative Zweckmäßigkeit*<sup>152</sup>. Das heißt, die Zweckmäßigkeit ist eine „dem Dinge selbst, dem sie beigelegt wird, bloß zufällige Zweckmäßigkeit“ (ebd.: A 277 f.) – und nicht eine zu ihrem Wesen gehörende, innere und notwendige wie im Falle der absoluten Zweckmäßigkeit, die im teleologischen Urteil den Organen eines Organismus (wechselseitig füreinander) zugeschrieben wird. So darf man, um Kants Beispiel zu zitieren, aus der Zweckmäßigkeit von Sandböden für Fichten nicht schließen, jene seien entstanden, *um* für diese zweckmäßig zu sein; es *muss* nicht auf einen Zweck Bezug genommen werden, wenn die Entstehung von Sandböden kausal erklärt werden soll, als ob sie nicht für sich als Wirkung des Meeres begriffen

---

<sup>151</sup> Vgl. Bartuschat 1972: 177, Cassirer 1918: 362, Weil 2004: 55-58.

<sup>152</sup> Kant verwendet den Begriff der Zweckmäßigkeit in weitem Sinne. Das heißt, der Begriff kann sich nicht nur auf Bewusst-Zweckhaftes, Absichtlich-Erzeugtes beziehen, sondern auf „jede Zusammenstimmung der Teile eines Mannigfaltigen zu einer Einheit, gleichviel auf welchen Gründen diese Zusammenstimmung beruhen und aus welchen Quellen sie sich herschreiben mag“ (Cassirer 1918: 306 f.).

werden könnten (ebd.: A 277). Dass Zutraglichkeit eine relative Zweckmaßigkeit ist, ist – so kann man ausgehend von Kants Analyse konstatieren – gleichbedeutend damit, dass die Zutraglichkeit eines Gegenstandes weder seine eigene Existenz überhaupt, noch sein Vorkommen an einem bestimmten geographischen Ort noch seine bestimmte Beschaffenheit erklart. Aus der Sicht der zutruglichen Komponenten ist ein einseitiges Ermoglichungssystem demnach ein aggregiertes System.

(d) Zutraglichkeit ist zwar eine zufallige Eigenschaft, die Beziehungen der Zutraglichkeit haben in Ermoglichungssystemen aber insofern notwendigen Charakter, als die jeweils begunstigte Komponente ohne eine bestimmte Zutraglichkeit nicht existieren konnte;<sup>153</sup> es liegt also eine *Ermoglichung* von Existenz vor und nicht nur deren Erleichterung oder Forderung. (Wurde die Zutraglichkeit nur eine Erleichterung der auch ohne sie moglichen Existenz verursachen, so ware sie nicht konstitutiv fur das System und dieses somit kein Ermoglichungssystem. Eine 'Theorie einseitiger Erleichterungssysteme' wurde zwischen der einseitigen Ermoglichungssysteme und der aggregierter Systeme vermitteln.)

Der notwendige Charakter der Zutraglichkeit impliziert aber nicht, dass sie (unter bestimmten Randbedingungen) nur auf eine einzige Weise zustande kommen kann; vielmehr kann sie auBer rigidem auch generischen Charakter haben (vgl. S. 88), also nicht nur durch genau eine andere Komponente (bzw. Kombination von Komponenten) realisierbar sein.

(e) Wenngleich die Zutraglichkeit eine zufallige Eigenschaft der zutruglichen Komponenten ist, konnen evolutionare Abhangigkeiten zwischen den Komponenten einseitiger Ermoglichungssysteme entstehen, sofern die Individuen des betrachteten Gegenstandsbereichs das Resultat von Evolutions-

---

<sup>153</sup> Die Existenzermoglichung durch die Zutraglichkeit muss aber nicht absolut notwendigen Charakter haben, also nicht unabhingig von den Randbedingungen sein.

prozessen sind. Die Evolution führt dann auf der Seite der profitierenden Individuen tendenziell dazu, dass ihre Nachkommen in höherem Maße von Zuträglichkeit profitieren als sie selbst; auf der Seite der zuträglichen Individuen führt sie tendenziell dazu, dass eventuell bestehende Beeinträchtigungen durch die profitierenden Individuen bei den Nachkommen verringert sind.<sup>154</sup> (Das Zusammenspiel beider Tendenzen bedingt zum Beispiel koevolutionäre Resistenz-Virulenz-Zyklen in Wirt-Parasit-Systemen.)

(f) Statt von 'Zuträglichkeit' kann man – in Anlehnung an die Terminologie in der aktuellen Diskussion um den legitimen Inhalt funktionaler Analysen – auch von einer *dispositionalen Funktion* sprechen. Gemäß der dispositionalen Deutung funktionaler Analysen<sup>155</sup> beinhaltet eine Funktionszuschreibung nur, was eine Komponente zu einer bestimmten Leistung eines Systems beiträgt; Funktionen sind lediglich Dispositionen, bestimmte Wirkungen zu haben bzw. bestimmte Kausalrollen zu erfüllen; sie erklären – entgegen ihrer ätiologischen Deutung (siehe S. 82) – nicht, wie die fragliche Komponente entstanden ist und verbreitet wurde; die funktionale Analyse bezieht sich nur auf die Wirkung einer Komponente, nicht aber auf die Ursache ihrer Genese und Verbreitung (McLaughlin 2001: 118-137, 2005: 24-26). Diese kann zwar thematisiert werden, wird aber nicht als Inhalt einer funktionalen Analyse angesehen, weil Funktion und Genese bzw. Verbreitung als ontisch unabhängig voneinander begriffen werden.<sup>156</sup>

---

<sup>154</sup> Vgl. z. B. Abrams 2000, Johnson & Agrawal 2003.

<sup>155</sup> Siehe z. B. Nagel 1961: 398 ff., 524 f., Cummins 1975, 2002, Boorse 1976, 2002, Davies 2000, 2001.

<sup>156</sup> Cummins erläutert die dispositionale Deutung funktionaler Analysen und kritisiert ihre ätiologische Deutung mit folgendem Beispiel: „(T)he function of a bowl-like depression in a huge stone may be to hold holy water, but we cannot explain why it is there by appeal to its function if we know it was left there by prehistoric glacial activity“ (1975: 747).

(g) In der ursprünglichen Fassung dieser Arbeit habe ich, in Anlehnung an die Terminologie der oben genannten Diskussion, von einer 'Theorie dispositional-funktionaler Systeme' gesprochen. Ich bevorzuge es nun, aus drei Gründen, von einer 'Theorie einseitiger Ermöglichungssysteme' zu sprechen.

(g<sub>1</sub>) Der Begriff der dispositionalen Funktion bezieht sich in der Diskussion um funktionale Analysen primär auf einen Beitrag einer Systemkomponente zu einer *Systemleistung*; für die Analyse von Theorien biologischer Einheiten ist aber primär, wie das Verhältnis der *Systemkomponenten zueinander* gedacht wird: Was leisten sie im Hinblick auf einander, auf die Möglichkeit ihrer Existenz?

(g<sub>2</sub>) Cummins' (1975, 2002) einflussreiche Theorie funktionaler Analysen einen Nominalismus beinhaltet, insofern ihr zufolge das analytische Interesse des Wissenschaftlers bestimmt, welche Systemleistung und damit welche dispositoriale Funktion einer Komponente relevant ist (vgl. McLaughlin 2005: 25). Biologische Theorien von Ermöglichungssystemen sind dagegen zumindest immer dann mit einem Systemrealismus verbunden, wenn die notwendigen Existenzbedingungen der Systemkomponenten das beobachterunabhängige Kriterium dafür liefern, welche dispositionalen Funktionen bzw. Zuträglichkeiten relevant und systemkonstituierend sind.

(g<sub>3</sub>) Wenn Systeme aus biologischen Gegenständen einer funktionalen Analyse im Sinne von Cummins unterzogen werden, dann handelt es sich bei diesen Systemen nicht um (natürliche) Gegenstände einer biologischen Disziplin, sondern um (artifizielle) Gegenstände einer (im weiteren Sinne) ökonomischen Untersuchung, die biologisches Wissen einbezieht. Denn das System wird in einer solchen Analyse (in Gedanken) konstruiert, wobei eine subjektiv ausgewählte Leistung als Konstruktionsprinzip fungiert. (Vgl. hierzu S. 78.)

(h) Nicht nur in Bezug auf die konstitutiven Beziehungen, sondern auch auf die Abgrenzung ist die Theorie einseitiger Ermöglichungssysteme grundsätzlich mit einem Realismus

verbunden: Die 'Reichweite' der existenzermöglichenden Zuträglichkeiten legt die Systemgrenze fest. Allerdings erfolgt die Abgrenzung im Rahmen dieser Theorie praktisch häufig nominalistisch: Es werden nicht alle existenzermöglichenden Zuträglichkeiten berücksichtigt, sondern nur bestimmte, die der Wissenschaftler nach seinem analytischen Interesse ausgewählt hat (mit der Folge, dass existenzermöglichende Individuen eventuell nicht zum System gezählt werden).

## **Die Theorie kooperativer Systeme**

### *Definition*

Für kooperative Systeme gilt: (I) Alle Komponenten sind, unmittelbar oder mittelbar, durch wechselseitig förderliche oder existenzermöglichende Beziehungen miteinander verbunden. (II) Diese Beziehungen sind nicht wechselseitig absolut notwendig.

### *Erläuterung und Korollarien der Definition*

(a) Kooperative Systeme unterscheiden sich von einseitigen Ermöglichungssystemen dadurch, dass die für sie konstitutiven internen Beziehungen – wie in organischen Systemen – wechselseitig und nicht nur einseitig sind: Eine Komponente *b*, deren Vorkommen durch eine Komponente *a* gefördert oder ermöglicht wird, fördert oder ermöglicht unmittelbar oder mittelbar das der Komponente *a*. (Beispiele sind mutualistische Beziehungen, etwa die zwischen Blütenpflanzen und ihren Bestäubern oder die von Janzen 1966, 1967 beschriebenen zwischen Akazien und Ameisen.)

(b) Die wechselseitige Abhängigkeit kann unterschiedlich eng sein. Ihre schwächste Form ist wechselseitige Förderung; die kooperierenden Individuen könnten auch unabhängig voneinander existieren (wechselseitig fakultativer Mutualismus). Ihre stärkste Form ist wechselseitige notwendige Existenzermöglichung, wobei diese Notwendigkeit aber an bestimmte Randbedingungen gebunden ist; das heißt, die kooperierenden Individuen könnten unter anderen Randbedingungen auch unabhängig voneinander existieren (wechselseitig relativ obligater Mutualismus).<sup>157</sup> In organischen Systemen hat dagegen die wechselseitige Existenzermöglichung absolut notwendigen Charakter (wechselseitig absolut obligater Mutualismus).<sup>158</sup>

(c) Die Wechselseitigkeit der Förderung bzw. Existenzermöglichung impliziert, dass es sich bei den Beziehungen zwischen den Komponenten kooperativer Systeme nicht um (reine) Beziehungen von Zuträglichkeit oder um (ausschließlich) dispositionale Funktionen handelt, sondern um – in mehr oder weniger hohem Maße – wesentliche Zweckmäßigkeit bzw. ätiologische Funktionen. Zwar kann man kooperative Beziehungen zunächst einmal so denken: Dass zwei Individuen *a* und *b* wechselseitig zweckmäßig füreinander sind, ist eine zufällige Eigenschaft von *a* und *b*, so dass die für Zuträglichkeit charakteristische relative Zweckmäßigkeit (siehe S. 104) vorliegt, die Kooperation also auf dispositionalen Funktionen basiert. Aber bereits dann, wenn man nicht nur die Beschaffenheit, sondern auch das Vorkommen der

---

<sup>157</sup> Beispiel: Zwar liegt bei geringer Stickstoffkonzentration des Bodens eine wechselseitig obligate mutualistische Beziehung zwischen den Organismenarten *A* und *B* vor, bei hoher Konzentration dagegen nur eine einseitige Ermöglichung der Existenz von *B* durch *A*. Entsprechendes kann z. B. gelten in Abhängigkeit davon, ob die für *A* und *B* schädlichen Arten *C* und *D* vorkommen oder nicht.

<sup>158</sup> Ob die Grenze zwischen kooperativen und organischen Systemen so erstens begriffslogisch korrekt und zweitens biologisch sinnvoll bestimmt ist, sollte in einer eigenen Untersuchung überprüft werden.

Individuen *a* und *b* an einem bestimmten Ort thematisiert, erweisen sich die dispositionalen Funktionen als zugleich ätiologisch, weil gilt: Das jeweils profitierende Individuum fördert das Vorkommen des für es selbst förderlichen Individuums und damit sein *eigenes* Vorkommen; die Wahrscheinlichkeit des Vorkommens des Individuums *a* korreliert positiv mit seiner Funktionalität für das Individuum *b*. Darüber hinaus ist, sofern die Eigenschaften der Individuen *a* und *b* das Ergebnis von Evolution sind, ihre Funktion tendenziell auch in Bezug auf ihre Eigenschaften ätiologisch: Die Fitness eines Individuums korreliert positiv mit seiner Funktionalität für andere Individuen, so dass die natürliche Selektion zu Eigenschaften fördert, die funktional für andere Individuen sind (vgl. Law 1985).<sup>159</sup>

(d) Eine Theorie kooperativer Systeme liegt zum Beispiel<sup>160</sup> der von *Peter A. Corning* (1983, 1996) im Rahmen seines „Holistic Darwinism“ formulierten These einer „*egoistic cooperation*“<sup>161</sup> zugrunde und wohl auch *Ernst Mayrs* (1956, 1959, 1963, 1970, 1975a) Theorie über Phäno- und Genotypen: „The phenotype is the product of the harmonious

---

<sup>159</sup> Unberücksichtigt lasse ich hier eine mögliche Beeinträchtigung der förderlichen Individuen durch die profitierenden (vgl. S. 106).

<sup>160</sup> Ich benenne hier beispielhaft zwei *genetische* Theorien, die dem Idealtyp der Theorie kooperativer Systeme zuzuordnen sind, weil diesem Typ keine der von mir in dieser Arbeit genauer untersuchten populations- und synökologischen Theorien sicher zugeordnet werden kann. Die von mir behandelte Theorie von Diamond ist ihm vermutlich in gewisser Hinsicht zuzuordnen (siehe S. 283 ff.). Kandidaten für *ökologische* Theorien, die wohl diesem Idealtyp zuzuordnen wären, sind z. B. die Theorien 'mutualistischer Netzwerke' (Bascompte et al. 2003, Fortuna & Bascompte 2006, Jordano et al. 2005) sowie die Hypothesen über *synergistic effects among aliens* (Howarth 1985: 163; vgl. Crosby 1986) bzw. einen '*invasional meltdown*' (Simberloff & von Holle 1999). Auf diese Theorien bin ich jedoch leider erst nach Abschluss dieser Arbeit aufmerksam geworden.

<sup>161</sup> Diese These stellt Corning auf als Alternative zu Altruismus-Theorien. Er definiert: „'egoistic cooperation' – joint, coordinated, or reciprocal actions that are mutually beneficial (not at all altruistic)“ (1996: 285; vgl. 2005: 17-24).



interaction of all genes. There is extensive interaction not only among the alleles of a locus, but also between loci. ... Natural selection will tend to bring together those genes that constitute a balanced system. The process by which genes that collaborate harmoniously are accumulated in the gene pool is called 'integration' or 'coadaptation.' The result of this selection can be called epistatic balance. Each gene will favor the selection of that genetic background on which it can make its maximum contribution to fitness. The fitness of a gene thus depends on and is controlled by the totality of its genetic background“ (1970: 184).

(e) Für die Abgrenzung kooperative Systeme gilt Ähnliches wie für die einseitiger Ermöglichungssysteme: Sie sind funktional definiert, wobei die 'Reichweite' der kooperativen Beziehungen die Systemgrenze bestimmt; insofern sind kooperative Systeme durch sich selbst abgegrenzt oder individuiert (Systemrealismus). Allerdings kann die Abgrenzung praktisch nominalistisch erfolgen, indem nur diejenigen kooperative Beziehungen berücksichtigt werden, die der Wissenschaftler nach seinem analytischen Interesse ausgewählt hat. Dabei ist die Tendenz zum Nominalismus am größten, wenn die kooperativen Beziehungen fakultativen, und am geringsten, wenn sie obligaten Charakter haben (sollen).

(f) Schließen möchte ich die Charakterisierung dieser idealtypischen Systemauffassung mit einer Anmerkung dazu, warum ich sie als 'Theorie kooperativer Systeme' bezeichne. Diese Bezeichnung ist insofern nicht optimal, als der Begriff der *Kooperation* sich (zumindest ursprünglich) primär darauf bezieht, dass etwas Drittes von zwei Komponenten gemeinsam erzeugt wird; ich bezeichne mit dem Begriff aber primär eine Theorie, in der ein bestimmtes Verhältnis zwischen Systemkomponenten angenommen wird. Diesen Nachteil

nehme ich in Kauf, weil mir alternative Bezeichnungen problematischer erscheinen.

Man könnte zum Beispiel, indem man auf griechische statt auf lateinische Begriffe zurückgreift, von einer 'Theorie *synergetischer* Systeme' sprechen. Diese Bezeichnung habe ich nicht gewählt, weil der von Haken (1970) geprägte Begriff 'Synergetik' zumeist in engerem Sinne verwendet wird, um einen bestimmten Ansatz innerhalb der Theorie selbstorganisierender Systeme zu bezeichnen (vgl. Carrier 2004c).<sup>162</sup>

Man könnte auch, in Anlehnung an den in der Synökologie üblichen Begriff der 'mutualistischen Beziehungen' bzw. an die von manchen Autoren (vgl. Fußnote 160) vertretenen Theorien 'mutualistischer Gesellschaften' oder 'mutualistischer Netzwerke', von einer idealtypischen 'Theorie *mutualistischer* Systeme' sprechen wollen. Ein Vorteil dieser Bezeichnung wäre, dass der Begriff 'Mutualismus' sich primär auf das Verhältnis zweier Gegenständen bezieht und nicht auf die Erzeugung von etwas Drittem durch diese.<sup>163</sup> Ein Nachteil wäre aber, dass – wie oben dargestellt – nicht alle Formen von Mutualismus in kooperativen Systemen vorkommen dürfen und man deshalb umständlich von einer 'Theorie mutualistischer Systeme ohne wechselseitig absolut notwendige Beziehungen' sprechen müsste.

Von einer 'Theorie *wechselseitiger Abhängigkeitssysteme*' spreche ich nicht, weil nicht nur kooperative, sondern auch organische Systeme diese Form der Abhängigkeit aufweisen.

---

<sup>162</sup> Allerdings ist in manchen Evolutionstheorien – im Sinne einer Theorie kooperativer Systeme – von *synergistic selection* die Rede (siehe z. B. Maynard Smith 1982, 1984, 1989, Corning 1983, 1998).

<sup>163</sup> 'Mutualismus' leitet sich ab von lateinisch *mutare*: (ver)tauschen, wechseln. Begon et al. (1986: 461) definieren: „Mutualism is the name given to associations between pairs of species that bring mutual benefit (+,+); the individuals in a population of each mutualist species grow and / or survive and / or reproduce at a higher rate when in the presence of individuals of the other.“ Vgl. Addicott 1984, Boucher et al. 1982, Boucher (Hrsg.) 1985.

### 3.3.4 Holismus, Individualismus, Reduktionismus

In der wissenschaftlichen und wissenschaftstheoretischen Literatur ist viel von Holismus im Gegensatz zu Reduktionismus<sup>164</sup> oder auch zu Individualismus die Rede.<sup>165</sup> Warum verende ich diese Begriffspaare nicht, um Individualitäts- und Systemauffassungen zu charakterisieren?

Den Begriff *Holismus* habe ich aus zwei Gründen vermieden. Der erste Grund ist, dass er in vielen verschiedenen Bedeutungen verwendet wird, was zu Missverständnissen führen kann. Dieser Begriff wird nämlich – in stärkerem Maße als der Begriff 'organisch' – für sehr unterschiedliche, konkurrierende Theorien über das Verhältnis der Komponenten von Systemen bzw. von Teil und Ganzem verwendet. So wird noch für die neuere philosophische Diskussion konstatiert: „Die Frage, wie überhaupt der Gedanke einer holistischen Konzeption eines bestimmten Gegenstands zu verstehen ist, kann ... noch nicht als beantwortet gelten“ (Bertram & Liptow 2002: 17).<sup>166</sup>

Der zweite, ausschlaggebende Grund ist: 'Holismus' wird häufig so definiert, dass mehrere der von mir unterschiedenen

---

<sup>164</sup> So sprechen z. B. Wiegert 1988, Levins & Lewontin 1994, Looijen 1998, Bergandi 2000, Trepl & Voigt 2007 von *Holismus* und *Reduktionismus* in der Ökologie, Redfield 1988 stellt Holismus und Reduktionismus für die Synökologie gegenüber, D. S. Wilson 1988 für die Evolutionsbiologie.

<sup>165</sup> Von *Individualismus* versus *Holismus* (oder Kollektivismus) ist vor allem in der Soziologie die Rede (vgl. Pettit 1993). Sober 1981 spricht von Individualismus und Holismus in der Debatte um die Einheiten der Selektion, Gleason 1926, 1939 (siehe S. 187 ff. dieser Arbeit) nennt seine synökologische Theorie individualistisch.

<sup>166</sup> Zu verschiedenen Definitionen von 'Holismus' vgl. die in den vorigen beiden Fußnoten genannte Literatur sowie Smuts 1926, Alverdes 1936, Meyer-Abich 1941, Beck 1974, Goerdts 1974, Phillips 1970, 1976, Hutchinson 1978: 214 f., Röwer 1985, Hagen 1989, Looijen 1998, Esfeld 1999, 2002, 2002a, 2002b, Voigt 2001, Bertram & Liptow (Hrsg.) 2002.

idealtypischen Systemauffassungen holistisch sind oder sein können. Das gilt zum Beispiel, wenn man die Definition von Esfeld (2002a) zugrundelegt. Esfeld definiert zunächst: „Man vertritt einen Holismus im Gegensatz zum Atomismus, wenn man behauptet, dass die Dinge, die Teile des Ganzen sind, die Eigenschaften, die für diese Dinge charakteristisch sind, nur im Ganzen haben. ... Wenn etwas also ein Teil eines atomistischen Systems ist, dann sind seine charakteristischen Eigenschaften nicht-relational oder intrinsisch. Wenn etwas hingegen ein Teil eines holistischen Systems ist, dann sind seine charakteristischen Eigenschaften relational oder extrinsisch“ (ebd.: 20). Dabei sei eine nicht-relationale Eigenschaft eine von Begleitung oder Alleinsein unabhängige Eigenschaft (ebd.: 20 f.). Esfeld kommt zu dem Schluss, es sei, „ein System genau dann als holistisch zu betrachten, wenn seine Teile einige der Eigenschaften, die für diese Dinge charakteristisch sind, nur innerhalb des Ganzen haben“ (ebd.: 21).

Legt man Esfelds Definition von Holismus zugrunde, so sind organische Systeme im Sinne meiner Definition immer auch holistische Systeme; denn was nur in einem System existieren kann, hat (seine) Eigenschaften auch nur in einem System. Die von mir definierten interaktionistischen Systeme können aber, insbesondere in der Variante kooperativer Systeme, ebenfalls holistisch sein. Folglich erlaubt der Begriff des Holismus – so wie er von Esfeld und vielen anderen Autoren definiert wird – es nicht, Systemauffassungen zu differenzieren, die sich in grundsätzlichen Punkten voneinander unterscheiden.

Statt von einer 'Theorie organischer Systeme' könnte man auch von einer 'Theorie *organizistischer* oder *organismischer Systeme*' sprechen oder auch kurz – in Anlehnung an den von William E. Ritter (1919) geprägten Begriff *organismalism* – von '*Organizismus*'. Zu beachten wäre dann allerdings, dass diese Begriffe in der Literatur in verschiedenen Bedeutungen

gebraucht werden<sup>167</sup> und nicht immer in einer, die synonym ist mit dem von mir definierten Begriff der 'Theorie organischer Systeme'.

Man könnte auch von einer 'Theorie *organisierter* Systeme' sprechen, sofern man den Begriff 'organisiert' in seiner engen, wörtlichen Bedeutung verstehen würde (zu dieser siehe Fußnote 111, S. 81). Dieser Begriff wird in der Ökologie aber fast immer in weiterem Sinne verwendet: nämlich um auszudrücken, dass überhaupt irgendein kausales Ordnungsprinzip vorliegt, welches zum Beispiel auch in Konkurrenzausschluss bestehen kann (siehe ebd.). Deshalb spreche ich – anders als in der ursprünglichen Fassung dieser Arbeit – nicht von einer Theorie organisierter Systeme.

Sofern '*Individualismus*' als eine Position definiert wird, die die *Unabhängigkeit* des Wesens, des Verhaltens, der Intentionen etc. eines Gegenstandes von anderen Gegenständen betont, kann dieser Begriff völlig schlüssig dem 'Organizismus' oder 'Kollektivismus' gegenübergestellt werden.

Dennoch verwende ich 'Individualismus' oder 'Theorie individualistischer Systeme' nicht als Gegenbegriffe zu 'Theorie organischer Systeme' oder 'Organizismus': Diese häufig verwendete Gegenüberstellung verdeckt nämlich, dass auch und gerade in Theorien organischer Systeme die Individualität der Systemkomponenten und der ganzen Systeme betont wird, allerdings die Individualität im Sinne von *qualitativer Einzigartigkeit*.<sup>168</sup> Das haben schon meine obigen idealtypischen Definitionen gezeigt. Die Interpretationen realer ökologischer Theorien im zweiten Teil dieser Arbeit und die Darstellung von Leibniz' Monadenlehre im dritten Teil werden es noch deutlicher machen.

---

<sup>167</sup> Siehe Alverdes 1936, Beckner 1967, Konersmann 1982, Wolters 2004b.

<sup>168</sup> Zu den verschiedenen Bedeutungen des Individualitätsbegriffs siehe S. 17 ff.

Von '*Reduktionismus*' spreche ich nicht, da dieser Begriff in ganz unterschiedlichen Bedeutungen verwendet wird: Man kann insbesondere – in ontologischem, methodologischem oder epistemologischem Verständnis<sup>169</sup> – einerseits ein Ganzes bzw. dessen Eigenschaften auf voneinander unabhängige Bestandteile bzw. deren Eigenschaften zurückführen (Reduktionismus im Sinne eines Elementarismus / Antiholismus);<sup>170</sup> andererseits können Gegenstände bzw. Eigenschaften einer bestimmten Art oder Kategorie auf Gegenstände bzw. Eigenschaften einer anderen Art oder Kategorie zurückgeführt werden (Vereinheitlichungs-Reduktionismus), beispielsweise geistige und biologische auf materielle (Materialismus), die ausschließlich physikalischen Gesetzen unterliegen (Physikalismus, physischer Monismus).<sup>171</sup> Dabei impliziert ein Physikalismus nicht einen Antiholismus.<sup>172</sup>

---

<sup>169</sup> Ayala 1974, vgl. Carrier 2004a, Stöckler 1992: 379, Weber 2005: 72, Fußnote 5.

<sup>170</sup> Zu dieser Verwendung von '*Reduktionismus*' siehe z. B. die in Fußnote 165 genannte Literatur.

<sup>171</sup> Siehe zu dieser Verwendung von '*Reduktionismus*' z. B. Carrier 2004a, Kiefer 1979, Kochanski 1979, Nagel 1961: 336 ff, 520, Stephan 2005.

<sup>172</sup> Siehe z. B. Corning 2005 sowie die Beiträge in Beckermann et al. (Hrsg.) 1992. Siehe aber Bergandi 2000.

**Teil II:**  
**Biologische Theorien und**  
**Systemauffassungen**





In diesem zweiten Teil der Arbeit untersuche und interpretiere ich reale Theorien aus verschiedenen biologischen Disziplinen mit Hilfe der im vorigen Kapitel beschriebenen Idealtypen von System- bzw. Individualitätsauffassungen. Hauptsächlich gehe ich auf *synökologische Theorien* ein (Kapitel 5). Zuvor behandle ich drei *populationsökologische Theorien* (Kapitel 4). Bei der Auswahl der Theorien habe ich mich vor allem an dem Kriterium orientiert, dass eine Theorie einem der Idealtypen weitgehend zu entsprechen scheint. Um Missverständnisse zu vermeiden, stelle ich meinen Ausführungen die Definition einiger ökologischer Begriffe voran, die in der Ökologie nicht immer in derselben Bedeutung verwendet werden.

#### *Exkurs: Definition einiger ökologischer Begriffe*

Mit dem Begriff *Umwelt* bezeichne ich – wie oben gesagt – ausschließlich ein kausales oder funktionales Verhältnis, mit dem Begriff *Umgebung* ein räumliches.

*Ressourcen* sind Umweltfaktoren, die ein Organismus nutzt und verbrauchen kann (erschöpfbare Ressourcen, z. B. Nahrung, die nach dem Gebrauch nicht mehr existiert), aber nicht unbedingt verbrauchen muss (nicht erschöpfbare Ressourcen; z. B. Nistplätze, die nach dem Gebrauch noch existieren und wieder nutzbar sind). *Konditionalfaktoren* sind solche Umweltfaktoren, die Bedingungen für die Existenz oder die Nutzung von Ressourcen sind. Sie können nicht aufgebraucht werden und um sie kann nicht konkurriert werden. (Trepl 2005: 164 f.) Eine *limitierende Ressource* ist eine Ressource, die knapp ist relativ zum Bedarf (Ricklefs 1973: 792, 1997: 659).

*Prädation* kann man im weiten Sinne definieren als jede Form von Beziehung, in der ein Organismus einen anderen

(lebenden) Organismus als Ressource nutzt (Treppl 2005: 486). Üblich ist es aber, den Begriff in engerem Sinne zu verwenden und ihn von Dekomposition oder Detritivorie und Parasitismus zu unterscheiden: „(i) *Decomposition*, in which the bodies (or parts of bodies) of organisms die and... become a food resource for 'decomposers'... which cannot use the organisms while these are alive. (ii) *Parasitism*, in which the living organism is used as a resource while it is still alive. ... (iii) *Predation* ... applies to those cases in which the food organism, or part of it, is eaten and killed. ... *Grazing* can be regarded as a type of predation but the food (prey) organism is not killed; only part of the prey is taken, leaving the remainder with the potential to regenerate“ (Begon et al. 1986: 98).

*Wuchsorte* sind konkrete geographische Orte, an denen konkrete Pflanzen oder Tiere vorkommen (können). Die Begriffe *Standort*<sup>173</sup> und *Habitat* bezeichnen dagegen – unter Abstraktion von konkreten Wuchsorten – den Typ eines Ortes, der durch eine bestimmte Kombination von potenziellen<sup>174</sup> Umweltfaktoren gekennzeichnet ist. Diese Begriffe verbinden demnach Räumliches und Funktionales. (Treppl 2005: 138-140)

Von *Verbreitung* spreche ich im Sinne des englischen *distribution*, um die Gesamtheit der Orte zu bezeichnen, die die Organismen einer Art etc. besiedeln, als *Ausbreitung* (englisch: *dispersal*) bezeichne ich den Prozess der Bewegung von Organismen weg von einem besiedelten Ort.<sup>175</sup>

---

<sup>173</sup> Von 'Standort' wird nur im Hinblick auf Pflanzen und Pflanzengesellschaften gesprochen.

<sup>174</sup> *Potenziell* sind Umweltfaktoren, solange nicht eine bestimmte Art von Organismen benannt ist, da die Organismen bestimmen, was für sie Umwelt sein kann.

<sup>175</sup> Vgl. Elton 1927, Andrewartha & Birch 1954: 86, Begon et al 1986: 164 f.

## 4 Populationsökologie

„It is abundantly clear that all these points of view are necessary to obtain a complete picture. It is also very likely that the differences in initial point of view are often responsible for the differences in the interpretation of the data“ (Hutchinson 1957: 416).

Die Populationsbiologie befasst sich mit Systemen aus Organismen einer einzigen Art: Populationen. Diese werden heutzutage in der Biologie insgesamt, wenn auch weniger in der Ökologie, üblicherweise als solche Vielheiten von Organismen definiert, die eine wirkliche Fortpflanzungsgemeinschaft bilden (Treppl 2005: 489). Zur Populationsbiologie zählen die Populationsökologie, die Populationsgenetik und die Untersuchung der physiologischen Eigenschaften von Populationen (McIntosh 1985: 147).

Ich konzentriere mich auf die zentrale Frage der Populationsökologie, wie die 'Dynamik' von Populationen zu erklären ist. „It is the task of a population ecologist to study populations and to explain the coming into existence, the persistence, the fluctuations and the disappearance of populations“ (Den Boer & Reddingius 1996: XI).

Kontrovers diskutiert wird insbesondere, ob die Dichte von Populationen durch innere, dichteabhängige oder aber durch äußere, dichteunabhängige Ursachen bestimmt wird bzw. welchen Anteil diese Ursachen haben.<sup>176</sup> Ich behandle die klassischen konträren Positionen in dieser Diskussion: die von *Nicholson* einerseits und die von *Andrewartha und Birch* andererseits. Eine ähnliche Position wie *Nicholson* vertreten

---

<sup>176</sup> Vgl. Clarke et al. 1967, den Boer & Reddingius 1996, Lawton 2000: 30, Roff 1992: 397 f. Zur aktuellen Diskussion und ihren Differenzen zu früheren Kontroversen siehe Turchin 1999.

unter anderen Smith (1935), Varley (1947), Allee et al. (1949), Lack (1954), Cole (1957) und Wilbert (1962, 1971), eine ähnliche wie Andrewartha und Birch vertreten unter anderen Bodenheimer (1928), Uvarov (1931) und den Boer (1968, 1977).<sup>177</sup> Zudem gehe ich auf die Theorie von *Allee et al.* (1949) ein, die Populationen nicht nur wie Nicholson eine Selbstregulation ihrer Dichte, sondern auch eine Tendenz zur funktionalen Differenzierung sowie eine Ähnlichkeit zu Einzelorganismen zuschreiben. Eine entsprechende Theorie vertritt auch Wynne-Edwards (1962: insb. 13-18, 1963).

Die populationsökologische Diskussion über die Regulation der Dichte *einzelner* Populationen und damit darüber, ob diese sich (mehr oder weniger) in einem Gleichgewicht mit ihrer Umwelt befinden (Nicholson) oder nicht (Andrewartha & Birch), ist von erheblicher Relevanz für andere biologische Disziplinen. Zum einen beeinflusst diese Diskussion, wie Theorien evolutionärer Entwicklung von Populationen bzw. Arten formuliert werden.<sup>178</sup> Zum anderen hat sie starken Einfluss darauf, wie in der Synökologie (siehe Kapitel 5) das Verhältnis *verschiedener* Populationen begriffen wird und wie ökologische Gesellschaften bestimmt werden (vgl. McIntosh 1985: 189-191).

---

<sup>177</sup> Ausführlicher zu verschiedenen Paradigmen in der Populationsbiologie siehe Looijen 1998, Mueller & Joshi 2000 und vor allem den Boer & Reddingius 1996.

<sup>178</sup> So konstatiert z. B. Dobzhansky (1957: 235) in der Diskussion eines Vortrags zur Populationsökologie von Andrewartha: „(N)atural selection, and hence the evolutionary process, are the outcome of 'competition' and therefore governed by density-dependent factors.“

## Nicholson: Selbstregulation durch Konkurrenz

Alexander John Nicholson entwickelt eine Theorie darüber, welche Faktoren und Mechanismen die Dichte von Tierpopulationen bestimmen.<sup>179</sup> Da seine Terminologie sich von der (heute) üblichen unterscheidet und bereits Ausdruck seiner Position ist, erläutere ich sie zunächst.

### *Terminologie*

Als *Requisite* oder Erfordernis (*requisite*) bezeichnet Nicholson alle Elemente in der Umwelt eines Organismus, die notwendig (*essential requirements*) für seine Reproduktion sind, beispielsweise Nahrung und Raum mit günstigen Bedingungen wie Temperaturen innerhalb des Toleranzbereichs und Vorkommen von Nistplätzen (1954: 13). Unter den Begriff *Requisite* fasst er demnach erschöpfbare und nicht erschöpfbare Ressourcen sowie Konditionalfaktoren. Als *Faktoren* bezeichnet er, offenbar, die einzelnen Eigenschaften von Requisiten (ebd.: 15).

*Nicht ansprechend* (*unresponsive*) nennt er Requisiten, die durch Veränderungen einer Population<sup>180</sup> nicht *selbst* verändert werden, ansprechend solche, die es werden. Ist der *Einfluss*, den eine ansprechende *Requisite* auf eine Population hat, von deren Dichte abhängig, bezeichnet er die *Requisite* als *reaktiv* (*reactive*); andere ansprechende Requisiten

---

<sup>179</sup> Ich stütze mich vor allem auf Nicholsons zusammenfassende Darstellungen seiner Theorie von 1954 und 1957. Im Wesentlichen, aber weniger allgemein, ist dieselbe Theorie bereits in Nicholson 1933 sowie, mathematisch präzisiert, in Nicholson & Bailey 1935 entwickelt.

<sup>180</sup> „In an ecological context I would define the word '*population*' as designating a group of interacting and interbreeding individuals which normally has no contact with other groups of the same species. That is to say it is a discrete dynamic unit of a species population“ (Nicholson 1957: 153).

sowie alle nicht ansprechenden wie zum Beispiel das Klima sind nicht reaktiv. (1954: 14, 59, 1957: 154; vgl. Mueller & Joshi 2000: 8)

*Dichteverwaltende Faktoren (density governing factors)* sind solche Eigenschaften von Requisiten, die sich bei zunehmender Nutzung durch eine Population so verändern, dass sie deren Wachstum begrenzen und so deren Dichte stabilisieren (1954: 15); Dichteverwaltung beruht demzufolge auf negativer Rückkoppelung (vgl. Strong 1984: 316).<sup>181</sup>

*Dichtegesetzgebend (density legislative)* ist ein Faktor, der die Randbedingungen einer Dichteverwaltung bestimmt; er ist *regulierend (to regulate)* im Sinne von 'rule making' (1954: 15). Dichteverwaltende Faktoren sind immer auch dichtegesetzgebend bzw. 'rule making'; zudem sind sie dichteregulierend im Sinne von 'rule enforcement': Sie verursachen dichtebestimmende Prozesse nach den Regeln dichtegesetzgebender Faktoren (ebd.).

Diese Terminologie entwickelt Nicholson, weil der Begriff *dichteabhängig* mehrdeutig sei, seit er nicht mehr nur im Sinne der ursprünglichen Definition von Smith (1935) gebraucht werde, was unnötige Diskussionen verursacht habe (1954: 16, 1957: 154). Diese Definition paraphrasiert er so: „a factor which is so influenced by population density that it opposes the innate tendency of populations to grow with greater intensity at high densities than at lower ones“ (1957: 154). Üblich geworden sei leider, auch solche Faktoren *dichteabhängig* zu nennen, deren Wirkung auf eine Population zwar von deren Dichte abhängig ist, die aber nicht selbst von der Population beeinflusst werden, also *dichteunabhängig* im Sinne von nicht reaktiv sind (wie zum Beispiel extreme Temperaturen, die eine umso höhere Sterblichkeit verursachen, je

---

<sup>181</sup> Im konträren Fall (positive Rückkoppelung) spricht Nicholson von *density disturbing factors* (1954: 14 f.).

höher die Populationsdichte ist, weil ihnen dann ein größerer Anteil der Population ausgesetzt ist (ebd.; vgl. 1954: 16 f.). Sein Begriff *dichteverwaltender Faktor* sei genau gleichbedeutend mit dem Begriff *dichteunabhängiger Faktor* im Sinne von Smith (1954: 17, 1957: 154 f.).

### *Selbstverwaltung durch konkurrenzinduzierte Rückkoppelung*

Nach Nicholson sind Populationen *selbstverwaltete Systeme*. Die Organismen einer Population verwalten die Dichte ihrer Population durch kompensatorische, dichteabhängige Reaktion in solcher Weise, dass jene dauerhaft im Gleichgewicht mit den sich ständig ändernden Umweltbedingungen bleibt und dadurch die dauerhafte Existenz der Population gesichert ist (1954: 10, 1957: 153). Es gelte sogar: „The characteristic of balance is sustained and effective compensatory reaction which maintains populations in being in spite of even violent changes in the environment, and which adjusts their densities in general conformity with prevailing conditions“ (1954: 10; vgl. ebd.: 50).

Nicholson unterscheidet zwei *Mechanismen* dichteabhängiger kompensatorischer Reaktion, die beide auf den Wirkungen intraspezifischer Konkurrenz beruhen sollen, genauer darauf, dass diese dichteabhängig sind: „The mechanism of density governance is almost always intraspecific competition, either [(1)] amongst the animals for a critically important requisite, or [(2)] amongst natural enemies for which the animals concerned are requisites“ (ebd.: 10<sup>182</sup>). Warum es nach Nicholson überhaupt solche kompensatorischen Reaktionen

---

<sup>182</sup> Entsprechend unterscheidet Nicholson schon in einem früheren Text: „Examination of the competition to which animals are subject shows that it is generally competition between animals when seeking the things they require for existence, or competition between natural enemies that hunt for them“ (1933: 132).

in der Natur geben *muss* und warum Konkurrenz involviert sein muss, lege ich weiter unten dar.

(Zu 1) Den ersten Mechanismus erläutert Nicholson folgendermaßen: Mit zunehmender Populationsdichte verringert sich die Gunst der Umweltbedingungen, weil durch den Verbrauch die Verfügbarkeit von erschöpfbaren Ressourcen (*depletable requisites*) sinkt. Folglich nimmt die intra-spezifische Konkurrenz um diese zu, was zur Folge hat, dass die Wachstumsrate sinkt, weil die Reproduktionsrate abnimmt und/oder die Sterblichkeit zunimmt. Spätestens dann, wenn der Schwellenwert (*threshold value*<sup>183</sup>) für eine notwendige Ressource erreicht ist, nimmt die Populationsdichte ab. Abnehmende Populationsdichte hat die gegenteilige Wirkung.<sup>184</sup> (1954: 10-13, 20 f, 49, 59) Derselbe Kompensationsmechanismus setze ein, wenn die Gunst der Umweltbedingungen nicht durch den Verbrauch der Organismen, sondern durch äußere Ursachen verändert werde, etwa durch Fluktuationen des Klimas (ebd.: 29, 44).<sup>185</sup>

Der erste Mechanismus der Selbstverwaltung und Selbsterhaltung beruht also darauf, dass die Population ein unbegrenztes Absinken der limitierenden Ressource durch Verringerung ihres Verbrauches verhindert – und so selbst kompensatorisch auf eine endogene oder exogene Verschlechterung der Umweltbedingungen reagiert: „Populations (...) regulate their densities (...) by depleting and impairing essential things

---

<sup>183</sup> „There is a quantitative or qualitative lower limit to the favourability of any requisite. When ... this *threshold value* is not exceeded by any one requisite the population cannot persist, no matter how favourable any or all of the others may be“ (Nicholson 1954: 13).

<sup>184</sup> Nicholson unterscheidet zwölf Formen der Populationsentwicklung. Diese ergeben sich aus der Kombination von drei Arten limitierender Ressourcen mit vier Arten der Reaktion von Populationen auf eine Abnahme der Verfügbarkeit der limitierenden Ressource. (1954: 33-43)

<sup>185</sup> Andrewartha & Birch behandeln diese Fälle unter der Bezeichnung *intrinsic* bzw. *extrinsic shortage of food* (siehe S. 141 dieser Arbeit).



to the threshold of favourability“ (ebd.: 10); „the animals govern themselves by inducing reactions in a governing requisite“ (ebd.: 33; vgl. 1958: 108).

(Zu 2) Den zweiten Mechanismus stellt Nicholson so dar: Mit zunehmender Populationsdichte verstärkt sich oft die Wirkung abträglicher Faktoren; zum Beispiel führt sie zu einer höheren Dichte von Prädatoren<sup>186</sup> oder zur Konzentration schädlicher Stoffwechselprodukte (1954: 59, 50). Der Kompensationsmechanismus besteht dann darin, dass die Populationsentwicklung negativ dem Einfluss des schädlichen Faktors korreliert: „Populations (...) regulate their densities (...) by maintaining reactive inimical factors, such as the attack of natural enemies, at the limit of tolerance“ (ebd.: 10). Ist der reaktive Faktor eine Prädatorenpopulation, so erreicht die betrachtete Population ein Gleichgewicht mit dieser, in dem die Zahl der Beuteorganismen gerade ausreicht, um diejenige Anzahl von Prädatoren zu unterhalten, durch die ein Zuwachs in der Beutepopulation verhindert wird (Kingsland 1995: 116). Für die Population heißt dies, dass sie den schädlichen Faktor auf einem Niveau hält, das gerade noch innerhalb ihres eigenen Toleranzbereichs liegt.

Der zweite Mechanismus der Selbstverwaltung und Selbsterhaltung besteht also darin, dass die Population selbst ein unbegrenztes Ansteigen einer reaktiven Beeinträchtigung durch Verringerung ihrer Dichte verhindert – und so kompensatorisch auf eine endogene oder exogene Verschlechterung der Umweltbedingungen reagiert.

In beiden Fällen liegt nach Nicholson als Kompensationsmechanismus eine Regulation der Dichte vor, die auf negativer Rückkoppelung basiert und durch die Population *selbst* gesteuert wird, so dass diese sich selbst verwaltet.

---

<sup>186</sup> Andrewartha & Birch behandeln diesen Fall unter der Bezeichnung *intrinsic predation-pressure* (siehe S. 141).

### *'Balance': nicht-statisches Gleichgewicht*

Zwar ist Nicholson überzeugt, dass Populationen ihre Dichte selbst so verwalten, dass diese im Gleichgewicht (*balance*) mit den Umweltbedingungen ist. Er widerspricht aber der Auffassung, dieses Gleichgewicht sein ein statisches (*equilibrium*) in dem Sinne, dass ein bestimmter Wert, nämlich die Dichte, konstant gehalten wird. Dafür führt er zwei Argumente an:

Erstens oszillieren Populationsdichten aus einem immanenten Grund. Bei praktisch allen Tieren besteht ein „*developmental lag*“ (1954: 40), weshalb die kompensatorische Wirkung der kompensatorischen Maßnahme zeitverzögert eintritt. „(T)he system of balance is often<sup>187</sup> highly oscillatory, simply because animals commonly take a significant time to grow up, so causing a time lag between stimulus and reaction“ (ebd.: 21; vgl. 1957: 156). Zweitens sind die Umweltbedingungen, auch wenn man von deren Beeinflussung durch die Population selbst absieht, in der Natur (anders als in Experimenten) fast nie konstant; insbesondere fluktuieren die Klimabedingungen (1954: 43). Diese bestimmen aber die Gleichgewichtsdichte (*equilibrium density*), um die die tatsächliche Populationsdichte, immanent verursacht, oszilliert (ebd.: 45, 59). Deshalb gilt: „Far from being a stationary state, balance is commonly a state of oscillation about the level of the equilibrium density which is for ever changing with environmental conditions“ (ebd.: 10; vgl. ebd.: 22 f.).

Diese Oszillationen sind für Nicholson allerdings, anders als für Elton (1930<sup>188</sup>) und Solomon (1949), kein Grund, die Annahme eines 'Gleichgewichts der Natur' aufzugeben; denn der Begriff *balance* impliziere nur kontrollierte Veränderung

---

<sup>187</sup> Zu Ausnahmen siehe Nicholson 1954: 31.

<sup>188</sup> Elton verwirft wegen dieser Oszillationen die Theorie eines Gleichgewichts der Natur. Er konstatiert: „'The balance of nature' does not exist, and perhaps never has existed“ (1930: 17).

um einen bestimmten Wert, nicht aber Konstanz (Nicholson 1933: 132, 1954: 22 f.; vgl. Egerton 1973: 345). Dass Populationen sich in ein Gleichgewicht mit ihrer Umwelt bringen, bedeutet demnach nur: Sie persistieren, indem sie die Schwankungen um ihre „steady density“ (1933: 132), welche durch ihre Eigenschaften sowie die ihrer biotischen und abiotischen Umwelt bestimmt ist, begrenzen. Dass dichteinduzierte Reaktionen der Organismen Populationen im Gleichgewicht mit ihrer Umwelt halten, soll nur bedeuten: „(T)hey prevent indefinite increase or decrease in numbers; and they hold populations in a condition of oscillation about an equilibrium density related both to the rate of supply of the governing requisite (food in this instance [*Lucilia cuprina*-Kulturen<sup>189</sup>]) and the innate properties of *L. cuprina*, notably the fecundity of the flies, and the minimum food requirements of the larvae for metamorphosis and of the adults for the development of mature eggs“ (1957: 158 f.).

Für manche von außen wirkende Stressfaktoren nimmt Nicholson allerdings an, dass Populationen ihre Dichte trotz deren Einwirkung nahezu konstant halten können (1954: 10, 23, 28). Wenn solche Faktoren eine höhere Sterblichkeit verursachen, bleibe die Populationsdichte dennoch konstant, weil die Sterblichkeit durch andere Ursachen (zum Beispiel Konkurrenz) sinke, wobei sich das Durchschnittsalter der Organismen verringere (ebd.: 23 f.). In dieser Hinsicht schreibt Nicholson Populationen also die Fähigkeit zur Resistenz in Bezug auf die Dichte durch *Homöostase*<sup>190</sup> zu (vgl. den Boer & Reddingius 1996: 9). Diese Fähigkeit beruhe darauf, dass die Vermehrungsfähigkeit (zumeist viel) höher

---

<sup>189</sup> In den 1950er Jahren hat Nicholson mit einer Reihe von Experimenten an Populationen der Schaf-Schmeißfliege (*Lucilia cuprina*) die Fähigkeit der Selbstregulation und Homöostase von Populationen nachzuweisen versucht. Siehe hierzu Nicholson 1957, Mueller & Joshi 2000: 110-131.

<sup>190</sup> Den Begriff Homöostase definiere ich in Fußnote 118, S. 85.

sei als erforderlich, um die Population unter günstigen Bedingungen zu erhalten.

### *Das Klima bestimmt nur die Randbedingungen*

Die Behauptung, die Gleichgewichtsdichte einer Population sei klimaabhängig und das Klima reguliere insofern Populationsdichten, hat nach Nicholson oft zu dem Fehlschluss verleitet, das Klima verwalte Populationsdichten (1954: 44). Tatsächlich sei das Klima aber nur eine Randbedingung des eigentlichen, immanenten Regulationsmechanismus von Populationsdichten und *könne* nicht selbst ein Regulationsmechanismus sein, der die Populationsdichte im Gleichgewicht mit den verfügbaren Ressourcen hält und so der Population ihre dauerhafte Existenz ermöglicht; denn das Klima werde nicht durch die Populationsdichte beeinflusst, sei also eine nicht reaktive Umweltbedingung.<sup>191</sup> Diese Ansicht begründet er so:

Eine nicht reaktive Requisite erlaubt, entsprechend ihrer Gunst, einer Population entweder eine negative oder eine positive Wachstumsrate. Sowohl jede negative als auch jede positive Wachstumsrate bewirkt – wie klein sie (im Betrag) auch sein möge und wie sehr die Umweltbedingungen auch schwanken mögen (ebd.) – das Aussterben der Population, sofern kein anderer, reaktiver Faktor regulierend wirkt: „Operating by themselves... non-reactive factors cannot determine population densities for, if sufficiently favourable, they permit indefinite multiplication or, if not, they cause populations to dwindle to extinction“ (ebd.: 59<sup>192</sup>). Wachstum führt zwar zunächst zu einer Erhöhung der Populationsdichte, aber unbegrenztes Wachstum lässt die Population letztlich

---

<sup>191</sup> Eine Ausnahme nennt Nicholson 1954: 44.

<sup>192</sup> Vgl. Nicholson 1947: 11 (zitiert in Fußnote 200, S. 141 dieser Arbeit), 1958: 108.

auch aussterben, weil limitierende Ressourcen übernutzt werden und dann gar nicht mehr in genügendem Maße (*threshold value*) zur Verfügung stehen. Somit muss die Dichte von Populationen durch eine reaktive, von der Populationsdichte abhängige Ursache reguliert werden: „For the production of balance, it is essential that a controlling factor should act more severely against an average individual when the density of animals is high, and less severely when the density is low. In other words, the action of the controlling factor must be governed by the density of the population controlled“ (1933: 135). In solcher Weise durch die Population verwaltbar sei nur Konkurrenz: „For balance, it is essential that the action of a controlling factor should be governed by the density of the population controlled, and competition seems to be the only factor that can be governed in this way“ (ebd.: 132). Als dichteverwaltender Faktor komme deshalb nur Konkurrenz entweder zwischen den Organismen der betrachteten Population selbst oder zwischen den Organismen der Population einer anderen Art, die für die betrachtete Population schädlich ist, in Frage.

Konditionalfaktoren wie das Klima bestimmen demnach zwar, wo Organismen einer Art überhaupt vorkommen können (Toleranzbereich) (1954: 59) und welches die Gleichgewichtsdichte in einem Gebiet mit geeigneten Bedingungen ist, so dass sie dichtegesetzgebend sind; sie können aber niemals dichteverwaltend sein: „Although population densities can be governed only by factors which react to density change, factors which are uninfluenced by density may produce profound effects upon density“ (ebd.: 10; vgl. 1957: 161). So gelte etwa für Klimafaktoren: „In spite of their inability to govern population densities, climatic factors have an influence of outstanding importance upon populations, but their influence is purely legislative“ (1954: 45).

## *Populationen als reale Einheiten*

„I contend that a population is something more than a concept“ (1957: 154). Diese Auffassung stellt Nicholson der systemidealistischen von Thompson (1956: 392) entgegen, der sagt: „(T)he population, like the species, in itself, is merely a concept. It exists, of course, in the real world, as a collectivity, but it is unified only in the mind, and it is therefore only in the mind that it exists as an entity. To describe it as a self-regulating system, like an animal body, is merely playing with words“ (zitiert nach Nicholson 1957: 153 f.).

Die mehr als nur gedankliche Einheit einer Population besteht für Nicholson darin, dass sie emergente Eigenschaften aufweist, sich als Einheit im Verhältnis zu ihrer Umwelt verhält und ihre Organismen sich in ihrem Verhalten beeinflussen: „It has a similar objective reality to a family, or a tribe, or a nation. Because individuals within such groups react upon one another, and with the outside world, in ways they would not react were they not parts of an integrated group, each of these groups has characteristics which are more than the sum of those of the constituent individuals. In many of its relations with the outside world each such group acts as a unit; and the behavior of individuals is often strongly influenced by special interactions with other members of the same group“ (1957: 154). Deshalb dürfe man auch nicht wie Andrewartha und Birch (1954; vgl. S. 150 dieser Arbeit) unterschiedslos von der Umwelt eines einzelnen Organismus sprechen; vielmehr müsse unterschieden werden zwischen den anderen Organismen derselben Art und den übrigen Umweltfaktoren, weil der Einfluss der anderen Organismen der Population eine besondere Rolle für einen Organismus spiele (1957: 154). „So, when discussing the environment of an individual, I distinguish between 'the population', or the 'other individuals', and '*the environment*',

this word being used to refer to the totality of external factors which influence the population“ (ebd.).

### *'Balance' und natürliche Selektion*

Collins (2000: 292) hat für die Frage nach den Ursachen von Populationsdichten zwei Arten von Erklärungen unterschieden: „The first is seen by asking, 'How, as a result of proximate or mechanistic causes, do populations fluctuate within apparent limits?' Possible causal mechanisms might be temperature, humidity, or density of competitors. Alternatively, one can ask, 'Why, as a result of ultimate or evolutionary causes, do populations fluctuate within apparent limits?'“

Nicholson bestimmt, wie dargestellt, dichteabhängige Konkurrenz als die proximate Ursache für die Selbstregulation von Populationen. Was sieht er als die ultimate, evolutionäre Ursache für die Fähigkeit zur Selbstregulation an bzw. wie versteht er die Evolution von Populationen?

Er widerspricht der Auffassung, die natürliche Selektion verursache die Balance einer Population, vielmehr störe sie diese: „Whatever may be the nature of an improved property, it confers selective advantage only if it permits the possessors to produce more mature offspring than their fellows. This always tends to cause further overbalancing of the environment, which has to be compensated for by density-induced governing reaction“ (1960: 505<sup>193</sup>). Er widerspricht auch der Annahme, das Prinzip der natürlichen Selektion sei ein Vorteil für die Art; vielmehr gelte: „(N)atural selection preserves individuals with advantageous properties without reference to the success of the species“ (1954: 53; vgl. 1927, 1960). Für die Art habe die natürliche Selektion in der Regel

---

<sup>193</sup> Vgl. Allee et al. (1949: 710), die kritisch konstatieren: „Nicholson (1933) recognized the existence of balance, but regards it as produced and maintained by competition, not by natural selection.“

nachteilige Konsequenzen, weil die erforderliche Kompensation zu einer weniger effektiven Nutzung limitierender Ressourcen führe: „A point of considerable interest revealed by the present study of the mechanics of population regulation is that natural selection does not necessarily favour the success of the species, in the sense of increasing its abundance. ... (T)he selection of the offspring of individuals with a greater than average reproductive capacity... would reduce the equilibrium density of mature animals, for the increased surplus of offspring produced would cause a greater wastage of food by those individuals which are prevented from maturing“ (1954: 52 f.).

Auf diese Weise treibe die Konkurrenz innerhalb von Populationen deren Evolution voran, mit der Tendenz, dass die einzelnen Organismen (nicht aber die Population als ganze) die Ressourcen immer effektiver nutzen; dieser Prozess, den Nicholson 'Konkurrenzselektion' (*competitive selection*) (1960: 513) nennt, sei das Hauptprinzip der Evolution, nicht eine Umweltselektion: „Such selection, without the aid of changing environmental conditions, progressively fits the organisms to live in less and still less favourable environments, so long as genetic variability continues to produce forms which are more potent than the forms already selected. Not that the standard of efficiency necessary for the production and survival of offspring to maturity progressively increases and that compensatory reaction at all times holds the population in a state of stability“ (ebd.: 487 f.). (Ausführlicher zu Nicholsons Theorie der Konkurrenzselektion siehe den Boer & Reddingius 1996: 97 ff., auf deren Darstellung ich mich hier gestützt habe.)

Dass Konkurrenz trotz aller Veränderungen immer wieder eine Balance herstellen könne, scheint für Nicholson einerseits keiner weiteren Begründung zu bedürfen; die proximate Ursache von Dichteregulation, Konkurrenz, wäre demnach ohne eine ultimate, evolutionäre Ursache gedacht. Anderer-



seits kann man die folgende Äußerung so interpretieren, dass er (implizit) populationsinterne Koevolution als ultimate Ursache dafür ansieht, dass die dichteabhängige Kompensation durch Konkurrenz gerade eine Balance herstellt, da ja andernfalls eine *Population* aussterben müsste: „(B)alance due to density governance is an important part of the mechanism of natural selection. It tends to hold the intensity of reaction at the level which just counteracts the innate ability of a population to grow“ (1954: 52).

Die Evolution stört, so Nicholson, nicht nur die Balance einzelner Populationen, sondern auch die zwischen Populationen verschiedener Arten. Während einzelne Populationen deren destabilisierende Folgen stets wieder kompensieren könnten, sei dies für *ökologische Gesellschaften* nicht der Fall. Die tendenziell immer uneffektivere Nutzung limitierender Ressourcen, die mit der intraspezifischen Kompensation einhergehe, führe tendenziell dazu, dass die Anzahl koexistierender Arten sinke: „It should be noted that the selection of advantageous properties in one species may cause it to deplete some requisite it shares with another to below the threshold density for the competing species, which it therefore displaces. So, natural selection continually tends to disturb population balance by improving the properties of competing species, instead of producing balance, as it is often supposed to do“ (ebd.: 53).

Damit vertritt Nicholson eine Ansicht, die konträr ist zu einer 'optimistischen' Auffassung, die – auf ganz unterschiedliche Weise – von vielen Autoren vertreten wird: Beispielsweise geht nach MacArthur die Entwicklung ökologischer Gesellschaften mit einer Effizienzsteigerung der Ressourcennutzung einher (siehe S. 259) und Allee et al. sind überzeugt: „The evolution of the ecosystem, more particularly the evolution of interspecies integration, culminates in the balance of nature within the community“ (1949: 695).

## *Interpretation*

Nicholson bestimmt Populationen als reale überorganismische Einheiten (Systemrealismus). Als das Prinzip ihrer Einheit sieht er die Konkurrenz um limitierende Ressourcen an: Danach schränken sich in der ökologischen Zeit die Organismen wechselseitig in ihren Möglichkeiten ein zu überleben und sich zu vermehren; in der evolutionären Zeit führt die Selektion zu einer permanenten Effektivierung der Ressourcennutzung durch die Individuen (nicht aber durch die Art). Ökologisch und evolutionär sind Populationen auf diese Weise für Nicholson im Wesentlichen durch sich selbst reguliert; die Umwelt bestimmt nur die Randbedingungen dieser Selbstregulation.

Entscheidend für die Zuordnung seiner Theorie zu den idealtypischen Systemauffassungen ist, dass Selbstregulation durch Konkurrenz seines Erachtens nicht nur Schwankungen von Populationsdichten verringert, sondern auch die notwendige Bedingung für die dauerhafte Existenz einer Population (und damit einer Art) ist: Konkurrenz sei nicht nur eine aktuelle Einschränkung individueller Reproduktionsmöglichkeiten, sondern auch die Voraussetzung dafür, dass in Zukunft Nachkommen noch Ressourcen vorfinden und sich reproduzieren könnten. Demnach ist Nicholsons Theorie, wenngleich er Konkurrenz als die entscheidende Beziehung zwischen den Organismen einer Population bestimmt, nicht der idealtypischen Theorie von Zulassungssystemen, sondern der *organischer Systeme* zuzuordnen.

Man könnte nun einwenden, die Selbstregulation sei aber nur ein Nebenergebnis des 'egoistischen' Verhaltens der Einzelnen und nicht eine Aktivität des Systems als Einheit; dieses werde von Nicholson somit doch als Konkurrenzsystem begriffen. Dagegen spricht allerdings seine Annahme, dass die Stärke von Konkurrenz bzw. von deren dichterereduzierenden Folgen der Wachstumsfähigkeit der *Population* entspreche,

und außerdem, dass er nicht wie zum Beispiel Lack nur eine Theorie der Optimierung *individueller* Reproduktionschancen entwirft, die zu einer Stabilisierung der Populationsdichte führen soll,<sup>194</sup> sondern Gruppen- und Individual-'Interesse' bei ihm in eins fallen. (Ökologische Gesellschaften sieht Nicholson dagegen als Konkurrenzsysteme ohne Selbstregulationsfähigkeit an, so dass seine Synökologie der idealtypischen Theorie von Zulassungssystemen zuzuordnen ist.)

Um meine Interpretation von Nicholsons Theorie zu überprüfen, wäre eine detaillierte Auseinandersetzung mit seiner Evolutionstheorie erforderlich. Hilfreich wäre dafür auch ein Vergleich mit der Theorie von Adam Smith (1776), der als einer der ersten die These vertreten hat, Konkurrenz könne in einem System egoistischer Individuen, die sich in zufälliger Weise unterscheiden, zu einem Gleichgewicht führen (vgl. S. 501).

---

<sup>194</sup> David Lack widerspricht der Annahme, die Reproduktionsrate einer Art sei an ihre Sterberate angepasst (1954: 5, 275f.). Vielmehr sei sie, sofern sie nicht schlicht das physiologische Maximum darstelle, Resultat der Optimierung individuellen Verhaltens unter Bedingungen gesellschaftlicher Existenz: „The reproductive rate of each species, evolved through natural selection, is that which normally results in the greatest number of young surviving to independence. In birds and mammals the limit is set because, in families above a certain size, fewer not more young survive, the death-rate being higher when the food is shared between more young. In most other animals the number of eggs is apparently limited by the physiological capacity of the adult, but it is much influenced by the size of the food-store in the egg, the tendency being to lay many small eggs or comparatively few large ones“ (ebd.: 275). Kingsolver und Paine (1991: 311) heben hervor: „Previous suggestions about the 'natural' regulation of populations had been implicitly group selectionist, of the 'for the good of the species' variety. Lack's [1954] important insight was that an animal's life history, including clutch size, was the result of individual selection, and that this life history could contribute to population regulation.“ Vgl. Collins 2000: 292-294.

## **Andrewartha und Birch: Dichtebegrenzung durch die Umwelt, Persistenz durch Individualität**

Eine zu Nicholson konträre Position nehmen Herbert Georg Andrewartha und Louis Charles Birch (1954, 1984) ein. Sie stellen eine allgemeine Theorie über die Verbreitung und Abundanz von Tierarten auf. In diesem Kapitel gehe ich vor allem darauf ein, wie sie Populationsdichten erklären. Wie sie die synökologische Frage beantworten, in welchem Verhältnis die Verbreitung verschiedener Arten zueinander steht, behandle ich in Kapitel 5.

### *Kritik der Theorie dichteabhängiger Regulation*

Andrewartha und Birch (1954: 16-20, 648 f.) kritisieren insbesondere Theorien wie die von Smith (1935), Varley (1947), Elton (1949) und vor allem Nicholson (1933, 1947), in denen eine Regulation von Populationsdichten durch innere dichteabhängige Faktoren angenommen und zumeist intraspezifische Konkurrenz für den entscheidenden Faktor gehalten werde. Solchen Theorien lägen keine empirischen Tatsachen in Bezug auf natürliche Populationen zugrunde (1954: 649). Außerdem sei die Frage, ob dichteabhängige oder dichteunabhängige Faktoren die Dichte von Populationen regulieren, falsch gestellt, da es dichteunabhängige Faktoren gar nicht gebe; beispielsweise nehme der Anteil von Organismen, die durch ungünstige Klimabedingungen beeinträchtigt würden, mit der Populationsdichte zu, da der Anteil von Organismen, die sich an geschützten Orten aufhalten könnten, mit der Dichte sinke (1954: 17 f.; vgl. Davidson & Andrewartha 1948: 222).

Für Andrewartha und Birch ist es weder gerechtfertigt, zwei Gruppen von Faktoren, dichteabhängige und dichteunabhängige, zu unterscheiden noch den Faktoren, die üblicherweise

zu den dichteabhängigen gezählt würde, eine besondere Relevanz auf die Dichte von Populationen zuzuschreiben. Die eigentliche Frage sei vielmehr, ob *Konkurrenz* entscheidenden Einfluss auf die (Entwicklung der) Dichte von Populationen habe. Damit stehe zugleich ein wichtiges Argument für die Bedeutung von Konkurrenz überhaupt zur Diskussion: „This makes it necessary to look closely at what has been written about 'competition', for ... much of the importance attributed to competition depends upon the importance that may be attributed to density-dependent factors“ (1954: 19 f.).

### *Seltenheit als Normalfall, Konkurrenz als Ausnahme*

Andrewartha und Birch wenden sich gegen die Annahme, Populationsdichten würden durch intraspezifische Konkurrenz reguliert. Ihr Hauptargument ist, dass die Organismen der meisten Arten in natürlichen Populationen selten seien, wobei 'selten' (*rare*) bedeute, dass die Anzahl oder genauer die Dichte der Organismen einer Art in ihren Populationen gering ist im Verhältnis zum Angebot an notwendigen Ressourcen wie zum Beispiel Nahrung oder Nistplätzen in den Gebieten, die diese Populationen besiedeln. „Very few of the natural populations which were described in chapter 13 ever became numerous enough to make use of all their stocks of food, etc. Most natural populations are like this. The numbers fluctuate, perhaps widely; but they do not become numerous enough, even during periods of maximal abundance, to use more than a small proportion of their resources of food, nesting sites, and so on“ (1954: 653<sup>195</sup>).

Wenn Organismen aber nur einen geringen Anteil potenziell limitierender Ressourcen verbrauchten, dann sei Konkurrenz, intraspezifische wie interspezifische, wahrscheinlich ein sel-

---

<sup>195</sup> Vgl. Andrewartha & Birch 1954: 87, 489-492, 650, 663. Zu Ausnahmen siehe 1954: 545-553.

tenes Phänomen und, abgesehen von Interferenz-Konkurrenz, nur von geringem Einfluss auf Populationsdichten (ebd.: 22-25, 404, 1984: 131 f., 141, 209 f.). Konkurrenz definieren Andrewartha und Birch (1954: 22) dabei wie folgt: „(C)ompetition occurs whenever a valuable or necessary resource is sought together by a number of animals ... when that resource is in short supply [Ausbeutungs-Konkurrenz]; or if the resource is not in short supply, competition occurs when the animals seeking that resource nevertheless harm one another in the process [Interferenz-Konkurrenz].“

Wenn Konkurrenz also selten aufträte, dann existierten die Organismen einer Art tendenziell unabhängig voneinander, obwohl sie aufgrund ihrer verwandtschaftsbedingten Ähnlichkeit ähnliche Umwelterfordernisse hätten: „An animal may share a resource with individuals of its own species without having its chance to survive and reproduce influenced by these other individuals“ (1984: 132).

### *Dichtebegrenzung durch äußere Ursachen*

Warum aber sind, nach Andrewartha und Birch, die Organismen der meisten Arten in natürlichen Populationen selten? Sie nennen dafür mehrere Ursachen.

(1) Die Hauptursache für Seltenheit sei, dass *Umweltbedingungen fluktuieren*. Diese Fluktuationen führten nämlich dazu, dass die Bedingungen für eine Population zwar zeitweise so günstig seien, dass ihre Wachstumsrate positiv sei, während relativ langer Zeiträume aber das Gegenteil der Fall sei<sup>196</sup> (1954: 32, 6-8, 12, 654-656, 661, 705). So würden Populationsdichten immer wieder auf ein im Verhältnis zur Tragfähigkeit der Umwelt geringes Maß reduziert; entweder werde die Population (fast) ganz ausgelöscht oder aber auf

---

<sup>196</sup> Negativ könne die Wachstumsrate werden, weil die Fruchtbarkeit, Entwicklungsgeschwindigkeit oder Lebensdauer sinkt (1954: 653).

diejenige Anzahl von Individuen reduziert, die vor dem schädlichen Umwelteinfluss geschützt sei (ebd.: 654 f.). Die Dichte der meisten Populationen liege deshalb deutlich unterhalb der Sättigungskapazität ( $K$ ) ihrer Umwelt (ebd.: 651-661). Entsprechend konstatieren Ehrlich und Birch (1967: 100): „Each population is prevented from continually increasing by the periodic arrival of unfavorable conditions.“

Die Begrenztheit der Zeiträume mit günstigen Bedingungen ist demnach der entscheidende Faktor, der das Wachstum bis zu einer Dichte, in der Konkurrenz einsetzt, verhindert. Andrewartha und Birch setzen bei dieser Argumentation offenbar voraus, dass positive Wachstumsraten auch unter optimalen Bedingungen im Betrag begrenzt sind, negative Wachstumsraten dagegen im Betrag beliebig hoch sein können (Katastrophen) (vgl. 1954: 6-8), und / oder dass die Zeiträume mit positiver Wachstumsrate kürzer sind als die mit negativer (vgl. ebd.: 10, 660 f.).

Für die dichtebegrenzende Fluktuation der Umweltbedingungen geben Andrewartha und Birch verschiedene Ursachen an. *Ungünstige Witterung*<sup>197</sup> sehen sie als die wichtigste Ursache zufälliger Schädigungen (*malentities*<sup>198</sup>) und als eine Hauptursache negativer Wachstumsraten an (1954: 129-332, 661, 1984: 133). Weitere Ursachen seien insbesondere eine *Zunahme der Prädation* und eine *Verringerung des Nahrungsangebots* (1954: 492, 661). Entscheidend dabei ist: Die Verringerung des Prädatorendrucks bzw. Nahrungsangebots hat nach Andrewartha und Birch häufig nicht – wie Nicholson annimmt – eine innere Ursache hat (*intrinsic shortage*), sondern eine äußere (*extrinsic shortage*);<sup>199</sup> „competition theory tends to overemphasize intrinsic predation-pressure and

---

<sup>197</sup> Unter den Begriff *weather* fassen Andrewartha & Birch (1954: 129) Temperatur, Feuchtigkeit und Licht.

<sup>198</sup> Unter *malentities* verstehen sie (1984: 14) hauptsächlich unglückliche Zufälle (*unfortunate accidents*).

<sup>199</sup> Zur Unterscheidung zwischen intrinsisch und extrinsisch verursachter Nahrungsknappheit siehe Andrewartha & Birch 1984: 51-56.

intrinsic shortage of food at the expense of extrinsic predation-pressure and extrinsic shortage of food“ (1984: 259). Der *Prädatorendruck* nehme in vielen Fällen nicht deshalb zu, weil die Dichte der fraglichen Population und damit der Ressource des Prädators zunehme, sondern weil andere Umweltfaktoren sich günstig auf die Wachstumsrate der Prädatorenpopulation ausgewirkt hätten (1954: 465-485). Das *Nahrungsangebot* nehme in vielen Fällen nicht deshalb ab, weil Nahrung von den Organismen der Population über die konstante Erneuerungsrate hinaus konsumiert worden sei, sondern weil andere Umweltfaktoren, insbesondere das Wetter, die Menge oder die Regenerationsrate der Nahrung vermindert hätten (ebd.: 489-512, 654, 1984: 48-56, 220 f.).

(2) Eine weitere, wichtige Ursache für die Seltenheit der Organismen in natürlichen Populationen sei *relative Knappheit* von Ressourcen. Ressourcen seien häufig in ausreichendem Maße vorhanden, also nicht absolut knapp, aber dennoch knapp in Relation zu den Fähigkeiten eines Organismus, vorhandene Ressourcen zu nutzen: „(T)he food or other resource may be inaccessible either because it is sparsely distributed ... or because it is concealed ... In either case the inaccessibility is relative to the animals' capacities for dispersal and searching“ (1954: 661; vgl. ebd.: 491-494, 624, 1984: 43-45). Demzufolge können koexistierende Organismen einer Art durch die Knappheit derselben Ressource beeinträchtigt sein, ohne dass sie in einer Konkurrenzbeziehung stehen, weil die Ressource für jeden der Organismen nicht deshalb knapp(er) ist, weil andere Organismen Teile von ihr verbraucht haben.

Nach dieser Interpretation soll deshalb kein Fall von '*seeking together*' und damit kein Fall von Konkurrenz vorliegen, weil der Erfolg der Ressourcensuche jedes Individuums nicht von der Suche anderer Individuen beeinflusst ist. (Dieses Argument setzt allerdings voraus, was es erklären soll: Die Organismen der Art müssen selten sein im Verhältnis zur relativ



knappen Ressource, da sich andernfalls deren Knappheit durch den Verbrauch der Organismen deutlich erhöhen würde.)

(3) Zumindest für einige Fälle vermuten Andrewartha und Birch (1984: 132 f., 1954: 492, 604), dass die Ursache für die Seltenheit der Organismen in natürlichen Populationen *Territorialverhalten* oder, wie die Untersuchungen von Connell (1970, 1972) und Paine (1966, 1974) belegen würden, *Prädation* sei.

### *Nicht-Notwendigkeit dichteabhängiger Ursachen für Dichtebegrenzung*

Nach Andrewartha und Birch wird die Dichte von Populationen durch die im vorangehenden Kapitel genannten Ursachen begrenzt. Als die wichtigste begrenzende Ursache sehen sie vorübergehend ungünstige Umweltbedingungen durch vorübergehend ungünstige Witterung an. Diese Ursache werde in gegnerischen Theorien über die Regulation von Populationsdichten zu Unrecht ausgeschlossen. Der Ausschluss basiere auf einer falschen Annahme darüber, wie dichteunabhängige Faktoren wirken könnten und liefere deshalb ungültige Folgerungen. Die falsche Annahme sei, dass dichteunabhängige Faktoren entweder eine *stetige* Zunahme oder aber eine *stetige* Abnahme von Populationsdichten bewirkten. Als Beispiel zitieren sie Nicholson (1947: 11<sup>200</sup>): „It [climate] can produce either tolerable or intolerable conditions; if tolerable, the species will continue to multiply indefinitely, for climate does not become any more severe,

---

<sup>200</sup> Zitiert nach Andrewartha & Birch 1954: 9. Angemerkt sei, dass Nicholson seine Auffassung später modifiziert hat. Im Text von 1954 spricht er von *genügend günstigen* Umweltbedingungen statt von *tolerierbaren* (1954: 59, zitiert auf S. 130 dieser Arbeit).

however numerous the animals may become.“ Übersehen werde in einer solchen Interpretation, dass dichteunabhängige Faktoren alternierend Zu- und Abnahme bewirken könnten: „In nature the conditions of life do not remain continuously favorable or continuously unfavorable. Circumstances are perpetually changing. ... Natural populations neither increase nor decrease continuously. While circumstances remain favorable, the numbers increase; when they become unfavorable, the numbers decrease. It is precisely because change is the general rule in nature that there is no need to invoke 'density-dependent factors' to explain the mean numbers in a natural population or the fluctuations that occur from time to time“ (Andrewartha & Birch 1954: 21). Die Witterung könne dichtebegrenzend wirken, weil die Wachstumsrate witterungsabhängig *innerhalb* des Toleranzbereichs einer Art in bestimmten Zeiträumen positiv und in anderen negativ sei. So gelte beispielsweise für Grashüpfer: „The weather is 'tolerable' even during the driest years; otherwise, the grasshoppers would die out; but the favorable periods are so short that there is no chance of 'multiplying indefinitely“ (ebd.: 10). Demnach können Populationsdichten durchaus von dichteunabhängig wirkenden Faktoren begrenzt werden. Das wirksame „feedback to density“ (1984: 209) hingegen, das in gegnerischen Theorien angenommen werde, gebe es nicht: „(T)here is [in the literature] no sign that the relaxation of a density-governing mechanism became important as the numbers declined“ (ebd.). Wenn man den Begriff der Regulation so definiert, dass eine notwendige Bedingung für sie das Vorliegen irgendeiner dichtebeeinflussenden kompensierenden Reaktion der Komponenten des betrachteten Systems ist, so gibt es nach Andrewartha und Birch also *keine Regulation* von Populationsdichten. Populationsdichten sind vielmehr schlicht kausal abhängig von wechselnden Umweltbedingungen.

Selbst dann, wenn Nahrung nicht nur relativ, sondern absolut knapp sei, sei nicht dichteabhängige Konkurrenz das entscheidende Erklärungsprinzip für Populationsdichten, sondern das Angebot der limitierenden Ressource: „(W)hen the supply of some necessary resource is inadequate for the number of animals present, it is the quantity of the limited resource which determines the density of the population, not the intensity of competition“ (1954: 24). In diesem Sinne zitieren Andrewartha und Birch eine Überlegung von Thompson (1939<sup>201</sup>): „(I)f a caterpillar on an isolated plant completely devours its food supply and then dies of starvation, it is difficult to see how this can legitimately be called competition. If [(1)] a colony of twenty caterpillars comes in the same way to the same end, the case is not notably altered; and even if [(2)] nineteen die and one more lucky one survives, 'competition' still does not seem the right word to use.“

Den Fall (1) kommentieren Andrewartha und Birch so: „It is better to seek an explanation in terms of the limiting resource ... The failure of either the one or the twenty caterpillars to come through was not due to 'competition' but simply to the lack of enough food for even one caterpillar“ (1954: 405). Für den Fall (2) räumen sie zwar ein, dass die eine Raupe zweifellos aufgrund eines Vorteils gegenüber den anderen Raupen, etwa schnellerer Ontogenese, überlebt habe und man deshalb in Analogie zu einem Sportereignis von 'Konkurrenz' sprechen könne; sie halten aber eine Interpretation im Rahmen ihrer Theorie der '*effektiven Nahrung*' für aufschlussreicher (ebd.). Dieser zufolge ist die Abnahme der Überlebensrate mit zunehmender Populationsdichte nicht, wie Nicholson (1950) seine Experimente an Schmeißfliegenkulturen interpretiert, eine Folge intensiverer Konkurrenz, sondern ineffektiverer Nutzung der verfügbaren Nahrung:

---

<sup>201</sup> Zitiert nach Andrewartha & Birch 1954: 405, die keine Seitenzahl angeben.

Der Anteil von Organismen, die verhungern, bevor sie Nachkommen hervorbringen können, nimmt mit zunehmender Knappheit einer limitierenden Nahrungsressourcen zu und damit auch der Anteil der Nahrung, der verbraucht wird, ohne zur Reproduktion beizutragen ('*dead food*'), gegenüber dem, der zu dieser beiträgt ('*effective food*') (1954: 497-500).<sup>202</sup>

### '*Spreading of risk*' (Risikostreuung)

Falsch ist nach Andrewartha und Birch nicht nur, dass dichteunabhängige Faktoren Populationsdichten nicht begrenzen könnten, sondern auch die häufig gemachte Annahme, dass Populationen nur selten aussterben. Die Paläontologie habe das Gegenteil gezeigt; sie selbst könnten bezeugen, dass ständig und überall lokale Populationen, auch solche mit hoher Abundanz, aussterben (1954: 664 f.); „most local populations are doomed to extinction because most localities are ephemeral“ (1984: 184).

Wenn Populationen dazu neigen auszusterben, wieso existieren dann aber viele Arten über relativ lange Zeiträume? Das erklären sie<sup>203</sup> – ausgehend von den Boer (1977: 23), für den Populationen aus überlappenden '*interaction groups*' bestehen – mit ihrer Theorie der *multipartite population*, die man heutzutage als Theorie von Metapopulationen<sup>204</sup> bezeichnen würde: Nach ihr existiert eine biologische Art als natürliche Population, das ist die Gesamtheit aller lokalen Populationen, zwischen denen ein nennenswerter Austausch

---

<sup>202</sup> Nicholson (1957: 158) wendet gegen diese Theorie ein, der Begriff der effektiven Nahrung sei eine Konsequenz des Konkurrenzbegriffs, nicht eine Alternative zu ihm.

<sup>203</sup> Zum Folgenden siehe Andrewartha & Birch 1954: 125, 657, 1984: 159-163, 180-184, 197-206, 260-262.

<sup>204</sup> Den Begriff Metapopulation hat wohl Levins 1969 geprägt (siehe auch Levins 1970: 80 f.). Zur ökologischen, evolutionären und genetischen Theorie der Metapopulationen siehe Hanski & Gilpin (Hrsg.) 1997, Hanski 1998, Harrison 1998.

von Organismen erfolgt (1984: 184). Lokale Populationen sterben aufgrund ungünstiger Umweltbedingungen relativ häufig aus; je ungünstiger die Umweltbedingungen für die Organismen im Durchschnitt sind, desto kleiner ist die lokale Population und desto wahrscheinlicher ist es, dass sie ausstirbt (1954: 6-8, 655 f.). Es ist aber sehr unwahrscheinlich, dass dies allen lokalen Populationen einer natürlichen Population zugleich widerfährt (Risikostreuung); denn sie kommen, weil die Natur räumlich heterogen ist, in Gebieten mit unterschiedlichen Standortbedingungen vor: „In different localities the trends may be going in different directions at the same time“ (ebd.: 657). „The *theory of spreading the risk*<sup>205</sup> argues: ... the longevity of the natural population is merely an expression of the low probability that all the local populations will be synchronized to fluctuate contemporaneously to extinction“ (1984: 200, Herv. T. K.).<sup>206</sup> In Gebieten, die erstmals oder wieder genügend günstige Umweltbedingungen aufweisen, entwickeln sich durch Immigration immer wieder neue lokale Populationen.

Die Überlebenschance einer natürlichen Population oder Art hängt nicht davon ab, ob sie oder wie gut sie zu dichteabhängiger Kompensation der Schwankung von Umweltbedingungen in der Lage ist, sondern davon, wie hoch das Vermögen der Ausbreitung (*power of dispersal*) ihrer Organismen ist (1954: 87, 657). Entsprechendes gilt für die Überlebenschance eines einzelnen Organismus (ebd.: 494).

---

<sup>205</sup> Diese Theorie geht auf den Boer 1968 zurück. Vgl. Andrewartha & Birch 1984: 260, den Boer & Reddingius 1996: 17 f.

<sup>206</sup> Caswell 1978 hat die Aussterbezeit von Populationen in einem System miteinander verbundener Teilpopulationen modelliert und folgendes Ergebnis erhalten: „A general property of open systems is that transient, nonequilibrium behaviors may persist for extremely long periods of time“ (1978: 150). Mit entsprechenden Modellierungsergebnissen stützt Hubbell seine neutralistische Theorie ökologischer Gesellschaften (vgl. S. 344 dieser Arbeit).

Demnach existieren Arten nicht deshalb über relativ lange Zeiträume, weil ihre Populationen sich in einem Gleichgewicht (*balance*) mit ihrer Umwelt befinden und ihre Dichten aufgrund innerer, dichteabhängiger, kompensatorischer Wirkungen ihrer Organismen um ihre umweltbestimmte Gleichgewichtsdichte oszillieren, sondern weil eine Risikostreuung (*spreading the risk*) und damit eine statistische Stabilität gegeben ist. Diese beruht einerseits auf der *Heterogenität von Habitaten*: Innerhalb des Verbreitungsgebiets einer natürlichen Population kommen stets zugleich Orte mit günstigen, ungünstigen und nicht tolerierbaren Bedingungen vor; diese Heterogenität wird umso wirksamer, je ausbreitungsfähiger die Organismen der Population sind. Andererseits beruht die Risikoverteilung auf der *qualitativen Individualität der Organismen* natürlicher Populationen: Weil jeder Organismus anders beschaffen ist, gehört etwas anderes zu seiner Umwelt. Zudem reagiert deshalb auch jeder Organismus in anderer Weise auf dieselben Umweltbedingungen. So ist das Risiko verringert, dass es in der Art keine Individuen gibt, die an unvorhersehbare widrige Umstände angepasst sind. (1954: 703-705, 1984: 159, 260, Birch 1971, den Boer 1968: 179 f.)

In der Theorie der Risikostreuung wird also die relative Stabilität von Populationsdichten und die Persistenz von Populationen allein durch die qualitative Verschiedenheit der Ursachen und Wirkungen erklärt. Richards (1961: 153) hat diese Auffassung so beschrieben: „Most of this excess stability in the population can be accounted for by the homoiostatic effect of overlapping causes of death, so that individuals that in any particular year escape one source of mortality merely survive to encounter one of the others. No other arrangement could account for the relative stability of many populations in most years; adjustments by density-dependent factors are usually too slow and in many cases actually observed to be absent.“ Die qualitative Individualität jedes Organismus ist demnach von systematischer Relevanz für die Erhaltung einer

Art. Aber diese Relevanz beruht nicht darauf, dass die Organismen in bestimmter, auf die qualitative Individualität der anderen Organismen abgestimmte Weise einmalig sind, sondern es genügt, in beliebiger Weise qualitativ einmalig zu sein in Bezug auf den Einfluss der Umwelt.

### *Der einzelne Organismus und seine Umwelt*

Andrewartha und Birch widersprechen zwar Theorien einer auf Konkurrenz beruhenden Regulation von Populationsdichten, sie leugnen aber nicht, dass ein Organismus in seiner Existenz durch andere Organismen beeinflusst wird. Die biogene Veränderung dichtebeeinflussender Umweltbedingungen und eine damit erfolgende indirekte Beeinflussung sehen sie sogar als gewöhnliches Phänomen an: „(U)sually the distributions of food and places to live are constantly changing because of the ordinary processes of growth and senescence and ecological succession“ (1954: 87). Sie wenden sich aber gegen Theorien, die anderen Organismen eine herausgehobene Bedeutung zusprechen: „(T)he distribution or the abundance of a species may be either increased or decreased by the activity of other animals of either the same or distinct species that modify the activity of food in the environment of the primary animal [welches Ausgangspunkt der Untersuchung ist]. But it would be a mistake to extrapolate from these results without giving due weight to the rest of the environment“ (1984: 141; vgl. 1954: 22-25, 1984: 131, 209 f., 259). Sie bezeichnen ihre Theorie, welche grundsätzlich alle Umweltfaktoren, abiotische wie biotische, auf ihre Bedeutung hin überprüft, als *Umwelt-Theorie*: „The theory of environment emphasises that the whole environment should be taken into account“ (1984: 210; vgl. ebd.: 223).

Andrewartha und Birch geht es mit dieser Theorie offenbar zum einen darum, dass abiotische Umweltfaktoren, die ihres

Erachtens – wie oben dargelegt – in der Regel die Hauptursachen für Populationsdichten bzw. für die Verbreitung und Abundanz der Organismen einer Art sind, systematisch untersucht werden. Zum anderen ist diese Theorie die methodische Konsequenz aus der Überzeugung, dass nur *einzelne* Organismen reale ökologische Einheiten sind, nicht aber Populationen, und somit auch nur jenen, nicht aber diesen eine Umwelt zugeschrieben werden darf: „The concept of ... environment is considered to apply to individuals in a population but not to a population as a whole. The latter use, though common, is so limited as to lead to endless confusion. The environment of individuals in a population is partly the other animals in the population. There is no clear-cut division between the population and its environment. But the distinction between the *individual* and its environment is clear-cut and can be defined with precision“ (1954: 32); „we speak of the 'environment' of the individual, regarding the population as part of the environment rather than as itself having an environment“ (ebd.: 13).

Damit ist nicht bestritten, dass die Ökologie praktisch immer nur an Populationen und nicht an einzelnen Organismen interessiert ist und als Naturwissenschaft sein muss. Aber um allgemeine Aussagen zu gewinnen, muss man nach Andrewartha und Birch stets zunächst den Einfluss der Umwelt auf einen einzelnen Organismus betrachten und erst dann Durchschnittswerte für größere Individuenzahlen bilden, um den Einfluss auf eine Population darzustellen (ebd.: 14). Populationsdichten sind nicht solche kollektiven Eigenschaften, die sich aus irgendeiner Form von dichteabhängigem 'Zusammenspiel' zwischen den Organismen einer Art ergeben, sondern nichts weiter als solche kollektiven Eigenschaften, die statistisch das Resultat der voneinander unabhängigen Umweltbeziehungen und Lebensgeschichten der einzelnen Organismen einer Art zusammenfassen.



## *Interpretation*

Die populationsökologische Theorie von Andrewartha und Birch ist der idealtypischen Theorie *aggregierter Systeme* zuzuordnen: Die beiden Autoren bestimmen die Organismen einer Art als ökologisch unabhängig voneinander und schreiben eventuell bestehenden Beziehungen zwischen ihnen keinen kategorial anderen Charakter zu als den Beziehungen eines Organismus zu seiner abiotischen Umwelt. Systeme aus Organismen einer Art, Populationen, sind im Rahmen ökologischer Untersuchungen nur willkürlich konstruierte, bloß mental reale Einheiten (Systemnominalismus). Ihnen darf deshalb keine Umwelt zugeschrieben werden. Ebenso wenig darf man deshalb, weil Populationen eine Dichte prädiert werden kann, annehmen, es gebe eine Populationsdichte, die einen Einfluss auf die einzelnen Organismen einer Population ausübt. Die Persistenz von Arten soll auf einem gänzlich dichteunabhängigen Prinzip beruhen: „Luck implies variability of environment that is independent of the density of the population“ (1984: 159). Deutlich erweist sich die Theorie aggregierter Systeme auch darin als konstitutiv für die Theorie von Andrewartha und Birch, dass sie dort, wo andere Autoren Wirkungen intraspezifischer Konkurrenz sehen, Wirkungen ungünstiger abiotischer Bedingungen annehmen. Vor allem suchen sie offenbar den Begriff der Knappheit von dem der Konkurrenz zu lösen (Theorie der relativen Knappheit); wo eine Korrelation zwischen der Ressourcenverfügbarkeit und der Wachstumsrate einer Population schwer zu leugnen ist, wird diese nicht konkurrenztheoretisch, sondern mit Hilfe der Theorie der effektiven Nahrung erklärt.

## **Allee et al.: Populationen als Organismen ähnliche Einheiten**

Allee et al. (1949), das sind Warder Clyde Allee, Alfred E. Emerson, Orlando und Thomas Park sowie Karl P. Schmidt, schreiben Populationen das Vermögen der Selbstregulation durch dichteabhängige Faktoren zu: „(D)ensity-independent factors appear to set the limits of possible abundance for a population in its physical habitat, besides inducing particular changes in density; while density-dependent factors, operating primarily through competition, appear to regulate population density through time, thereby achieving whatever condition of equilibrium or 'balance' actually obtains“ (ebd.: 391). Insofern stimmen sie mit Nicholson überein.<sup>207</sup> Außerdem sehen sie ebenso wie dieser Populationen nicht bloß als statistische, sondern als objektive biologische Einheiten an (ebd.: 389, 392f.). Im Folgenden möchte ich nur darauf eingehen, warum sie Populationen für Einheiten halten, die einzelnen Organismen ähnlich sind (ebd.: 264, 435). Es wird sich zeigen, dass sich ihre Auffassung deutlich von der Nicholsons unterscheidet.

### *Organismen–Ähnlichkeit von Populationen*

Nach Allee et al. sind Populationen fünf Eigenschaften mit einzelnen Organismen gemeinsam: „1. A definite structure and composition is constant for any moment of time, but fluctuates with age. 2. The population is ontogenetic. It exhibits (as does an organism) growth, differentiation and division of labor, maintenance, senescence, and death. 3. The population has a heredity. 4. The population is integrated by both genetic and ecological factors that operate as interdependent mechan-

---

<sup>207</sup> Sie widersprechen aber Nicholsons Ansicht, diese 'balance' beruhe (allein) auf Konkurrenz (vgl. S. 156).

isms. 5. Like the organism, the population is a unit that meets the impact of its environment“ (1949: 264).

In Populationen wahrhaft sozialer Insekten seien diese Merkmale, die im Prinzip allen Populationen eigen seien, am klarsten ausgebildet (siehe unten). Wenngleich andere Populationen offensichtlich nicht so beschaffen sind wie diese, sind für Allee et al. die wahrhaft sozialen Insekten dennoch kein grundsätzlich andersartiges Objekt; vielmehr handelt es sich nur um eine Population, die sich in einer besonderen Phase derjenigen Entwicklung befindet, welcher Populationen im Allgemeinen unterliegen: „In conclusion, the complex group functions and integrations of the social insects afford extreme examples of intraspecies coordination and cooperation. The concept of biological unity of populations is securely attested and establishes the population systems as a fundamental biological unit comparable in theoretical importance to other basic units such as the cell or the individual organism“ (1949: 435; vgl. ebd.: 264). „Because primitive organismic or supraorganismic integration does not exhibit the specialization and cooperative interdependence of the most highly integrated systems, basic coordination may not be recognized“ (ebd.: 728).

### *Entwicklungsstufen von Populationen*

Nach Allee et al. weisen Populationen der frühesten Entwicklungsstufe, der *proto-kooperativen Phase*, zwar nur in geringem Maße, wenn überhaupt, eine erkennbare soziale Organisation auf, immer aber besteht zwischen den Organismen von Populationen bereits zumindest eine Proto-Kooperation, worunter die Autoren alle Formen der physiologischen Erleichterung (*physiological facilitation*) des Vorkommens eines Organismus durch andere Organismen verstehen (1949: 395, 411 f.). Experimente und natürliche Belege zeigen: „natural,

unconscious mutualism is one of the basic principles of biology“ (ebd.: 418).

Dafür nennen sie unter anderem folgende Beispiele (ebd.: 418 f.): (a) In den Populationen aller Tierarten steigt mit der Anzahl aggregierter Organismen bis zu einem bestimmten Punkt die Überlebenswahrscheinlichkeit (*added safety in numbers*). „There is danger also in overcrowding, but it is the ill effects from undercrowding that give the most generalized evidence for natural cooperation or at least for proto-cooperation among living organisms“ (ebd.; vgl. ebd.: 396-408). (b) Viele Pflanzen- und Tierarten können sich an Standorten, deren Bedingungen eigentlich zu ungünstig für sie sind, etablieren, wenn eine größere Anzahl ihrer Organismen invadiert, weil diese die Standortbedingungen zu ihrem Vorteil verändern können. (c) Dass koloniebildende Protozoen aus solitären entstanden sind, ist nur durch die Annahme erklärbar, dass Zellen, die sich nach der Teilung nicht räumlich abgetrennt haben, eine höhere Überlebenswahrscheinlichkeit hatten. (d) Zudem kann selbst Konkurrenz positive Effekte für den einzelnen Organismus haben (*cooperative competition*) (ebd.: 395). Beispielsweise nehme die Überlebensdauer mancher Spermatozoenarten zu, wenn diese aggregiert sind, weil sie sich aufgrund von Raumkonkurrenz weniger bewegen und somit einen verminderten Stoffwechsel haben. „Competition here has distinctly beneficial results for all the competitors; it is cooperative, as contrasted with being disoperative. This is an important consideration for general ecology, the more so since all the individuals in the sperm mass benefit from the competition“ (ebd.).

Auf der niedrigsten Entwicklungsstufe seien Populationen nur *Aggregate*, welche keine soziale Struktur zeigten. Die am wenigsten soziale Form auf dieser Stufe seien Aggregationen, die sich durch zufällige Aggregation der Organismen ergäben (Akkumulation). Eine sozialere Form liege vor, wenn die

Organismen sich durch Eigenbewegungen aggregierten, die eine Reaktion auf abiotische Umweltfaktoren darstellen (Kongregation). Eine schon im engeren Sinne soziale Form von Aggregation resultiere aus Eigenbewegungen, mit denen die Organismen positiv auf das Vorkommen anderer Organismen reagierten. (1949: 394)

Die Existenz solcher Aggregate ist für Allee et al. die notwendige Bedingung für die Ausbildung der nächsten Entwicklungsstufe, in der Tiere *organisierte Gruppen* bilden. Gruppenorganisation erwachse häufig aus einer Serie paarweiser Konflikte, auch heftiger Kämpfe, zwischen den Gruppenmitgliedern. Die Organisation von Tiergruppen sei durch drei generelle Prinzipien beschreibbar, die in Verbindung miteinander stehen könnten: Territorialität, soziale Hierarchie (Dominanz und Subordination) sowie Führung (Führerschaft und Gefolgschaft) (ebd.: 411 f.). Durch Organisation, die auf Konkurrenz oder auch Kooperation beruhe, werde die Überlebensfähigkeit von Populationen erhöht: „(U)nit-to-unit cooperation – or competition, if not too severe – may lead to group organization that increases the effectiveness of the larger unit in its competitions and cooperations“ (ebd.: 418). Die höchste Form der Organisation von Populationen liege vor, wenn die Tiere *soziale Organisationen* bildeten, wie es bei den staatenbildenden Insekten der Fall sei. Als Charakteristikum strikt sozialer Organisation sehen Allee et al. *Arbeitsteilung* an, die genetisch fixiert ist (ebd.: 419 f.). „The ultimate in population attributes is attained in the truly social insects. Termites, for example, have a division of labor fixed by heredity and by coactions with other members of the colony in which certain castes are differentiated functionally and structurally for the survival of the colony as a whole“ (ebd.: 264). Arbeitsteilung führe zu und basiere zugleich auf Integration: „Division of labor and integration advance as reciprocal manifestations in both the ontogeny and phylogeny of the social population, paralleling similar manifestations in

the organism. This parallelism between the organism and the society is included in the concept of the supra-organism“ (ebd.: 420). Die Entstehung solcher arbeitsteilig organisierter Einheiten lasse sich nur durch Gruppenselektion erklären: „The existence of complex internal adaptation between parts of an organism or population, with division of labor and integration within the whole system, is explicable only through the action of selection upon whole units from the lowest to the highest“ (ebd.: 684).

So führt nach Allee et al. die auf natürlicher (Gruppen-) Selektion beruhende Integration von Populationen dazu, dass sie individuellen Organismen immer ähnlicher werden: „The more integrated the population, the more it takes on supra-organismic aspects, and the greater is the tendency for inherited and adaptive density control (Strandskov and Ondina 1947)“ (ebd.).

Bezüglich interspezifischer Gesellschaften vertreten Allee et al. eine grundsätzlich entsprechende Theorie; sie stellen aber auch eine wesentliche Differenz heraus: „Because genetic continuity is often broken and is replaced by environmental continuity, the community is fundamentally different from intraspecies populations or individual organisms, but it also partakes of certain aspects of organismic integration, division of labor, and structure, and maintains ecological homeostasis“ (1949: 728). Entsprechend grenzen sie sich von Nicholson ab, der Konkurrenz als das Prinzip intra- und interspezifischer Regulation ansieht: „Nicholson (1933) recognized the existence of balance, but regards it as produced and maintained by competition, not by natural selection. It is true that balance may be the result of opposing competitive or offense-defense pressures without reciprocal adaptation (Tinbergen, 1946). However, the foregoing discussion seems to show that an evolutionary development of balance between populations of different species has occurred

in some cases at least. To some degree it is similar to the dynamic equilibrium characteristic of individual organisms and intraspecies populations... Equilibrium in inter-species systems often constitutes ecological homeostasis“ (Allee et al. 1949: 710).

### *Interpretation*

Die populationsökologische (und ebenso die synökologische) Theorie von Allee et al. ist der idealtypischen Theorie *organisierter Systeme* zuzuordnen. Denn die Autoren nehmen an, dass die Evolution von Populationen zu Systemen arbeitsteilig organisierter, wechselseitig voneinander abhängiger Organismen führt, die sich als Ganzheiten reproduzieren. In Populationen, die sich noch in einem früheren evolutionären Stadium befinden, sind ihrer Meinung nach schon Vorformen sozialer Organisation (Proto-Kooperation und später Kooperation) nachweisbar, welche der Ausgangspunkt für die Evolution organismenähnlicher Populationen sind.

## 5 Synökologie

„Do the populations at a site consist of all those that happened to arrive there, or of only a special subset – those with properties allowing their coexistence?“ (Roughgarden 1989: 203)

Die Synökologie ist die Lehre von den ökologischen Beziehungen zwischen Organismen verschiedener Art und von den Einheiten von Organismen, die sich aufgrund solcher Beziehungen ergeben. In der Theorie interspezifischer Gesellschaften (*community ecology*) wird versucht, die qualitative und quantitative Zusammensetzung, die Struktur<sup>208</sup> und die Veränderung in Raum und Zeit von Systemen zu beschreiben und zu erklären, die sich aus Einzelorganismen verschiedener Arten zusammensetzen. Ziel ist es dabei in der modernen Ökologie letztlich immer, allgemeine Regeln dafür anzugeben, nach denen sich interspezifische Gesellschaften aus einem Artenpool zusammensetzen. „The mission of community ecology ... is to detect the *patterns* of natural systems, to explain them by discerning the *causal* processes that underlie them, and to generalize these explanations as far as possible“ (Wiens 1984: 439).

In Kapitel 5.1 stelle ich die *Nischenbegriffe* von *Elton* und *Hutchinson* dar. Deutlich soll werden, dass diese zu unterschiedlichen, in vielerlei Hinsicht konträren Forschungsprogrammen gehören, denen unterschiedliche Systemauffassungen zugrunde liegen. In Kapitel 5.2 behandle ich die gegnerischen Theorien von *Clements* und *Gleason*, die

---

<sup>208</sup> Mit *Zusammensetzung* meine, aus welchen Komponenten ein System besteht, mit *Struktur* die Art und Weise der Beziehung zwischen diesen Komponenten.



gewissermaßen 'historische Pole' sind, auf die sich ein großer Teil der später entwickelten Theorien beziehen lässt und auf die man sich in der Ökologie selbst bezieht. Ich werde argumentieren, dass die Theorien von Clements und Gleason zwar konträr sind hinsichtlich der Frage, ob diskrete Vegetationseinheiten existieren, nicht aber – wie zumeist behauptet wird – konträre Systemauffassungen. In den Kapiteln 5.3 bis 5.5 stelle ich der Reihe nach synökologische Theorien dar, die wesentliche Elemente der idealtypischen Theorie *organischer bzw. interaktionistischer bzw. aggregierter Systeme* enthalten. Schließlich beschreibe ich in Kapitel 5.6 eine sogenannte *neutralistische Theorie* und diskutiere, welchem Idealtyp sie am ehesten entspricht.

In den meisten Darstellungen der synökologischen Theorien gehe ich auch auf Evolutionstheorien ein, obwohl diese eigentlich das Thema der Evolutionsbiologie sind. Das ist erforderlich, weil die Ökologie sich spätestens seit den 1950er Jahren zu einer sogenannten evolutionären Ökologie entwickelt hat<sup>209</sup> und evolutionstheoretische Annahmen wesentlicher Bestandteil vieler der im Folgenden behandelten Theorien sind.

---

<sup>209</sup> „The evolutionary consequences of interactions among species are now a major area of inquiry, as are the consequences of evolutionary change for the structure of ecological communities“ (Futuyma & Slatkin 1983a: VII). Frühere Verbindungen von Ökologie und Evolutionstheorie heben Allee et al. 1949: 48 f. sowie McIntosh 1980 hervor.

## 5.1 Nische als Funktion und als Erfordernis

Der Begriff der ökologischen Nische wurde und wird in verschiedener Weise gebraucht. In der Interpretation von Nischenbegriffen besteht keine Einigkeit, anhand welcher Kriterien diese unterschieden werden sollen und welche Nischenbegriffe verschiedener Autoren sich im Wesentlichen entsprechen.<sup>210</sup> Ich möchte hier nur zwei Nischenbegriffe einander gegenüberstellen, den von Elton und den von Hutchinson.<sup>211</sup> Es wird sich zeigen, dass die Differenz zwischen diesen im Großen und Ganzen die Differenz zwischen Theorien von Abhängigkeits- und Zulassungssystemen widerspiegelt.<sup>212</sup>

### Elton: Nische als Funktion

Charles Sutherland Elton (1927) wird allgemein als derjenige angesehen, der das Konzept der *funktionalen Nische* entwickelt hat. Er definiert die Nische als Inbegriff der möglichen interspezifischen Beziehungen der Organismen einer Art mit den Organismen anderer Art, wobei er Nahrungsbeziehungen als die wichtigsten ansieht: „It is ... convenient to have some term to describe the status of an animal in its community, to indicate what it is *doing* and not merely what it looks like,

---

<sup>210</sup> Siehe hierzu Whittaker et al. 1973, J. Price 1980: Schoener 1989, Colwell 1992, Griesemer 1992, Leibold 1995, Chase & Leibold 2003, Odling-Smee et al. 2003, Trepl 2005.

<sup>211</sup> Zu dieser Gegenüberstellung vgl. Colwell 1992, Griesemer 1992, Schoener 1989, Trepl 2005: 117 ff.

<sup>212</sup> Gemeinsam ist den Nischenbegriffen von Elton und Hutchinson, dass sie, anders als der Nischenbegriff von Grinnell (1917), Begriffe einer ökologischen und nicht einer (erd)räumlichen oder geographischen Nische sind.

and the term used is 'niche'“ (1927: 63). An anderer Stelle definiert er: „The niche means the mode of life, and especially the mode of feeding of an animal. It is used in ecology in the sense that we speak of trades or professions or jobs in a human community. And it is these niches which give any animal community much of its special structure and appearance“ (1933 / 1953: 28).

Die Umwelt der Organismen einer Art besteht für Elton nicht primär aus abiotischen Umweltfaktoren, sondern aus Organismen anderer Arten: „But physical and chemical factors form only a part of the environment of an animal, and for many species their biotic relationships (enemies, parasites, and food) are an enormously more important agency in regulating their numbers“ (1930: 15; vgl. 1927: 189). Nahrungsbeziehungen sind das eigentlich konstitutive Prinzip ökologischer Gesellschaften, wenngleich die jeweiligen Standortbedingungen im Toleranzbereich derjenigen Organismen liegen müssen, die in diesen Beziehungen stehen. Die Existenzweise von Tieren ist damit als eine gesellschaftliche gedacht: „It is clear that animals are organised into a complex society, as complex and as fascinating to study as human society“ (1927: 55); „animals live lives which are socially in many ways ... and ... it is impossible to treat any one species as if it were an isolated unit, when we are studying its distribution and numbers“ (ebd.: 190). Diese gesellschaftliche Existenzweise ist der Gegenstand von Eltons Nischenbegriff, wohingegen die Beziehungen zu abiotischen Standortfaktoren nicht unter diesen Begriff fallen: „Animals have all manner of external factors acting upon them – chemical, physical, and biotic – and the 'niche' of an animal means its place in the biotic environment, *its relations to food and enemies*“ (ebd.: 63 f.).

Die biotische Umwelt der Organismenarten betrachtet Elton mit seinem Nischenbegriff nicht im Hinblick auf interspezifische Konkurrenz um abiotische oder biotische Ressourcen;

er hat, wie Cox (1979: 135) zeigt, die Idee der Nische nicht mit der Idee der Konkurrenz verbunden, obwohl er wusste, dass andere Ökologen dies getan hatten (vgl. McIntosh 1985: 92).<sup>213</sup> Vielmehr thematisiert Elton, dass und wie eine Organismenart selbst Ressource für andere Arten ist; Nahrungsketten (*food-chains*) (1927: 50) sind das für ökologische Gesellschaften konstitutive Prinzip: „The primary driving force of all animals is the necessity of finding the right kind of food and enough of it. Food is the burning question in animal society, and the whole structure and activities of the community are dependent upon questions of food-supply“ (ebd.: 56).

Eltons Nischenbegriff ist also – entsprechend der heutzutage üblichen Unterscheidung in Aut-, Populations- und Synökologie<sup>214</sup> – als *synökologisch* zu bezeichnen.<sup>215</sup> Genauer werden ökologische Gesellschaften durch seinen Nischenbegriff als Abhängigkeitssysteme in der Variante *einseitiger Ermöglichungssysteme* bestimmt. (Die Frage, ob Elton Nischen eher im Sinne dispositionaler oder aber ätiologischer Funktionen versteht und ob er ökologische Gesellschaften als einseitige

---

<sup>213</sup> In späteren Arbeiten hat Elton allerdings die Theorie akzeptiert, dass Konkurrenz eine wesentliche Ursache für die Organisation ökologischer Gesellschaften ist: „The difference in species / genus frequencies ... is attributed to existing or historical effects of competition between species of the same genus, resulting in a strong tendency for the species of any genus to be distributed as ecotypes in different habitats, or if not, to be unable to coexist permanently on the same area of the same habitat“ (Elton 1946: 66). Vgl. McIntosh 1985: 93, der auf Elton & Miller 1954 sowie Lack 1973 verweist.

<sup>214</sup> Vgl. Begon et al. 1986, Schwerdtfeger 1977, Jax 2002: 21 f., Trepl 2005: 26. Der genannten Dreiteilung folgen allerdings nicht alle Autoren (vgl. Trepl 2005: 21 f., McIntosh 1985: 146). Geschichtlich ist zunächst – von Schröter & Kirchner 1902 – nur zwischen der Ökologie einzelner Organismen (Autökologie) und der von Organismengesellschaften (Synökologie) unterschieden worden (Jax 2002: 21).

<sup>215</sup> Elton 1924 vertritt allerdings noch einen primär autökologischen Nischenbegriff (Cox 1979: 133).

Ermöglichungs-, kooperative oder organische Systeme ansieht, möchte ich hier unbeantwortet lassen.)

Elton ist überzeugt, dass in der Natur bestimmte Artenkombinationen existieren, die sich an Orten mit ähnlichen Standortbedingungen, also in ähnlichen Habitaten, wiederholen: „One of the first things with which an ecologist has to deal is the fact that each different kind of habitat contains a characteristic set of animals. We call these animal associations, or better, animal communities, for we shall see later on that they are not mere assemblages of species living together, but form closely-knit communities or societies comparable to our own“ (1927: 5; vgl. ebd.: 50-52). Demnach sind Systeme aus Tieren nicht bloße Aggregate, sondern mindestens interaktionistische Systeme, und die Welt ist in voneinander diskrete Systeme, Habitat-Gesellschaften, gegliedert: „Each habitat ... has living in it a characteristic community of animals“ (ebd.: 5). Elton vertritt also einen *Systemrealismus*.

Als den Grund dafür sieht Elton offenbar an, dass die Organismen jeder Art Bestandteile von (vernetzten) Nahrungsketten (*food-chains*) (ebd.: 50, 55-59) und so in ihrer Existenz eng an Organismen bestimmter anderer Arten gebunden sind. Er nimmt aber nicht an, dass die funktionalen Beziehungen an den Grenzen von Flächen mit homogenen Standortbedingungen enden müssen. „Elton was convinced by his observations that communities existed by virtue of their [the animals] being tied together by bonds of eating and being eaten, even though the communities might overlap sharp geographic boundaries“ (Cox 1979: 87; vgl. Southwood 1987: 4).

In Bezug auf die funktionale Struktur<sup>216</sup> ökologischer Gesellschaften und damit die funktionalen Rollen oder Nischen der Organismenarten vertritt Elton eine *generalisierende Posi-*

---

<sup>216</sup> Elton (1966) legt allerdings den Fokus auf die Prozesse, nicht auf die Struktur an sich (Cox 1979: 103, Endnote 36).

tion. Er nimmt nämlich an, dass die funktionale Struktur ökologischer Gesellschaften, auch wenn sie sich in ihrer Artenzusammensetzung grundsätzlich unterscheiden (weil sie in Gebieten mit unterschiedlicher Flora und Fauna oder in Gebieten mit unterschiedlichen Standortbedingungen vorkommen), ähnlich sein kann: „The importance of studying niches is partly that it enables us to see how very different animal communities may resemble each other in the essentials of organisation. ... There is often an extraordinarily close parallelism between niches in widely separated communities“ (1927: 64 f.). „At whatever animal community we look, we find that it is organised in a similar way“ (ebd.: 57).

Die funktionale Grundstruktur sei sogar bei allen Gesellschaften identisch: „It should be pretty clear by now that although the actual species of animals are different in different habitats, the ground plan of every animal community is much the same. In every community we should find herbivorous and carnivorous and scavenging animals“ (ebd.: 63). Elton begreift also ökologische Gesellschaften offenbar als funktionale Systeme mit festgelegten Rollen. Dafür spricht auch, dass er die Existenz leerer Nischen annimmt (Trepl 2005: 131).

Eine Nische ist demnach keine qualitativ individuelle Funktion und Eigenschaft einer Art, sondern eine allgemeine strukturelle Eigenschaft eines Systemtyps, die durch jeweils mehrere Arten realisiert werden kann: „(T)he same niche is often occupied by widely differing forms of animal“ (1933: 28). Beispielsweise habe er festgestellt: „The lemmings are a group of rodents ... which live in arctic and sub-arctic countries, where they occupy the ecological niche of the mice and rabbits of lower latitudes“ (1924: 125 zitiert nach Cox 1979: 133). Insofern vertritt Elton einen *Äquivalenzfunktionalismus*.<sup>217</sup> Dieser impliziert allerdings nicht unbe-

---

<sup>217</sup> Vgl. May & Seger 1986: 256, Sterelny & Griffiths 1999: 254 f., 259, Trepl 2005: 131, Fußnote 106.

dingt, dass in verschiedenen Habitattypen dieselbe Funktion tatsächlich von Organismen verschiedener Art erfüllt werden kann; denn es kann sein, dass die jeweiligen abiotischen Standortfaktoren der Habitattypen nur jeweils einer der funktional äquivalenten Arten die Existenz erlauben.

## **Hutchinson: Nische als Erfordernis**

George Evelyn Hutchinson (1957) hat den Begriff der ökologischen Nische definiert als den Begriff eines abstrakten Raumes in einem multidimensionalen Koordinatensystem. Dessen Achsen repräsentieren die Umweltfaktoren (Konditionalfaktoren, abiotische und biotische Ressourcen) in ihrer quantitativen Ausprägung (Gradient). Als *Fundamentalnische* (*fundamental niche*) einer Art oder Population bezeichnet er denjenigen Nischenraum, der die Umweltbedingungen repräsentiert, unter denen eine bestimmte Art dauerhaft existieren kann: „(A)n  $n$ -dimensional hypervolume is defined, every point in which corresponds to a state of the environment which would permit the species  $S_1$  to exist indefinitely“ (ebd.: 416). Unberücksichtigt bleiben bei der Bildung dieses Nischenraums solche biotischen Beziehungen, welche die Fitness der betrachteten Art reduzieren. Wird deren Einfluss berücksichtigt, ergibt sich die so genannte *Realnische* (*realized niche*) (ebd.: 417 f.).

Für Realnischen gilt, so reformuliert Hutchinson das Konkurrenzausschlussprinzip: „realised [sic] niches do not intersect“ (1957: 418; vgl. 1965: 32 f.). Als Ursache für die Einschränkung von Fundamentalnischen auf Realnischen sieht er interspezifische Konkurrenz an: „(T)he boundaries of realized niches are set by competition“ (1959: 146; vgl. 1965: 32<sup>218</sup>).

---

<sup>218</sup> Vgl. auch Vandermeer 1972: 109, Pianka 1980: 107 f., Pulliam 2000: 350.

Von den Einschränkungen der Existenzmöglichkeiten einer Art werden also im Begriff der Fundamentalnische nur diejenigen berücksichtigt, welche sich aus den Interaktionen der Art mit ihrer physikalischen Umwelt ergeben; im Begriff der Realnische werden dagegen alle Einschränkungen berücksichtigt (J. Price 1980: 498).

Eine Nische repräsentiert nach Hutchinsons Definition also die *Erfordernisse bzw. Ansprüche*<sup>219</sup> eines Organismus an seine Umwelt, das heißt die reproduktionsermöglichende Kombination von Ressourcen und Konditionalfaktoren in der Umwelt eines Organismus bzw. einer Population (Erfordernis-Nische bzw. Anspruchsnische / *requirement niche*).<sup>220</sup> Diese Erfordernisse bzw. Ansprüche werden einmal ohne und einmal mit Konkurrenz bestimmt. Die Nische jeder Art wird von Hutchinson als qualitativ individuell angesehen; das heißt keine Art besitzt eine Fundamentalnische, die identisch ist mit der einer anderen Art. Er vertritt demnach, anders als Elton, eine individualistische Position. Diese entspricht seiner Auffassung, dass Nischen, anders als nach Eltons Meinung, nicht unabhängig von Arten existieren: „According to Hutchinson, species, not environments, have niches“ (Pulliam 2000: 351).

Hutchinsons Nischenbegriff kann man als primär *autökologisch* bezeichnen. Denn in der Autökologie wird untersucht, welche Umweltfaktoren und wie sie auf *einzelne* Organismen wirken, und außerdem, wie die Organismen auf die Umweltfaktoren reagieren und sie verändern (Trepl 2005: 30). Das gilt insbesondere für den Begriff der Fundamentalnische, aber auch für den der Realnische, da auch dieser die möglichen *Reaktionen* der einzelnen (Arten von) Organismen

---

<sup>219</sup> Die erste Charakterisierung bezieht sich auf die, vom Beobachter vermutete, Innenperspektive des Organismus auf seine Umwelt, die zweite auf die Außenbetrachtung eines Systems, das aus einem Organismus und seiner Umwelt besteht (Trepl 2005: 131, 157).

<sup>220</sup> Vgl. Griesemer 1992, Leibold 1995, Schoener 1989, Pulliam 2000: 350 f.



auf Umweltbedingungen bestimmt, nicht aber ihre möglichen dispositionalen oder ätiologischen Funktionen in einer ökologischen Gesellschaft.

Die Generalisierung von Nischen im Sinne von Hutchinson entspricht der Bildung funktionaler Gruppen<sup>221</sup> im Sinne von Reaktionsgruppen (*response groups*), wie sie Catovsky definiert: „(F)unctional response groups would include species that respond in the same way to specific environmental perturbations“ (1998: 126). Nach Elton entsprechen Nischen dagegen eher funktionalen Gruppen im Sinne von *Wirkungsgruppen* (*effect groups*): „(F)unctional effect groups would refer to species that have similar effects on ecosystem-level processes“ (ebd.). (Eltons Nischenbegriff ist aber nicht identisch mit dem Begriff einer *impact niche* im Sinne von Leibold 1995: 1380; siehe hierzu Trepl 2005: 131 f.)

## 5.2 Zwei historische Pole

In den Anfängen der Vegetationsökologie sind von *Frederic Edward Clements* und von *Henry Allan Gleason* gegnerische Theorien über Pflanzenassoziationen vertreten worden. Diese sollen im Folgenden vorgestellt werden. Zur damaligen Zeit wurde eine Position, die weitgehend der von Clements' entsprach, insbesondere durch John F. V. Phillips (1934, 1935, 1935a) vertreten. Eine Position, die grundsätzlich der von Gleason entsprach, zum Beispiel von F. Lenoble (1927, 1928, 1928a),<sup>222</sup> eine, die ihr in wichtigen Aspekten, aber

---

<sup>221</sup> Zur Theorie funktionaler Gruppen siehe Smith et al. (Hrsg.) 1997, Duckworth et al. 2000.

<sup>222</sup> Zur Theorie von Lenoble siehe Whittaker 1962: 80-82, 1967: 210.

nicht vollständig entsprach, von L. G. Ramenskij (1910, 1924, 1925, 1926, 1930) eingenommen.<sup>223</sup>

Die Theorien von Clements und Gleason haben wohl aus zwei Gründen so große ökologiegeschichtliche Bedeutung bekommen. Einerseits sind sie durch nordamerikanische Autoren von Geschichten der Ökologie wie Worster (1977, 1992), McIntosh (1980, 1985) und Hagen (1989, 1992) im Nachhinein zu historischen Ausgangspunkten heutiger konträrer Positionen erklärt worden – ohne die (kontinental-) europäische Ökologie angemessen zu berücksichtigen, die zur Zeit von Clements und Gleason ungleich bedeutender war. Andererseits ist für die heutige Ökologie tatsächlich die Kontroverse zwischen diesen beiden der historische Ausgangspunkt, denn etwa seit den 1960er Jahren nimmt die Theoriebildung in der Ökologie so gut wie ausschließlich auf die (anglo-) amerikanische Tradition Bezug.

Bei systematischer Betrachtung wird sich zeigen, dass die Theorien von Clements und Gleason zwar konträr sind hinsichtlich der Frage, ob diskrete Vegetationseinheiten existieren (Systemrealismus versus Systemnominalismus), nicht aber konträre Systemauffassungen sind: Gleasons Theorie, die er selbst individualistisch nennt, ist zwar der idealtypischen Theorie aggregierter Systeme zuzuordnen, Clements' Theorie aber nicht der idealtypischen Theorie organischer Systeme, sondern der interaktionistischer Systeme, obwohl er selbst Pflanzengesellschaften als Superorganismen bezeichnet und seine Theorie üblicherweise organismisch genannt wird, ja als paradigmatisch für Theorien organismischer Systeme im Bereich der Synökologie gilt.<sup>224</sup>

---

<sup>223</sup> Zur Theorie von Ramenskij / Ramensky siehe S. 282.

<sup>224</sup> Siehe z. B. Anderson 1986: 272, Barbour et al. 1999: 23, Jax 2002: 9, 62-79, 2006: 244, Kingsland 1995: 18, McIntosh 1985: 76-83, 264 f., Roe & Frederick 1981: 244, Trepl 1987, Kapitel VII.

## Clements: Deterministische Entwicklung von Raumganzen

Ich stelle zuerst Clements' Theorie der Sukzession von Pflanzengesellschaften dar. Dabei beschränke ich mich auf seine Theorie primärer Sukzession.<sup>225</sup> Die Darstellung gliedere ich entsprechend Clements' Einteilung von Sukzessionen in drei Punkte: Initialstadium, sukzessive Stadien und Klimaxstadium (diachrone Perspektive). Danach beschreibe ich, wie Clements die Struktur von Klimaxgesellschaften bestimmt (synchrone Perspektive). Schließlich diskutiere ich, welcher Systemauffassung seine Theorie zuzuordnen ist.

Die Sukzessionstheorie von Clements stelle ich vor allem dar mit Bezug auf sein Buch *Plant succession* (1916), in dem er seine Theorie erstmals ausgearbeitet darlegt.<sup>226</sup> Um Clements' Auffassung über die Struktur von Klimaxgesellschaften zu beschreiben, ziehe ich verstärkt auch spätere Texte heran (Clements et al. 1929, Clements 1936, Clements & Shelford 1939). Zu beachten ist, dass in diesen Texten Pflanzen-Tier-Formationen (Biome<sup>227</sup>) an die Stelle von Pflanzen-Formationen treten, wobei aber die Vegetation weiterhin als grundlegend für die Struktur und Sukzession ökologischer Gesellschaften angesehen wird (siehe z. B. Clements & Shelford 1939/1949: 56). „Though Clements did come to appreciate the importance of animal populations in succession, largely through his collaboration with Victor

---

<sup>225</sup> Nach McIntosh (1985: 80 f.) haben viele spätere Kritiker von Clements nicht beachtet, dass dieser sekundäre Sukzessionen anders konzipiert. Eine wichtige Differenz benenne ich auf S. 173.

<sup>226</sup> *Plant succession and indicators* (1928) enthält eine inhaltlich identische Wiederauflage der Kapitel I. bis IX. dieses Buches, die auch in den Seitenzahlen größtenteils übereinstimmt.

<sup>227</sup> „The biome or plant-animal formation is the basic community unit; that is, two separate communities, plant and animal, do not exist in the same area“ (Clements & Shelford 1939/1949: 20; vgl. ebd.: 6, Shelford 1931, Clements 1936: 262, 270 f.).

Shelford, ... he continued to think of the community as structured mainly by its plant formations“ (Kingsland 1991: 5).

### *Das Initialstadium*

Primäre Sukzessionen beginnen in noch unbesiedelten Gebieten (*bare areas*). Da die Standortbedingungen mehr oder weniger extrem sind, können sich nur einige wenige, spezialisierte Pionierarten etablieren (*ecize*<sup>228</sup>), die das Initialstadium<sup>229</sup> (*initial stage*) der Sukzession bilden (Clements 1916: 35 f., 76, 79, 103 f.). Welche Pionierarten sich etablieren können, ist allein davon abhängig, welche Bedingungen von den physiographischen, edaphischen und klimatischen Ursachen geschaffen wurden (*action*<sup>230</sup>): Es etablieren sich diejenigen Arten, die an die *vorgegebenen*, ursprünglichen Bedingungen *angepasst* sind (*response*). Konkurrenz<sup>231</sup> hat keinen Einfluss auf die Artenzusammensetzung, da die Pionierpflanzen räumlich isoliert wachsen (ebd.: 72).

Initialstadien haben zugleich lokalen und überregionalen Charakter: Ihr lokaler, besonderer Charakter beruht darauf, dass die Auswahl der Pionierarten von den ursprünglichen

---

<sup>228</sup> „Ecesis is the adjustment of the plant to a new home ... It consists of three essential processes, germination, growth, and reproduction. ... Ecesis comprises all the processes exhibited by an invading germule from the time it enters a new area until it is thoroughly established there“ (1916: 68).

<sup>229</sup> Zuweilen spricht Clements auch von mehreren Initialstadien und bezeichnet das erste Initialstadium als Pionierstadium (1916: 80, 103-105).

<sup>230</sup> Clements & Shelford (1939 / 1949: 103, Herv. T. K.) unterscheiden drei Formen von Interaktionen, „*action* of the habitat upon the organisms, the *reaction* of these upon the physical factors [oder auch auf das Habitat (ebd.: 68; Clements 1916: 79)], and the *coaction* of the organisms upon each other. (...) it involves not only the idea of acting together, but also that of urging or compelling.“

<sup>231</sup> Konkurrenz definiert Clements so: „Competition occurs whenever two or more plants make demands in excess of the supply“ (1916: 72; vgl. Clements et al. 1929: 317, Clements & Shelford 1949: 159).

lokalen Standortbedingungen abhängig ist. Ihr überregionaler, universeller Charakter beruht darauf, dass Pionierarten überregional verbreitet sind und überregional ähnliche standörtliche Besonderheiten unbesiedelter Wuchsorte vorliegen: „The plants which can ecize in such extremes are necessarily restricted in number and specialized in character, but they are of the widest distribution, since the habitats which produced them are universal“ (1928: 71). „Hence the initial stages of water, rock, dune, or saline seres may be nearly or quite identical in widely separated regions“ (ebd.: 104).

### *Die Sukzessionsstadien*

Die weitere Vegetationsentwicklung, in der die *Sukzessionsstadien* (*successive stages*) durchlaufen werden, wird dadurch vorangetrieben, dass die bereits etablierten Pflanzen auf ihr Habitat einwirken (*reaction*) und so die Standortbedingungen in diesem verändern (1905: 199 / § 247, 1928: 5, 58, 63, 79-97, 104). Diese Veränderungen führen, insbesondere durch Humusbildung, von den extremen Anfangsbedingungen sukzessive zu Standortbedingungen, die im Rahmen des regionalen Klimas mittlere sind (*climatic mean*) (1916: 35, 104). Die Folge ist, dass dann auch die anspruchsvolleren Arten der regionalen Flora geeignete Bedingungen für die Etablierung vorfinden (1928: 98 f.). Es kommt zur Sukzession, weil die bisher etablierten Arten – durch ihre eigenen *reactions* – entweder, für sich selbst betrachtet, keine geeigneten Standortbedingungen mehr vorfinden oder infolge biotischer Interaktionen (*coaction*) von konkurrenzstärkeren Arten verdrängt werden. Letzteres geschieht insbesondere durch Ressourcenkonkurrenz, die eine Folge der dichteren Besiedelung von Habitaten mit gemäßigten Standortbedingungen ist (1916: 80, 99, 102), die die zuvor etablierten Arten geschaffen haben.

Dieser durch eine innere Ursache veranlasste Vorgang liegt der gesamten Sukzession zugrunde: „The general procedure is essentially the same for each successive stage“ (ebd.: 80). Durch die *reactions* wird das Habitat einer Pflanzengesellschaft<sup>232</sup> im Verlauf ihrer Sukzession von einem vorgegebenen, unvermittelten Gegenüber zu etwas von ihr selbst Gestaltetem, Vermitteltem.<sup>233</sup>

Die biogene Sukzession vollzieht sich nicht als kontinuierlicher Wandel der Vegetation, sondern als Abfolge *diskreter Sukzessionsstadien*. Denn unter den jeweils erreichten Bedingungen wird immer eine Art oder eine kleine Gruppe von Arten dominant, und diese Dominanz besteht jeweils für einen längeren Zeitraum bzw. für einen größeren Bereich von Standortbedingungen (1916: 100<sup>234</sup>).

Zwar finden mit fortschreitender Sukzession in der Entwicklung hin zu mittleren Standortbedingungen immer mehr Arten geeignete Standortbedingungen vor; aufgrund interspezifischer Konkurrenz können aber nicht alle diese Arten höhere Abundanz erreichen: „(C)ompetition (...) is the controlling function in successional development“ (Clements et al. 1929: 327; vgl. Clements 1916: 72-75, 102, 1928: 278).

Konkurrenz führt in der Regel zu Dominanz: „The regular outcome of competition between the individuals of one species, or between two or more species is dominance. The successful competitors come to control the habitat more or less completely through their reactions and in consequence

---

<sup>232</sup> Unter einer *plant community* versteht Clements die Gesamtheit der Entwicklungsstadien von Vegetation an einem Ort, vom Pionierstadium bis zur Klimaxformation (1916: 111).

<sup>233</sup> Vgl. Thienemanns Begriff des Lebensraums (siehe S. 210).

<sup>234</sup> Die Hauptentwicklungsstufen, die zugleich besonders deutlich abgegrenzt sind, beruhen darauf, dass Arten einer anderen Lebensform dominant werden, etwa Gehölze statt Gräsern: „Since dominance and reaction are consequences of the life-form, it follows that the main stages in development are marked by different life-forms“ (1916: 100).

are termed dominants“ (Clements et al. 1929: 319; vgl. Clements 1936: 270).

Die Abfolge von Sukzessionsstadien ist nach Clements eindeutig *determiniert*, und zwar durch eine innere Ursache, durch *reactions*: „Biotic reactions (...) induce and control the successive waves of invasion<sup>235</sup> which mark the various stages“ (1916: 58). „Reaction is thus the keynote to all succession, for it furnishes the explanation of the orderly progression by stages“ (ebd.: 80). *Migration*, die man als äußere Ursache bezeichnen kann, ist zwar eine notwendige Voraussetzung für Sukzession; sie hat aber nach Clements keinen Einfluss auf die Zusammensetzung einer seriellen Gesellschaft (ebd.: 68, 103). Nach seiner Theorie setzt nämlich die Realisierung der Fähigkeit einer Art, dominant zu werden oder sich überhaupt anzusiedeln, geeignete Standortbedingungen voraus. Da diese nach Clements biogen sind, ist das Durchlaufen bestimmter Sukzessionsstadien erforderlich, in denen weniger anspruchsvolle Arten dominant waren; denn anspruchsvollere Arten können eben erst nach ihnen auftreten: „In primary succession, especially, species can become characteristic only after the reactions have reached a certain point“ (ebd.: 103). Die vorhergehenden Sukzessionsstadien sind nicht nur faktische, sondern auch obligate Vorläufer. Diesen Sachverhalt hat Horn (1980: 171-173) als *obligatorische Sukzession* bezeichnet.

Sekundäre Sukzessionen sind dagegen nach Clements im Wesentlichen das, was Horn (ebd.) eine Konkurrenz-Hierarchie nennt, denn Clements sagt, die Abfolge der dominanten Arten sei in sekundären Sukzessionen auch von der Migration abhängig (1916: 76, 100, 103).

Primäre Sukzession ist für Clements also ein durch innere Ursachen bewirkter, determinierter Prozess einer Entwick-

---

<sup>235</sup> Invasion umfasst nach Clements drei Prozesse: „migration, competition, and ecesis“ (1916: 5).

lungseinheit (*sere*) (1916: 4), in dem eine bestimmte Abfolge diskreter Vegetationsstadien (*seral units*) durchlaufen wird. Diese Determination führe dazu, dass an verschiedenen geographischen Orten – sofern diese Habitate darstellen, die in bestimmten Standortbedingungen übereinstimmen – dieselben Sukzessionsstadien auftreten: „The bond of association is so strict, its dependence upon habitat and upon aggregation so exact that the same seral stage may recur around the globe in hundreds of thousands of examples, and with the same dominants and subdominants“ (Clements et al. 1929: 315; vgl. Clements 1916: 4).

### *Das Klimaxstadium*

Die Sukzession führt an jedem Wuchsort, früher oder später, zu einem stabilen Endzustand, der *Klimax* (1916: 105 f.). Die Klimax oder Klimaxformation ist dann erreicht, wenn – als Konsequenz der bisherigen biogenen Standortveränderungen – diejenigen Arten am konkurrenzstärksten werden, die durch ihre Einwirkung auf den Standort dauerhaft solche Bedingungen zu erhalten vermögen, unter denen sie *selbst* die konkurrenzstärksten bleiben: „Ultimately ... a time comes when the reactions are more favorable to occupants than to invaders, and the existing community becomes more or less permanent, constituting a climax or subclimax“ (1916: 80; vgl. ebd.: 98, Clements & Shelford 1949: 239). Die innere Entwicklungsursache einer Pflanzengesellschaft ist demnach auch die innere Ursache ihrer Stabilisierung (1916: 98).

Welche Arten der Flora die Klimaxformation bilden, wird nach Clements *ausschließlich* durch das Klima kontrolliert (*climatic control*) (1928: 34). Das Klima legt die höchstmögliche Lebensform<sup>236</sup> fest und welche Arten<sup>237</sup> dieser

---

<sup>236</sup> „The life-form, in short, comprises all of the structures which mark the species as an ecological agent. ... In essence, the life-form is the



Lebensform die konkurrenzstärksten der Flora sind. Das bedeutet: Es gibt in jeder Klimaregion genau eine Klimaxformation, auf die hin alle Pflanzengesellschaften dieser Klimaregion durch ihre Sukzession konvergieren, wie unterschiedlich sie anfänglich auch gewesen sein mögen; „there is but one kind of climax, namely, that controlled by climate“ (1936: 261), „*the climatic climax*“ (1916: 5, Herv. T. K.). Deshalb wird Clements' Theorie als Monoklimaxtheorie bezeichnet.

Grundlage dieser Theorie sind zwei Annahmen: (1) Im Laufe der Sukzession werden die ursprünglichen, lokal differierenden Standortbedingungen, die vor allem durch – wie Clements es etwas unglücklich nennt – topographische Ursachen<sup>238</sup> bestimmt sind (1916: 36 ff.), immer stärker von biogenen Bedingungen (ebd.: 58 ff.) überlagert; dadurch werden die Standortbedingungen und damit die Vegetation immer unabhängiger von den topographischen Ursachen. (2) Im Gegenzug werden die lokalen Standortbedingungen und damit die Vegetation immer enger an die klimatischen Ursachen, die regional recht einheitlich sind, gebunden (ebd.: 36, 55 ff.); damit werden die Standortbedingungen innerhalb einer Klimaregion vereinheitlicht.<sup>239</sup> „It is obvious that all the

---

superposition of water and light adaptations upon the vegetation form“ (Clements 1916: 101). Beispiele für solche Lebensformen sind Gras, Strauch und Baum.

<sup>237</sup> Klimaxformationen weisen zumeist mehrere dominante Arten auf, die aber immer derselben Lebensform zugehören (1916: 105, 107, 1936: 271, 274).

<sup>238</sup> Unter topographischen Ursachen bzw. Prozessen (*topographic causes / processes*) versteht Clements alle Kräfte, die Geländeoberflächen formen: Erosion, Ablagerung, Überschwemmung, Entwässerung, Hebung und Senkung (1916: 36 f.).

<sup>239</sup> Vertreter von *Polyklimax*-Theorien wie Nichols (1917, 1923) und Tansley (1935: 292-295) nehmen dagegen an, innerhalb einer Klimaregion könnten aufgrund edaphischer oder biotischer Ursachen verschiedene Klimaxgesellschaften existieren (vgl. Whittaker 1953, White 1979, Wolf 1996). E. P. Odum vertritt eine Position, die

series of a climax formation converge to the final community. No matter how widely different they may be in the pioneer stages, their development is marked by a steady approach to the highest type of phyad possible in the climatic habitat“ (1916: 165; vgl. ebd.: 108).

Diese Vereinheitlichung führe allerdings nicht dazu, dass Klimaxformationen in sich völlig homogen sind: Sie gliederten sich vielmehr in Assoziationen etc. (ebd.: 127 ff.) und unterlägen einer inneren Dynamik: „The outcome of these [dynamic processes] is a vast mosaic of great complexity“ (Clements & Shelford 1939/1949: 248; vgl. Clements 1916: 128, 1936: 270). Unter den *Assoziationen* einer Formation versteht Clements dabei solche Vegetationsbestände, welche dieselbe dominante Lebensform, Physiognomie und eine grundsätzlich ähnliche Entwicklung aufweisen sowie mindestens eine dominante Art gemeinsam haben, sich aber floristisch und in gewissem Grade auch in ihrem Habitat unterscheiden (1916: 128). Dabei verhalten sich nach Clements Assoziationen zu Formationen wie Teile zum Ganzen, nicht wie Elemente zur Klasse; Formationen sind also reale, empirische Gegenstände: „(T)he formation (...) consists of associations, but these are actual parts of the area with distinct spatial relations. The climax formation is not an abstraction, bearing the same relation to its component associations that a genus does to its species. It is not a pigeon-hole in which are filed physiognomic associations gathered from all quarters of the earth. Hence it differs radically from the formation of Warming [1909]“ (1916: 127). Die Assoziationen einer Formation stehen nach Clements – aufgrund der oben genannten Gemeinsamkeiten – in einer organischen Beziehung (*organic relation / connection*) zueinander bzw. in einer solchen Beziehung zur Formation (ebd.: 128 f.<sup>240</sup>).

---

zwischen Mono- und Polyklimaxtheorie vermittelt (siehe S. 223, Fußnote 296).

<sup>240</sup> Diese Stelle zitiere ich wörtlich auf S. 176.

Die Existenz einer stabilen, dauerhaften Klimaxformation hat in Clements' Theorie zwei Voraussetzungen. Die eine Voraussetzung ist folgende: Das regionale Klima ist von sich aus normalerweise relativ konstant; und es wird zudem, anders als die übrigen Standortfaktoren, nicht durch die Vegetation beeinflusst, also nicht permanent durch eine andere Ursache verändert: „Like all zones, climatic ones are due to a gradual change in the amount of one or more controlling factors. They differ from edaphic zones in the fact that the plant reactions affect the general climate but little. They are in consequence relatively permanent, and disclose their successional relationship only as a result of pronounced climatic changes“<sup>241</sup> (1916: 113 f.; vgl. ebd.: 108).

Die andere Voraussetzung für eine stabile Klimaxformation ist die Fähigkeit der Vegetation, sich im Rahmen der gegebenen Klimabedingungen durch ihre *reactions* als inneres Prinzip der Veränderung selbst ein Habitat mit stabilen Standortbedingungen zu schaffen: „In this development, habitat and population act and react upon each other, alternating as cause and effect until a state of equil[i]brium is reached“<sup>242</sup> (ebd.: 6; vgl. ebd.: 99). Realisiert werden muss die Klimax durch die Pflanzengesellschaft selbst: „The climax formation is thus a product of reaction operating within the limits of the climatic factors of the region concerned“ (ebd.: 125; vgl. ebd.: 106 f., 165).

---

<sup>241</sup> Die Klimaxformation ist so lange stabil, wie das regionale Klima sich nicht wandelt und solange die regionale Flora nicht durch Evolution oder Immigration neuer Arten verändert wird (Clements 1916: 99, 110).

<sup>242</sup> Dass Klimaxformationen stabil sind, bedeutet nach Clements nicht, dass sie statisch (im Sinne eines Fließgleichgewichtes) sind. Vielmehr ist die Klimax ein dynamischer Zustand (*dynamic nature of the climax*), der etwa zyklischen Wandel infolge jahreszeitlicher Veränderungen der Standortbedingungen einschließt (Clements et al. 1929: 327, Clements 1936: 270, Clements & Shelford 1949: 248 f.).

Clements sieht Sukzession also als einen Prozess an, der durch eine externe Kausalität (das Klima) bestimmt und durch eine interne Kausalität (*reactions*) verursacht wird. Sie hat nicht nur den Charakter einer Selbstproduktion, sondern auch den einer Selbstreproduktion, da immer derselbe Endzustand ausgebildet werde. Auf diesen Endzustand ist nach Clements der gesamte Entwicklungsprozess bezogen – nach seiner Formulierung genau genommen sogar durch zeitlich zurückwirkende Kausalität: „(T)he climatic climax (...) determines the population from beginning to end, the direction of development, the number and kind of stages, the reactions of the successive stages, etc.“ (1916: 5). Das primäre Kriterium für die Unterscheidung von Sukzessionsursachen ist für Clements entsprechend ein entwicklungslogisches: „All of the causative processes of succession may best be distinguished as initiating or initial, continuing or ecesic, and stabilizing or climatic“ (ebd.; vgl. ebd.: 35). Die inhaltliche Unterscheidung in topographische, klimatische, biotische etc. Ursachen sei dagegen eine sekundäre.

Für die *Taxonomie von Vegetation* habe dies die notwendige Konsequenz (1916: 113, 177), dass auf ähnlichen Eigenschaften beruhende Ansätze (floristischer, physiognomischer oder Habitat-Ansatz) durch einen *developmental view* ersetzt werden müssten, da nur dieser ein natürliches taxonomisches System ermögliche. „Zu einer Gesellschaft (einer konkreten wie auch einem Typ) gehört nun nicht, was einander hinreichend *ähneln*, sondern was *aufeinander folgt*. ... So ergibt sich ... ein neues Prinzip für die Ordnung der Gesellschaften. Es gehören all die Bestände resp. Typen zusammen, die auf diese dynamisch-genetische Weise miteinander verbunden sind“ (Treppl 1987: 144).

## *Die Struktur von Klimaxformationen*

Bisher habe ich hauptsächlich dargestellt, wie Clements Vegetation in diachroner Hinsicht auffasst. Wie bestimmt er die Struktur von Pflanzengesellschaften, insbesondere Klimaxformationen, in synchroner Hinsicht?

Für Clements ist die Struktur von Pflanzengesellschaften, wie oben schon angedeutet (siehe S. 171), wesentlich das Resultat *interspezifischer Konkurrenz* um Ressourcen. Diese Konkurrenz bestimmt, welche Arten in einer Gesellschaft vorkommen und in welcher Abundanz. „Competition is inseparably connected with all the reactions that have to do with the supply of energy or raw material in the habitat. As the name suggests, it is the cardinal function of the community, in which species and individuals seek together to obtain a proper supply of these essentials“ (Clements et al. 1929: 316; vgl. ebd.: 319). „The complex functions<sup>243</sup> of the community are chiefly or entirely dependent upon it“ (ebd.: 327). Wenn, wie im Pionierstadium von Sukzessionen, noch nicht konkurriert wird, handelt es sich noch nicht um eine Gesellschaft (*community*) im eigentlichen Sinne (ebd.).

Zwischen ungleichen Arten, insbesondere solchen verschiedener Lebensformen wie Baum, Strauch und Gras, treten jedoch *Dominanz-Hierarchien* an die Stelle von Konkurrenzbeziehungen (Clements 1916: 72-75, 1936: 270 f.). Die dominanten Arten legen die Bedingungen für die übrigen Arten der Gesellschaft fest: „According to the prevailing interpretation, a dominant is an organism with such definite relations to climate and such significant reactions upon the habitat, or in water upon the other community constituents, as to control the community and assign to the other species subordinate positions of varying rank“ (Clements & Shelford

---

<sup>243</sup> Den Begriff der Funktion verwendet Clements offenbar in einem weiten Sinne, nämlich zur Bezeichnung von Korrelationen und kausalen Beziehungen.

1939 / 1949: 238 f.). Welche Arten dabei als subdominante zu existieren vermögen, wird wiederum durch Konkurrenz bestimmt: „Subdominants are the successful competitors among the species that accept the conditions imposed by the dominants“ (ebd.: 240). Diese subdominanten Arten sind selbst wiederum dominant: „A subdominant has been defined as a species that exhibits a secondary dominance within the area controlled by a dominant“ (ebd.: 239<sup>244</sup>). Demnach weisen Pflanzengesellschaften eine mehrstufige Hierarchie auf. Allerdings ist nach Clements Auffassung Konkurrenz nicht die einzige relevante Form interspezifischer Beziehungen. Auch Beziehungen, die heute unter den Begriffen *facilitation*<sup>245</sup> oder Mutualismus diskutiert werden, sieht er als strukturierend an:<sup>246</sup> „It [competition] is so universal and often so controlling as to obscure completely or in large measure the mutual protection of individuals, which regularly results from certain reactions, such as those upon wind, sun, etc.“ (Clements et al. 1929: 316).

### *Interpretation*

Nach Clements ist die Vegetation der Erde in (klima)regionale Einheiten gegliedert: Innerhalb jeder Klimaregion entwickelt sich die Vegetation auf denselben einen Endzustand hin, der durch das regionale Klima (und die Flora) im Voraus festgelegt (Klimadeterminismus) bzw. angelegt ist, weil er erst durch die Vegetation realisiert werden muss, indem sie sukzessive die Standortbedingungen (und damit sich selbst) – nicht aber das Großklima – in der Region verändert und vereinheitlicht. So entstehen nach

---

<sup>244</sup> Vgl. Clements & Shelford 1939 / 1949: 103, Clements 1916: 130, 1936: 271.

<sup>245</sup> Zu diesem Begriff siehe Fußnote 149 auf S. 103.

<sup>246</sup> Vgl. Anderson 1986: 270, Noy-Meir & van der Maarel 1987: 7.

Clements relativ großflächige, in sich relativ homogene Vegetationsbestände, die er Klimaxformationen nennt. Diese unterscheiden sich seines Erachtens deutlich voneinander, und zwar in objektiver Weise: durch das Großklima, ihre Physiognomie, ihre Artenzusammensetzung und ihre Entwicklung. „This fundamental peculiarity has given us the concept of the formation, an area of vegetation or a particular association, which is homogeneous within itself, and at the same time essentially different from contiguous areas“ (1905: 202,<sup>247</sup> Herv. T. K.). Eine Formation bedeckt ein eindeutig abgegrenztes Gebiet (*definite area*) (1916: 127).

Clements vertritt also einen *Systemrealismus*: Seine Monoklimaxtheorie ist als ein extremes Beispiel der *community-unit theory* (vgl. S. 270) anzusehen. In dieser Hinsicht ist seine Theorie konträr zu der von Gleason, der – wie ich im nächsten Kapitel darstelle – eine *individualistic hypothesis* (vgl. S. 96) und eine Kontinuumstheorie der Vegetation und damit einen Systemnominalismus vertritt.

Welcher idealtypischen Systemauffassung ist nun Clements' Monoklimaxtheorie zuzuordnen? Die Zuordnung zur Theorie organischer Systeme scheint gerechtfertigt, denn Clements sagt selbst explizit, Klimaxformationen seien einzelnen Organismen ähnlich und ihre Entwicklung vollziehe sich ähnlich der von Organismen. So konstatiert er an einer viel zitierten Stelle (1916: 124 f.): „The unit of vegetation, the climax formation, is an organic entity. As an organism, the formation arises, grows, matures and dies. Its response to the habitat is shown in processes or functions and in structures that are the record as well as the result of these functions. Furthermore, each climax formation is able to reproduce itself, repeating with essential fidelity the stages of its development. The life-history of a formation is a complex but

---

<sup>247</sup> Zitiert nach McIntosh 1985: 131.

definite process, comparable in its chief features with the life-history of an individual plant. The climax formation is the adult organism, the fully developed community, of which all initial and medial stages are but stages of development.<sup>248</sup> Entsprechend bezeichnen Clements et al. (1929: 314) eine Pflanzengesellschaft als „complex organism“ und Clements & Shelford diese als „complex organism, or superorganism“ (1939: 20) und als „organism of a new order“ (ebd.: 21).

Gegen die Zuordnung zur Theorie organischer Systeme und für die Zuordnung zur Theorie *interaktionistischer Systeme* spricht aber die Weise, in der Clements die interspezifischen Beziehungen in Klimaxgesellschaften beschreibt: Deren *synchrone Struktur* ist seiner Meinung nach vor allem durch Konkurrenz zwischen den Pflanzen derselben Lebensform und durch die Subordination von Pflanzen weniger konkurrenzstarker Lebensformen bestimmt (Dominanz-Hierarchie). Dass die individuellen Organismen so eng an eine bestimmte Gesellschaft gebunden sind (Clements et al. 1929: 315), resultiert für ihn aus dem eindeutigen Ausgang von Konkurrenzbeziehungen – und aus der (angenommenen) Existenz von Klimaregionen. Clements versucht nicht, Pflanzengesellschaften durch notwendige wechselseitige Abhängigkeit zwischen den Pflanzen(arten) zu charakterisieren. Er stellt beispielsweise nicht die These auf, die dominanten Arten der Klimaxformation könnten nur aufgrund der aktuellen *reactions* anderer, koexistierender

---

<sup>248</sup> Es ist nicht ganz eindeutig, dass Clements diese Charakterisierung ontisch versteht und nicht methodisch. Im Text von 1916 geht ihr (mit Verweis auf Clements 1905: 199), der Hinweis voraus, es sei eine *notwendige methodische Annahme* in der Untersuchung der Entwicklung von Klimaxformationen, dass sie organische Einheiten sind. Im Text von 1936, wo Clements die Charakterisierung von 1916 als immer noch zutreffend bezeichnet und fast wörtlich wiedergibt (1936: 261), findet sich kein solcher Hinweis, ebenso wenig in Clements et al. 1929 und Clements & Shelford 1939.



Arten dauerhaft als dominante Arten existieren. 'Coaction' umfasst für ihn vor allem Konkurrenz, deren Vorliegen er sogar als Voraussetzung dafür ansieht, überhaupt von einer Gesellschaft zu sprechen (ebd.: 327). Hinweise auf wechselseitige Abhängigkeiten zwischen den Organismen(arten) einer Formation bzw. eines Biomes finden sich demgegenüber nur sehr vereinzelt: Beispielsweise nennen Clements et al. (ebd.: 316) den wechselseitigen Schutz vor ungünstigen Umweltbedingungen; im Vordergrund stehen mutualistische Beziehungen nur an einer Stelle, an der die Autoren allgemein feststellen, Humboldt und Warming (1895, 1909) hätten in gewissem Maße die Auffassung antizipiert, dass Pflanzengesellschaften als organische Einheiten kooperative Beziehungen und Arbeitsteilung aufweisen. Insgesamt liegt demnach in synchroner Hinsicht eher eine deterministische Variante einer Konkurrenztheorie vor, die der idealtypischen Theorie von *Zulassungssystemen* zuzuordnen ist und nicht der organischer Systeme.<sup>249</sup>

In *diachroner Hinsicht* ist Clements' Theorie anders einzuordnen. Für primäre Sukzessionen (nicht aber für sekundäre) nimmt er an, es sei jeweils *ein* bestimmtes vorhergehendes Stadium die notwendige Bedingung für das Auftreten des nachfolgenden Stadiums (obligate Sukzession). Damit ist dem vorhergehenden Stadium eine notwendige dispositionale (nicht aber ätiologische, wie wir noch sehen werden) Funktion für das nachfolgende zugeschrieben, was zur idealtypischen Theorie eines *einseitigen Ermöglichungssystems*

---

<sup>249</sup> Die Theorie von Nicholson, der Konkurrenz als Ursache der Selbstregulation von Populationen bestimmt, habe ich der idealtypischen Theorie organischer Systeme zugeordnet, weil seines Erachtens Selbstregulation und damit Konkurrenz die *notwendige* Voraussetzung für die dauerhafte Existenz einer Population ist (siehe S. 130 u. S. 136). Mit Clements' Theorie liegt kein analoger Fall vor. Denn für diesen legt interspezifische Konkurrenz zwar die Zusammensetzung von Formationen fest; er behauptet aber nicht, ohne Konkurrenz könnten die Arten einer Formation nicht dauerhaft existieren.

passt. Die Notwendigkeit der dispositionalen Funktion hat für Clements allerdings mehr als nur den Charakter einer kausalmechanischen Gesetzmäßigkeit; denn es soll die *besondere* Ausprägung des vorhergehenden Stadiums sein – nämlich dass eine *bestimmte* dominante Art sich etabliert und die Standortbedingungen verändert hat –, durch die die weitere Sukzession ermöglicht wird; deshalb seien alle Sukzessionsstadien auf das Klimaxstadium bezogen.<sup>250</sup>

Nun ist es allerdings so, dass Clements Sukzessionen ontisch in gewisser Hinsicht so beurteilt, wie – nach Cassirer – die Urteilsform beschaffen ist, durch die ein natürlicher Prozess als Lebensprozess konstituiert wird: „Ein Naturgeschehen wird uns zum Lebensprozeß, wenn wir es nicht als bloßen Ablauf verschiedenartiger Einzelheiten denken, deren eine sich an die andere reiht, sondern wenn alle diese Besonderheiten für uns Ausdrücke *Eines* Geschehens und eines 'Wesens' sind, das sich in ihnen nur in mannigfachen Bildungen offenbart“ (1918: 358; vgl. Rickert 1929: 420). Es besteht aber eine wesentliche Differenz zwischen Clements' Theorie obligater Sukzession und der Weise, wie man gewöhnlich die verschiedenen Stadien der Ontogenese eines Organismus ansieht, und damit auch eine Differenz zwischen Clements' Theorie und deren oben zitierter Interpretation durch ihn selbst. Diese Ontogenese wird nämlich im Zusammenhang mit der Reproduktion der Art gesehen: Das Durchlaufen der nachfolgenden Stadien gilt als Existenzbedingung der vorhergehenden. Nur wenn bzw. weil von Individuen der F1-Generation zuvor alle nachfolgenden Entwicklungsstadien bis zum fortpflanzungsfähigen Stadium durchlaufen werden, kann ein vorhergehendes Entwicklungsstadium von Individuen einer

---

<sup>250</sup> Zudem behauptet Clements noch, wie bereits zitiert, eine zeitlich zurückwirkende Kausalität: „(T)he climatic climax (...) determines the population from beginning to end, the direction of development, the number and kind of stages, the reactions of the successive stages, etc.“ (1916: 5).

F2-Generation erreicht werden. Die Stadien der Ontogenese von Organismen sind demzufolge über den Fortbestand der Art in der Generationenfolge wechselseitig aneinander gebunden und insofern ätiologisch funktional. Anders verhält es sich nach Clements' Sukzessionstheorie für Pflanzengesellschaften: Die Existenz früherer Sukzessionsstadien ist nicht gebunden an das Durchlaufen der nachfolgenden Stadien bis zur Klimax. Clements nimmt keinen Sukzessionszyklus an, in dem die endogene Entwicklung einer Pflanzengesellschaft wieder zu ihren früheren Stadien zurückführt oder sogar zurückführen *muss*.<sup>251</sup>

Folglich ist seine Sukzessionstheorie weniger der idealtypischen Theorie organischer Systeme zuzuordnen als der eines *einseitigen Ermöglichungssystems* in einer *deterministischen* und (Klimaregionen) *individualisierenden*<sup>252</sup> Variante.

Clements' Theorie ökologischer Gesellschaften habe ich, diachron betrachtet, der Theorie eines Abhängigkeitssystems zugeordnet, synchron betrachtet der eines Zulassungssystems. Wie kann diese Interpretation von Clements' Theorie zutreffend sein, wenn Clements selbst ökologische Gesellschaften als Superorganismen etc. bezeichnet?

Diese Diskrepanz kann darauf zurückgeführt werden, dass seine Theorie am *Übergang von einer physiognomischen zu einer organizistischen Form ganzheitlichen, systemrealistischen Denkens* steht.<sup>253</sup> Clements nimmt, das haben die obigen Darstellungen gezeigt, die Existenz objektiver Raumganzheiten an (Systemrealismus), charakterisiert diese aber –

---

<sup>251</sup> Alex S. Watt (1947) und Hermann Remmert (1985, 1987, 1991) nehmen einen solchen Zyklus an. Kay (siehe S. 239) nimmt zwar ebenfalls eine gesetzmäßige 'Rückentwicklung' von Klimaxsystemen an, nicht aber, dass dieser die Entwicklung des ursprünglichen Systems folgen *muss*.

<sup>252</sup> 'Individualisierend' verwende ich hier im Sinne Rickerts als Gegenbegriff zu 'generalisierend'. Diese Begriffe erläutere ich auf S. 312 f.

<sup>253</sup> Vgl. für die Ökologie Trepl 1987, Kapitel V u. VII.

wenngleich er sie schon Organismen nennt – nicht als funktionale Einheiten wechselseitig voneinander abhängiger Komponenten und damit (noch) nicht als organisierte Systeme; vielmehr bestimmt er sie als ästhetische Einheiten, nämlich als Formationen,<sup>254</sup> denen die jeweiligen dominanten Arten eine charakteristische einheitliche Gestalt verleihen.

Diese Interpretation wird auch dadurch gestützt, dass Clements zwar von der organischen Beziehung (*organic relation*) zwischen den Assoziationen einer Formation spricht, diese für ihn aber nicht – wie es in einer Theorie organischer Systeme der Fall wäre – in deren wechselseitiger funktionaler Abhängigkeit besteht, die auf ihrer Ungleichheit beruht; vielmehr liegt für ihn die organische Beziehung der Assoziationen in der *Gleichheit* ihrer dominanten Arten und damit in der Gleichheit ihrer Erscheinung: „Associations are marked primarily by differences of species, less often by differences of genera. At the same time, their organic relation to each other in the climax unit or formation rests upon floristic identity to the extent of one or more dominants, as well as upon the fundamental development and the life-forms“ (1916: 128).

Aus dieser Interpretation folgt, dass man Clements' Monoklimaxtheorie – entgegen der üblichen Interpretation – nicht als Paradigma (im Sinne eines Musterbeispiels) einer 'organismischen' oder 'organizistischen' Theorie betrachten kann, sofern man unter einer solchen Theorie versteht, was ich idealtypisch als Theorie organischer Systeme definiert habe. Paradigmatisch für eine solche Theorie sind, wie sich zeigen wird, eher die Theorien von Friederichs, Thienemann (siehe S. 205) und, als verwissenschaftlichte Variante, E. P. Odum (siehe S. 214).

---

<sup>254</sup> Zum Begriff der Formation vgl. S. 95.

## **Gleason: Fluktuation eines heterogenen Kontinuums**

Im Folgenden behandle ich Henry Allan Gleasons Theorie der Pflanzenassoziaton und ihrer Sukzession.<sup>255</sup> Zunächst gehe ich hauptsächlich darauf ein, welche allgemeinen *Eigenschaften* er Vegetationsbeständen zuschreibt, welchen geläufigen Theorien er widerspricht und was er unter Pflanzenassoziatonen versteht. Anschließend lege ich (genauer) dar, was er als *Ursachen* von Vegetationsbeständen und deren Sukzession und damit als die Gründe für deren Eigenschaften ansieht.

### *Individualistische Theorie*

Für Gleason steht fest, dass Pflanzenassoziatonen existieren und die Synökologie eine solide empirische Basis hat: „(T)here are few phenomena [of plant life] more apparent than those of their spatial relations. Plant associations exist; we can walk over them, we can measure their extent, we can describe their structure in terms of their component species, we can correlate them with their environment, we can frequently discover their past history and make inferences about their future“ (1926: 8). Er widerspricht aber den zu seiner Zeit üblichen Antworten auf die Frage: „What is a plant association?“ (1939: 93) Für die Beantwortung dieser Frage unterscheidet er drei Klassen von Theorien (ebd. u. 1926: 25), wobei er seine eigene Theorie der dritten zurechnet.

(1) Assoziatonen sind *Organismen* oder *Quasi-Organismen*: Sie bestehen aus einzelnen Pflanzen und Tieren, die durch enge wechselseitige Abhängigkeiten verbunden sind und Eigenschaften besitzen, die denen einzelner lebender

---

<sup>255</sup> Ich stütze mich dabei auf Gleason 1917, 1926, 1927, 1939, 1975.

Organismen analog sind – konstante strukturelle Merkmale sowie Geburt, Individualentwicklung, Tod und ähnliche Phänomene (1939: 93); jede Assoziation existiert in einer Vielzahl von Exemplaren (1926: 25, 1939: 108). Gemeint sind mit dieser Klasse Theorien wie die von Clements (vgl. Gleason 1917: 463).

(2) Assoziationen sind *Arten* (im Sinne von Morphospezies) vergleichbar: Jede Assoziation existiert in einer Vielzahl räumlich getrennter Vegetationseinheiten (1926: 25), die von Einheiten anderer Art durch ihre Zusammensetzung deutlich unterschieden sind.<sup>256</sup> „The association ... is a series of separate similar units, variable in size but repeated in numerous examples“ (1939: 93). Gleason unterscheidet zwei Varianten. Die erste beinhaltet: „(T)he association is considered by some to be a concrete entity, merely divided into separate pieces“ (ebd.); die zweite beinhaltet: „(T)he association as a whole is regarded as a mental concept, based on the common characters of all its separate pieces, and capable of typification by one or more of these pieces which most nearly approach the average or ideal condition“ (ebd.).

Mit der zweiten Variante sind wohl Theorien wie die von Braun-Blanquet (Braun 1913, Braun & Furrer 1913, Braun-Blanquet 1921) gemeint, der sagt, dass „die Assoziation so gut wie die Art eine Abstraktion darstellt, während uns in der Natur einzelne Assoziationsindividuen oder Lokalbestände entgegentreten“ (1921: 311<sup>257</sup>), die anhand ihrer vollständigen floristischen Zusammensetzung erkennbar seien, wobei bestimmte Arten aufgrund ihrer ökologischen Beziehungen als diagnostische Arten (Charakter- und Differentialarten, stetige Begleiter) anzusehen seien.<sup>258</sup> Mit der ersten Variante

---

<sup>256</sup> Zum Bedeutungswandel der Analogie zwischen Assoziationen und Arten infolge des Bedeutungswandel des Artbegriffs siehe Whittaker 1962: 2.

<sup>257</sup> Zitiert nach Jax 2002: 114.

<sup>258</sup> Vgl. Jax 2002: 114, Westhoff & van Maarel 1973, Whittaker 1962: 10-23.

könnten Theorien wie die von Alechin (1925) gemeint sein. Nach dessen Meinung sind Assoziationen nur *konkrete Gegenstände* und finden nur in ihrem gesamten Areal ihren vollen Ausdruck, weshalb man nicht von (typischen) Assoziationsindividuen sprechen dürfe, sondern nur von Assoziationsabschnitten, die floristisch je verschieden seien.<sup>259</sup>

(3) Diesen beiden (Klassen von) Theorien stellt Gleason seine eigene entgegen, die er als *individualistische Theorie* (*individualistic concept*) von Pflanzenassoziationen bezeichnet (1926: 16, 25, 1939: 93). „The individualistic concept is totally at variance with the idea that the association is an organism, represented by many individuals, and also does not admit an analogy or homology between the species and the association“ (1939: 108).

In seiner individualistischen Theorie begreift Gleason Vegetation folgendermaßen: „The vegetation unit is a temporary and fluctuating phenomenon, dependent, in its origin, its structure, and its disappearance, on the selective action of the environment and on the nature of the surrounding vegetation. Under this view, the association has no similarity to an organism and is scarcely comparable to a species“ (ebd.: 93) „It is rather the visible expression, through the juxtaposition of individuals, of the same or different species and either with or without mutual influence, of the result of causes in continuous operation“ (1926: 25).

Gleason gesteht zwar durchaus zu, dass es Vegetationsausschnitte mit einer gewissen räumlichen und zeitlichen Ausdehnung gibt, die einen bemerkenswerten Grad an struktureller Einförmigkeit (*uniformity*) oder Homogenität und eine Begrenzung besitzen; er weist aber darauf hin, dass (a) die Homogenität von Vegetationsausschnitten nur eine scheinbare sei und in Wirklichkeit ein unregelmäßiges Mosaik vorliege (ebd.); außerdem seien (b) räumlich weit entfernte

---

<sup>259</sup> Vgl. Sukatschew 1929: 296 f., Whittaker 1962: 39.

Vegetationsausschnitte, die sich deutlich unterscheiden, durch eine Abfolge von Vegetationsausschnitten verbunden: „In any short distance these differences are so minute as to be negligible, but they are cumulative and result in an almost complete change in the flora after several hundred miles. ... One association merges gradually into the next without any apparent transition zone“ (ebd.: 14). „If a series of communities are observed at successively greater distances, these differences cumulate, so that those at the ends of the series may be strikingly different, although connected by imperceptible or apparently negligible intermediates“ (1939: 105). Die Vegetation ist also nach Gleason grundsätzlich räumlich und zeitlich variabel und ihre Variabilität zeigt, dass die Vegetationseinheiten, die aufgrund bestimmter Einförmigkeiten definierbar sind, nicht als in bestimmter Weise organisierte Einheiten (*definitely organized unit*) angesehen werden dürften (ebd.: 104). „As a matter of fact, no two areas of the earth's surface do bear precisely the same vegetation, except as a matter of chance, and that chance may be broken in another year“ (1926: 23 f.). Auch aufgrund dieser Annahme dürfte Gleason seine Theorie individualistisch nennen.

Eine Theorie gradueller Veränderung von Vegetation, wie sie Gleason vertritt, hat McIntosh (1967; vgl. Curtis & McIntosh 1951) eine *Kontinuumstheorie* (*continuum concept*) genannt und der von Whittaker (1956, 1962; vgl. S. 69 u. 269 dieser Arbeit) als *association / community-unit theory* bezeichneten (und kritisierten) Annahme der Existenz natürlicherweise abgegrenzter, relativ homogener Vegetationseinheiten entgegen gestellt.

Gleason selbst hat seine Theorie der Pflanzenassoziationen *individualistisch* genannt. Vermutlich will er damit dreierlei ausdrücken, wie das folgendene Zitat zeigt: „Of the various species which reach one spot of ground, the local environment determines which may live, depending on the individual



physiological demands of each species separately“ (1939: 107 f.). Demnach hat (a) jede Art qualitativ individuelle Umweltansprüche, weist (b) jeder Raumausschnitt qualitativ individuelle Standortbedingung auf und ist (c) das Vorkommen jeder Art unabhängig vom Vorkommen anderer Arten. (Die Unterscheidung der unter (a) und (c) genannten Bedeutungen von 'individuell' ist wichtig, da auch – und gerade – die Komponenten organischer Systeme als qualitativ individuell begriffen werden.)

Die individualistische Theorie impliziert die Annahme, dass bei raum-zeitlicher Veränderung von Umweltbedingungen immer eine einzige Art hinzukommen oder entfallen (oder in ihrer Abundanz variieren) kann; insofern impliziert sie die Kontinuumstheorie (vgl. McIntosh 1967: 135 f.<sup>260</sup>). Da die individualistische Theorie zudem die Annahme beinhaltet, dass jeder Vegetationsausschnitt qualitativ individuell ist, impliziert sie die Auffassung, die Vegetation der Erde sei ein *heterogenes Kontinuum*: „The individualistic concept postulates a continuous variation in space and time“ (1939: 103 f.).

### *Zwei Hauptursachen von Vegetation: Umweltselektion und Migration*

Die beiden Hauptursachen für die Struktur und Entwicklung von Vegetation sind nach Gleason die (Im-)Migration von Pflanzen und die Umweltselektion durch abiotische Standortfaktoren am Ort der Ansiedlung: „(V)egetation is the result of migration and environmental selection“ (1926: 24; vgl. 1939: 93, 100, 103).

---

<sup>260</sup> Egler 1968 widerspricht der Auffassung, die Kontinuumstheorie führe Gleasons individualistische Theorie weiter. Ausführlich diskutiert Goodall 1963 das Verhältnis zwischen Gleasons Theorien eines Vegetationskontinuums und der voneinander unabhängigen, individuellen Reaktion der Pflanzenarten auf die abiotischen Standortbedingungen.

Im Folgenden lege ich dar, wie die beiden Hauptursachen für Gleason beschaffen sind und wie er damit erklärt, dass die Vegetation ein heterogenes Kontinuum darstellt. Zuerst behandle ich die Hauptursache Umweltselektion.

*Mit Blick auf die Kontinuität* von Vegetation ist entscheidend, dass Gleason die Umweltbedingungen in Raum und Zeit als mehr oder weniger kontinuierlich variierend ansieht.

Die *zeitliche Variabilität* der Umweltbedingungen sei ein universelles Phänomen: „The environment in any particular station is variable“ (1939: 94; vgl. ebd.: 95, 1926: 23). Dabei unterscheidet er drei Formen zeitlicher Variabilität (1939: 94-99): Eine Form (a) von regelmäßiger, periodischer und in der Stärke gleichbleibender Variabilität und zwei Formen (b) und (c) von unregelmäßiger Variabilität. Form (a) sei nicht relevant für die Synökologie, da sie auf alle Arten gleichermaßen wirke und folglich nur einen vernachlässigbaren Einfluss auf die Verbreitung von Pflanzen habe (ebd.: 97). Den Formen (b) und (c) schreibt er dagegen großen Einfluss auf ihre Verbreitung zu: (b) den von ihm als Fluktuationen bezeichneten Veränderungen beispielsweise durch Klimaschwankungen und (c) den langjährig wirkenden Veränderungen etwa durch physiographische Prozesse oder Klimaveränderungen (ebd.: 95-99). Diese unregelmäßigen Variabilitäten führten dazu, dass sich das Ergebnis der Umweltselektion und damit die Zusammensetzung der Vegetation an jedem Ort permanent verändere: „The vegetation of every spot of ground is therefore also continually in a state of flux, showing constant variations in the kinds of species present, in the number of individuals of each, and in the vigor and reproductive capacity of the plants“ (ebd.: 99; vgl. 1926: 24 f.). Über diese universelle Fluktuation dürfe auch nicht hinwegtäuschen, dass manche Arten, etwa Eichen, im Verhältnis zur menschlichen Lebensdauer sehr lange am selben Ort vorkommen können (1939: 97).

Im *Raum* variieren die Umweltbedingungen nach Gleason ebenfalls, wobei er zwei Formen unterscheidet (ebd.: 102 f.): (a) Von abrupter Fluktuation spricht er, wenn – zumeist edaphisch bedingt – relativ große Gebiete mit relativ einheitlichen und konstanten Bedingungen aneinandergrenzen. (b) Von gradueller Variation spricht er, wenn etwa die Differenzen in der durchschnittlichen Temperatur oder Niederschlagsmenge angrenzender Gebiete so gering sind, dass ihr Effekt nicht durch Vergleich benachbarter Gebiete erkannt werden kann, sondern erst ihre kumulative Wirkung durch den Vergleich entfernter Gebiete ins Auge fällt. Gleason kommt zu folgendem Schluss: „In summary it may be stated that the environment varies constantly in time and continuously in space; environment selects from all available immigrants those species which constitute the present vegetation, and as a result vegetation varies constantly in time and continuously in space“ (ebd.: 103).

*Mit Blick auf die qualitative Individualität* von Vegetationsausschnitten bzw. die Heterogenität des Vegetationskontinuums sind drei Annahmen von Gleason über die Umweltselektion entscheidend. Mit Umweltselektion<sup>261</sup> (*environmental sorting / selection* (1926: 21 / 24) meint er dabei, dass hauptsächlich abiotische Standortbedingungen wie Licht, Temperatur, Feuchtigkeit etc. bestimmen, welche der einwandernden Arten sich in einem Gebiet etablieren können (1939: 94 f.); er schließt aber nicht aus, dass andere Pflanzen zur Umwelt einer Pflanze gehören: „It is also a fact that plants are themselves a part of the environment“ (ebd.: 101; vgl. 1926: 25). Die drei Annahmen besagen:

(1) Jede Pflanzenart reagiert (a) unabhängig von anderen Pflanzenarten und (b) in einmaliger Weise auf Standortbedingungen: „In conclusion, it may be said that every species of

---

<sup>261</sup> Inwiefern es problematisch ist, den Begriff 'Umweltselektion' in dieser Weise zu gebrauchen, siehe S. 92.

plant is a law unto itself, the distribution of which in space depends upon its individual peculiarities of migration and environmental requirements“ (1926: 26). Jede Art hat individuelle physiologische Ansprüche (1939: 108).<sup>262</sup>

Allerdings schließt Gleason nicht aus, dass Arten in ihrer Verbreitung korrelieren: „The [individualistic] concept is by no means opposed to the recognition of the *synusia*<sup>263</sup>, or union, defining it as a group of plants whose physiological demands are so similar that they are regularly selected by the same environment and consequently regularly live together“ (ebd.: 108). Demnach sind die Anspruchsnischen (oder Fundamentalnischen) der Arten zwar grundsätzlich einmalig, aber bei manchen Arten stark überlappend.

(2) Die meisten Pflanzen- und Tierarten sind nicht an bestimmte Standorte gebunden: „Nor are plants in general, apart from these few restricted species, limited to a very narrow range of environmental demands“ (1926: 18). Die meisten Arten haben also weite Anspruchsnischen.

Folglich bewirken Standortunterschiede im Durchschnitt geringere Unterschiede in der Artenzusammensetzung als es der Fall wäre, wenn die meisten Arten enge Anspruchsnischen hätten. Die Vegetation kann also auch bei Veränderung von Standortbedingungen eine relativ konstante Artenzusammensetzung aufweisen und somit relativ kontinuierlich sein; andererseits gibt es mehr Kombinationsmöglichkeiten von Arten, so dass Migrationsprozesse als zweite Hauptursache der Vegetation (siehe unten) eine größere Vielzahl an Kombinationen und damit größere Heterogenität verursachen können.

---

<sup>262</sup> Vgl. die Theorie der individuellen Umwelt jeder *Art* z. B. bei Uexküll 1909, 1928, Peus 1954. Diese Theorie ist radikalisiert worden zur These der individuellen Umwelt jedes *Organismus*: „Any living organism ... will have an environment of its own“ (Andrewartha & Birch 1984: 5). Vgl. Harper 1982, Łomnicki 1988.

<sup>263</sup> Gleason bezieht sich hier wohl auf Gams 1918.

(3) Gleason nimmt offenbar an, dass das Spektrum der Arten, die sich in einem Gebiet etablieren können, durch bereits etablierte Pflanzen(arten) nicht erheblich eingeschränkt wird, wenngleich es durch diese insgesamt verschoben sein kann.

Zwar sagt er wiederholt, dass die bereits etablierten Pflanzen die Standortbedingungen beeinflussen und zur Umwelt gehören; er spricht sogar von „interlocking spheres of influence“ (1975: 10) gemeinsam vorkommender Arten. Man kann aber aus anderen Äußerungen folgern, dass er meint, der Einfluss anderer Arten auf die Verbreitung einer Art sei nicht groß und determiniere schon gar nicht die Artenzusammensetzung. Erstens sagt er, der Einfluss anderer Arten wirke nur mittelbar über die Beeinflussung der abiotischen Standortbedingungen: „The plant individual shows no physiological response ... to surrounding vegetation *per se*, but is limited to a particular complex of environmental conditions, which may be correlated with location, or controlled, modified, or supplied by vegetation“ (1926: 17). Zweitens nennt er als mögliche Fälle, in denen ausnahmsweise eine enge Beziehung zwischen verschiedenen Arten bestehen könnte, parasitische Arten sowie Arten, die zur Keimung bestimmte Bodenorganismen benötigen (ebd.: 18), nicht aber zum Beispiel konkurrierende Arten. Drittens deuten zahlreiche Äußerungen darauf hin, dass er die Verbreitung der Arten als unabhängig voneinander ansieht: So bezeichnet er Vegetationsbestände als bloße Juxtapositionen (ebd.: 25) und meint: „(E)very species of plant (...) grows in company with any other species of similar environmental requirements, irrespective of their normal associational affiliations. The behavior of the plant offers in itself no reason at all for the segregation of definite communities“ (ebd.: 26).

Man kann also folgern: Gleason nimmt – mit Hutchinsons (1957) Begriffen gesprochen – für die meisten Pflanzenarten nicht nur weite Fundamentalnischen an, sondern auch, dass ihre Realnischen (fast) so groß wie diese sind.

Als die zweite Hauptursache der Vegetation sieht Gleason die *Migration* bzw. *Immigration* der Diasporen von Pflanzen an. Diese sei abhängig davon, welche Pflanzen(arten) in der Umgebung eines potenziellen Wuchsortes vorkommen: „(A)dja-cent vegetation, because of its mere proximity, has the best chance in migration“ (1926: 22; vgl. 1939: 93). Als weitere Einflussfaktoren nennt er die Migrationsfähigkeit und die Anzahl der produzierten Diasporen (1926: 16 f., 1927: 324, 1939: 94).

Ebenso wie die Standortbedingungen eines Ortes seien die angrenzende Vegetation und damit die (Im-)Migration Variationen in Raum und Zeit unterworfen: „In a space-series, the surrounding plant population may vary greatly from one end to the other.<sup>264</sup> Not only is the environment different, but the immigrating species are also different and the resulting environmental selection is different“ (1939: 103; vgl. 1926: 23).

Die stets gegebenen Unterschiede in der Immigration hätten zur Folge, dass selbst dann, wenn an zwei Orten identische Standortbedingungen herrschen sollten, sich an ihnen unterschiedliche Vegetation entwickelt (1926: 11, 1939: 100). Denn es gelte: „every species of plant is a law unto itself, the distribution of which in space depends upon its individual peculiarities of migration“ (1926: 26). Die Migration wirkt demnach als probabilistisches Prinzip: Da sich bestenfalls ein Wahrscheinlichkeitsgrad angeben lässt, mit dem eine Art in einem bestimmten Zeitraum einen Wuchsort erreicht, ist die Artenzusammensetzung an einem Wuchsort als – im Rahmen der standörtlich-floristischen Möglichkeiten – zufällig anzusehen.

Gleason begreift also Unterschiede in der Immigration und deren Folgen als eine wesentliche Ursache für die Einmaligkeit der Zusammensetzung und Sukzession von Vegetations-

---

<sup>264</sup> Heute würde man sagen, der *species pool* verändere sich (vgl. Cody & Diamond 1975: 7, Zobel 1997).

beständen. Dabei ist die Annahme wichtig, dass nicht die Gesamtheit der etablierbaren Arten eines floristischen Gebiets in dessen Teilgebieten bzw. konkreten Pflanzenassoziationen tatsächlich vorkommt, sondern nur eine Teilmenge (und zwar eine jeweils unterschiedliche in verschiedenen Teilgebieten bzw. Assoziationen). Gleason gesteht zwar eine gewisse vereinheitlichende Tendenz zu: „With the continuance of this dispersal of seeds over a period of years, every plant association tends to contain every species of the vicinity which can grow in the available environment“ (ebd.: 18).

Er konzipiert also einen Gleichgewichts- oder Sättigungszustand,<sup>265</sup> der dem im späteren *pool-exhaustion model*<sup>266</sup> entspricht. Gebiete mit gleichen Standortbedingungen würden somit irgendwann die gleiche Vegetation aufweisen. Andererseits geht Gleason davon aus, dass dieser Sättigungszustand in der Regel nicht erreicht wird, weil die Umweltbedingungen in der Zeit schneller fluktuieren als alle etablierbaren Arten einwandern können (1939: 103). Somit blieben häufig selbst bei gleichen Standortbedingungen und bei gleicher Flora Unterschiede zwischen Vegetationsbeständen bestehen (ebd.: 106). Eine wichtige Ursache dafür, dass Vegetationsausschnitte qualitativ individuell sind, ist für Gleason demnach, was später als 'time lags' bezeichnet wird und die Grundlage für die *Nicht-Gleichgewichts-Theorien* ökologischer Gesellschaften bildet.<sup>267</sup>

---

<sup>265</sup> In diesem bestimme der Grad der Passung von Standortbedingungen und Ansprüchen der Pflanzenarten die Artabundanz (1926: 18).

<sup>266</sup> Lawton & Strong 1981 haben die Auffassung als *pool-exhaustion model* bezeichnet, dass die Zuwachsrates der Artenzahl in einem Areal mit der Zeit abnimmt, weil immer weniger potenzielle Kolonisten in der Umgebung vorkommen. Diesem Model haben sie das *niche-saturation model* gegenübergestellt, die dasselbe Phänomen damit erklärt, dass immer weniger ungenutzte Ressourcen in der Gesellschaft zur Verfügung stehen. Vgl. Strong et al. 1984: 91 f.

<sup>267</sup> Siehe Chesson & Case 1986 zu einer Übersicht solcher Theorien, Pickett et al. 1992 sowie Rohde 2005 zu ihrer umfassenden Diskussion. Vgl. Wiens et al. (1986: 149) zu den Konsequenzen, wenn *species'*

Die Vegetation stellt nach Gleason grundsätzlich ein heterogenes Kontinuums dar, weil ihre Ursachen – die Standortbedingungen und damit die Umweltselektion sowie die Migration – in Raum und Zeit kontinuierlich variieren.

Er bestreitet allerdings nicht die Existenz benachbarter Vegetationsausschnitte, die in ihrer Zusammensetzung (a) relativ deutlich voneinander unterschieden oder aber (b) relativ ähnlich sind. Diese könnten immer dann entstehen, wenn zumindest eine der beiden Hauptursachen von Vegetation nicht kontinuierlich variere: (a) „Where one or both of the primary causes change abruptly, sharply delimited areas of vegetation ensue. ... Where the variation of the causes is gradual, the apparent distinctness of associations is lost“ (1926: 26). (b) „Environments are determined principally by climate and soil, and are altered by climatic changes, physiographic processes, and reaction of the plant population. [If] Essentially the same environments are repeated in the same region, their selective action upon the plant immigrants leads to an essentially similar flora in each, and a similar flora produces similar reactions. These conditions produce the well known phenomena of plant associations of recognizable extent and their repetition with great fidelity in many areas of the same region, but they also produce the variable vegetation of our sand dunes and small pools, the fragmentary associations of areas of small size, and the broad transition zones where different types of vegetation are mixed“ (ebd.: 24).

Solche Fälle homogener und distinkter Vegetationsausschnitte, die man für Widerlegungen der individualistischen Theorie halten könnte (1939: 103), sind indessen für Gleason keine Gegenargumente. Denn die Homogenität bzw. Unterschiedlichkeit sei ohnehin nur eine relative (ebd.: 103-107) und zudem gelte: „Plant associations, the most conspicuous

---

*tracking rates* als niedrig bestimmt werden im Verhältnis zur Geschwindigkeit von Umweltveränderungen (siehe S. 317 dieser Arbeit).



illustration of the space relation of plants, depend solely on the coincidence of environmental selection and migration over an area of recognizable extent and usually for a time of considerable duration“ (1926: 26). Solche Fälle sind demnach nicht anders zu erklären als Fälle nicht homogener, nicht distinkter Vegetationsausschnitte, weshalb es nicht gerechtfertigt ist anzunehmen, Pflanzenassoziationen seien Arten von Organismen vergleichbar oder seien gar selbst Organismen.

### *Sukzession als undeterminierter, einmaliger und offener Prozess*

Nach Gleason beruht die Sukzession von Pflanzenassoziationen auf dem Zusammenwirken von fünf Ursachen. Drei von ihnen seien allgemein akzeptiert: (1) die Einwirkung (*reaction*) von Pflanzen auf ihr Habitat, (2) physiographische Prozesse (*physiographic processes*), also Verwitterung, Erosion, Deposition etc., sowie (3) klimatische und geologische Veränderungen. Ergänzend habe er selbst (1917: 474) (4) die Ankunft zusätzlicher Arten durch Migration eingeführt, (5) Cooper (1926: 398) die Evolution von Arten. (Gleason 1927: 301 f., 304)

Gleason nimmt wie Clements biogene Sukzession an und geht davon aus, dass die etablierten Pflanzen die abiotischen Umweltbedingungen bestimmen können (*environmental control*<sup>268</sup>) (1926: 17, 1939: 101). Ebenfalls wie Clements meint er, dass einheitliche Vegetation die Standortbedingungen nivelliert: „(T)he dominant plants, which are distributed over the whole area of the community, exert such a uniform effect on the other species that discrepancies in the physical environment are more or less smoothed out or obliterated“ (1939: 104).

---

<sup>268</sup> Der Begriff *environmental control* darf nicht mit dem des *environmental sorting* verwechselt werden.

Gleason widerspricht aber – und stützt sich dabei auf Cooper (1926) –, Clements' These, dass Sukzessionen determiniert seien, die Abfolge von Arten bzw. seriellen Assoziationen also von vorneherein feststehe (obligate Sukzession) und Sukzessionen sich an verschiedenen Orten und zu verschiedenen Zeiten wiederholten: „The point to which I wish to draw objection is the fact that we are led to consider that there is in any region a limited and usually a small number of kinds of seres, that the sequence of successional stages in each sere is fixed and definite, and that different representatives of the same kind of sere, although now in different time-phases, have had and will have essentially similar time-phases in the past and future; in other words, [I wish to draw objection] to the general idea ... that the time-phases of vegetation regularly repeat themselves in different places and at different times“ (Gleason 1927: 318).

Sukzessionen sind für Gleason in ihrem 'Wesen' *einmalige Prozesse*; sie haben stochastischen Charakter und unterliegen nicht irgendwelchen allgemeinen Entwicklungsprinzipien. Es gibt für Gleason keine gesetzmäßigen Prozesse auf der Ebene der Gesellschaft, die der Veränderung eine bestimmte Richtung aufzwingen und deren Kenntnis es ermöglichen würde, diese Richtung vorauszusagen (Trepl 1987: 157). Die Vegetation(sentwicklung) hängt vielmehr immer ab von den lokalen, einmaligen Bedingungen, die nicht durch die Vegetation selbst kontrolliert werden: (1) Nach einer Veränderung der Standortbedingungen eines Vegetationsbestandes kann sich stets eine Vielzahl von Arten etablieren, und die indeterministische Migration bestimmt, welche es tatsächlich tun (Gleason 1926: 21). (2) Die biogene Veränderung der Standortbedingungen ist abhängig davon, welche Arten sich etabliert haben; zufällige, migrationsbedingte Unterschiede in der Sukzession können so zu dauerhaften Unterschieden in der Vegetation führen (ebd.: 20). (3) Standortbedingungen sind immer auch abhängig von Ursachen, die gegenüber dem

Vegetationsbestand äußerlich sind, und diese äußeren Ursachen wirken nicht regelmäßig oder periodisch ein (siehe S. 192). (4) Selbst dann, wenn bestimmte Phänomene ihre Interpretation von Sukzession als gerichtete Entwicklung nahelegen, handelt es sich keinesfalls um die Entwicklung einer Einheit, die einem Organismus vergleichbar wäre. Vielmehr liegt dann lediglich ein Massenphänomen vor: „Succession therefore, as an ecological process is no more than the mass-effect of the action or behavior of individual plants, and relates itself perfectly to the individualistic concept of vegetation already discussed by the writer ('26)“ (1927: 324).

Weil er Sukzessionen als indeterminierte Prozesse ansieht und ihre Ursachen als stets verschieden, so dass jeder Vegetationsbestand grundsätzlich eine einmalige Entwicklung durchläuft, bezeichnet Gleason seine Sukzessionstheorie als „the individualistic concept of the development of plant communities“ (1926: 16; vgl. 1927: 325).

Gleason widerspricht auch der Annahme von Clements, Sukzessionen führten zu einem statischen Endzustand. Sogenannte Klimaxgesellschaften, welche sich anscheinend nicht mehr entwickeln, interpretiert er als Vegetationsbestände, die sich zwar nur langsam und für den Menschen unmerklich, aber eben doch stetig weiter verändern: „Our idea of finality in the climax association depends on the observation that in it no discoverable successional cause is at work which may change its nature. If there are such successional causes in operation, they are so slow that their effects are not observable and not inferable, and we are prone to believe accordingly that they do not exist. But the slow features of specific evolution and plant migration are in themselves sufficient to cause a complete change in the vegetation of a climax if sufficient time is allowed, while climatic changes may produce the same effect in even shorter time“ (1927: 316).

Klimaxgesellschaften sind demnach von qualitativ gleicher Art wie alle anderen Vegetationsbestände auch. Der Unterschied zwischen Assoziationen, die man seriell nennt, und solchen, die man als final bezeichnet, ist ein bloß quantitativer innerhalb eines kontinuierlichen Spektrums: „(S)uccession is regarded as continuous and universal, and the rate of change alone remains the fundamental successional difference between associations“ (ebd.: 317 f.). Selbst dann, wenn zu einem bestimmten Zeitpunkt tatsächlich keine Veränderung stattfinden sollte, könne diese jederzeit wieder beginnen (1926: 26). Sukzession ist demzufolge ein ständiger und offener, prinzipiell nicht abgeschlossener Prozess.

### *Interpretation*

Nach Gleason ist die Vegetation der Erde grundsätzlich ein sich ständig veränderndes, heterogenes Kontinuum: Abgesehen von Ausnahmen, gibt es keine größeren Vegetationsausschnitte, die in sich homogen und durch ihre Zusammensetzung klar von den benachbarten Vegetationsausschnitten unterschieden sind. Ebenso wenig gibt es Vegetationsausschnitte, die sich an (vielen) verschiedenen Orten wiederholen; vielmehr sind sie je qualitativ individuell zusammengesetzt und unterliegen einer je qualitativ individuellen Sukzession. Der Grund dafür ist, nach Gleason, dass (1) die Hauptursachen für die Zusammensetzung der Vegetation abiotische Standortbedingungen und Migration sind, (2) diese Ursachen im Raum kontinuierlich und in der Zeit ständig variieren, (3) jede Pflanzenart eine qualitativ individuelle Umwelt und Reaktion auf Umweltbedingungen aufweist und (4) nahezu jede Pflanzenart in ihrer Verbreitung unabhängig von allen anderen ist.

Insgesamt ist Gleasons Theorie somit dem *Systemnominalismus* und der idealtypischen Theorie *aggregierter*

*Systeme* bzw. *solitärer Individualität* zuzuordnen. Theorien, die Pflanzenassoziationen als organische Systeme ansehen, widerspricht er explizit. Interspezifische Beziehungen, insbesondere Konkurrenz,<sup>269</sup> leugnet er zwar nicht, er schreibt ihnen aber keinen größeren Einfluss auf die Zusammensetzung von Vegetationsbeständen zu: „It is rather the visible expression, through the juxtaposition of individuals, of the same or different species and either with or without mutual influence, of the result of causes in continuous operation“ (1926: 25). Fast jede Pflanzenart kann nach Gleason mit beliebigen anderen vorkommen; sie wird weder durch andere Arten ausgeschlossen noch ist sie auf das Vorkommen anderer Arten angewiesen. Es gibt kein 'Zusammenspiel' zwischen den Pflanzenarten, das ihre Koexistenz oder Nicht-Koexistenz erklären würde.

Gleason hält die Zusammensetzung der Vegetation aber nicht für beliebig, sondern für prinzipiell determiniert durch die Umweltselektion. Wenn etwa Keller und Golley (2000: 25) sagen, Pflanzengesellschaften seien nach Gleason „random assemblages of individual organisms“, so ist dies zumindest irreführend, solange nicht gesagt wird, dass das Zufallsprinzip nach Gleason nur im Rahmen des Prinzips der Selektion durch abiotische Umweltbedingungen gilt und sich vor allem auf die Migration bezieht.

Gleason verbindet seine Theorie einer prinzipiellen Determination mit einer *Ungleichgewichts-Theorie* im Hinblick auf das tatsächliche Verhältnis zwischen Vegetation und abiotischen Standortbedingungen:<sup>270</sup> Der potenzielle Gleichgewichtszustand, in dem alle etablierungsfähigen Arten etabliert sind und die Artenzusammensetzung die aktuellen Umwelt-

---

<sup>269</sup> Vgl. Noy-Meir & van der Maarel 1987: 7.

<sup>270</sup> Hubbell (siehe Kapitel 5.6) vertritt mit seiner neutralistischen Theorien ebenfalls eine Ungleichgewichtsthese, aber im Hinblick auf die Wirkungen von interspezifischer Konkurrenz (siehe S. 344) und damit einer *inneren* Ursache für die Zusammensetzung ökologischer Gesellschaften.

bedingungen widerspiegelt, realisiert sich nicht, weil die Standortbedingungen sich permanent verändern und deshalb stets einerseits noch Arten als Relikte vorkommen, die sich nicht mehr etablieren könnten, und andererseits noch nicht alle Arten eingewandert sind, die sich unter den aktuellen Bedingungen etablieren könnten.<sup>271</sup>

### 5.3 Theorien organischer Systeme

Im vorigen Kapitel habe ich die Theorien von Clements und Gleason gegenübergestellt. Die Auffassung von Clements habe ich nicht der idealtypischen Theorie organischer Systeme zugeordnet, obwohl er selbst Pflanzengesellschaften als Superorganismen bezeichnet und seine Auffassung üblicherweise organismisch genannt wird. In diesem Kapitel stelle ich drei Theorien dar, die tatsächlich der idealtypischen Theorie organischer Systeme zuzuordnen und insofern tatsächlich konträr zur Theorie von Gleason sind.

Zunächst gehe ich auf *Thienemanns* Ansicht ein, Biozönosen seien organische Gemeinschaften und Teile des hierarchischen Gesamtsystems 'Erde'. Danach erörtere ich die Ökosystemtheorie von *E. P. Odum*, derzufolge Ökosysteme kybernetische Systeme sind, nicht aber Superorganismen. Schließlich behandle ich die Auffassung von *Kay*, Ökosysteme seien selbstorganisierte holarchische Systeme.

---

<sup>271</sup> Vgl. Ramenskij's 1925 Unterscheidung floristisch vollständiger und unvollständiger Pflanzengesellschaften (siehe Rabotnov 1995: 94).

## Thienemann: Biozöosen als Gemeinschaften

August Friederich Thienemann<sup>272</sup> ist der Auffassung, dass überorganismische Lebenseinheiten real vorkommen: „Das Lebendige' umfaßt nicht nur einzelne pflanzliche und tierische Organismen, sondern auch höhere Lebenseinheiten“ (1956: 7). Zu diesen zählt er die Einheiten der Lebensgemeinschaften oder Biozöosen, worunter er alle an einer bestimmten Stelle im Lebensraum vergesellschafteten verschiedenartigen Organismen versteht (ebd.: 8). Eine Theorie, die der von Thienemann weitgehend entspricht, vertritt Karl Friederichs (1927, 1929, 1955).<sup>273</sup> Weitreichende Übereinstimmungen weist unter den aktuelleren Theorien zum Beispiel die Ökosystemtheorie von William R. Jordan III (2003) auf.

### *Biozöosen als Gemeinschaften, nicht Gesellschaften*

Nach Thienemann sind Biozöosen keine Aggregate, weil zwischen ihren Lebewesen Beziehungen bestehen, die als innere Ursache der Gemeinschaft deren Zusammensetzung bestimmen: „Die Lebensgemeinschaft ist nicht nur ein Aggregat, eine Summe von – aufgrund gleicher exogener Lebensbedingungen an der gleichen Lebensstätte *nebeneinander* befindlicher – Organismen, sondern eine (überindividuelle) Ganzheit, ein *Miteinander* und *Füreinander* von Organismen“ (1939: 275). Biozöosen seien auch nicht nur Gesellschaften, sondern Gemeinschaften, in denen die Lebewesen in ihrer Existenz notwendig voneinander abhängig

---

<sup>272</sup> Die folgende Darstellung basiert auf Thienemann 1939, 1941, 1956. Diese Texte sind inhaltlich in der hier relevanten Hinsicht identisch und stimmen in größeren Teilen auch wörtlich überein. Eine entsprechende Ansicht enthalten schon Thienemann 1918, 1928.

<sup>273</sup> Zu dessen Theorie siehe Jax 1998, 2002.

sind: „Gemeinschaft in diesem Sinne ist eine Vergesellschaftung von Organismen im gleichen Raume, bei der die Einzelglieder der Gesellschaft bestimmte, lebensnotwendige Beziehungen zueinander zeigen“ (1939: 268; vgl. 1956: 13, 102, 118). Diese wechselseitige „Bindung ist entweder eine unmittelbare von Organismus zu Organismus, oder sie wirkt mittelbar auf dem Wege über vital erzeugte Veränderungen der physiographischen Verhältnisse des Biotops“ (1941: 105).

Biozönosen sind demnach Systeme von Komponenten, die durch direkte oder indirekte, obligate mutualistische Beziehungen verbunden sind, und (individuelles) Leben existiert nur eingebunden in solche Gemeinschaften: „Das Leben verwirklicht sich nur in Gemeinschaften verschiedenartiger Organismen, die durch die mannigfachsten Beziehungen aneinander gebunden sind“ (1956: 102; vgl. ebd.: 37, 70, 118). „*So ist Gemeinschaft die Lebensform der Natur!*“ (Ebd.: 16; vgl. 1941: 27)

Den räumlich abgegrenzten Lebensgemeinschaften schreibt Thienemann relative Konstanz zu, und zwar nicht nur ihrer Artenzusammensetzung, sondern auch der Abundanz ihrer Arten: „Solch ein Lebensbezirk [Thienemann spricht hier beispielhaft über Seen] ist also besiedelt von lauter bestimmten Einzelwesen, die aber nicht, isoliert voneinander, nebeneinander leben, vielmehr durch lebenswichtige Beziehungen fest aneinander gebunden sind und so eine Lebensgemeinschaft bilden, innerhalb derer die Einzelglieder in einem relativ konstanten Mengenverhältnis zueinander stehen“ (1956: 13, im Original kursiv).

Diese Konstanz beruhe auf Selbstregulation, deren Ziel die Reproduktion des Systems sei: „So ist die Biocoenose ein dynamisches System, das sich durch die in ihm liegenden Kräfte, also Selbstregulation ... erhält. Diese Regulation dient *nicht* der Erhaltung oder Begünstigung der einzelnen Glieder



des Systems, sondern der Erhaltung des Systems als Ganzen“ (1939: 275; vgl. 1956: 20, 52 f.). Es bestehe eine „'gemeinschaftsdienliche Zweckmäßigkeit' (*Kranichfeld* [1921]) allen Lebens“ (1956: 129).<sup>274</sup> Was im Detail disharmonisch erscheine, sei die unvermeidliche Voraussetzung dafür, dass ein übergeordnetes harmonisches System realisierbar sei: „Sehen wir, wie in der lebenden Natur alles mit allem zusammenhängt, eins vom andern abhängt und so in aller Lebensbewegung der Bestand des Ganzen stets gewahrt bleibt, so offenbart sich uns darin die große Harmonie der Natur. Dabei sind im einzelnen stets Spannungen vorhanden, die wir als Disharmonien empfinden, ohne die aber eine Harmonie des bewegten und sich ständig weiter entwickelnden Naturganzen nicht denkbar ist“ (ebd.: 20; vgl. ebd.: 128 f.). Eine Lebensgemeinschaft sei „eine organische Individualität höherer Stufe, gleichsam ein Organismus zweiter Ordnung“ (1928: 39<sup>275</sup>). Was gewöhnlich für die Organe eines 'Organismus erster Ordnung' angenommen werde, gelte analog auch für die Einzelorganismen, die 'Organismen erster Ordnung', welche die Lebensgemeinschaft als 'Organismus zweiter Ordnung' bildeten: Ihre Beschaffenheit werde nur verständlich, wenn man ihre Funktion im System betrachte, dem sie zugehören. Ihre Funktion ist demnach eine ätiologische, welche ihr Vorkommen in der Biozönose und ihre Beschaffenheit erklärt. Die einzelnen Organismen seien nicht Resultat voneinander unabhängiger Entwicklungen, sondern ihre jeweilige, individuelle Entwicklung sei die durch ihre Funktion in ihrer Lebensgemeinschaft und zugleich für diese bestimmte: „Der Einzelorganismus ist sowohl seiner Form nach wie in seinen Leistungen im Grunde unverständlich,

---

<sup>274</sup> Für menschliche Gesellschaften vertritt Thienemann (1956: 74), in Anlehnung an die politische Philosophie von Escherich 1934, die Interpretation als Gemeinschaft, die auf dem Prinzip der freiwilligen Einordnung des Einzelnen beruht.

<sup>275</sup> Zitiert nach Thienemann 1941: 35. Dieselbe Formulierung findet sich 1956: 60.

lösen wir ihn aus seinem Milieu heraus. ... (D)ie Morphologie wie Physiologie jedes Organismus wird erst wirklich verständlich aus seiner ökologischen Stellung in seiner Lebensgemeinschaft<sup>276</sup> (1941: 64).

Thienemann sieht einzelne Organismen und Biozönosen allerdings nicht als gleichartige Organisationsformen an: „Versteht man unter 'Lebenseinheit' jedes ganzheitliche System, in das Organismen eingehen, also jedes Biosystem, so ist die Biocoenose dem Einzelorganismus (und Tierstock [wie z. B. einem Ameisenstaat]) gegenüber eine Lebenseinheit höherer Ordnung. Bezeichnet man sie als einen 'Organismus höherer Ordnung', so ist das bildhaft gemeint. *Friederichs* nennt solche biologischen Ganzheiten, an denen nur einzelne, nicht aber alle Eigenschaften eines Organismus festgestellt werden können<sub>[,]</sub> (biologische) *Organisationen*, womit an die Analogie mit einem Organismus erinnert, aber auch die Nichtidentität betont wird“ (1939: 275; vgl. 1928: 39, 1941: 110). Andererseits widerspricht Thienemann (1939: 283 f.) aber explizit und strikt Remane, der – vor allem als Kritik an *Friederichs* und Thienemann – klar zwischen 'biozönotischer Ordnung' und der 'funktionellen Ordnung' der Organismen unterscheidet (siehe S. 242 ff. dieser Arbeit).

Worin für ihn die Gemeinsamkeiten und Differenzen zwischen Organismen und Organisationen liegen, führt Thienemann nicht aus. Eine Differenz besteht für ihn offenbar darin, dass nicht alle Arten an bestimmte Biozönosen gebunden seien: „Nach dem Grade ihrer Bindung an ihre Lebensgemeinschaft bzw. ihren Biotop kann man innerhalb jeder Lebensgemeinschaft drei ökologische Gruppen von

---

<sup>276</sup> Angemerkt sei, dass Thienemann sich – wie fast alle kontinental-europäischen Ökologen seiner Zeit – auf Möbius 1877 bezieht, dieser aber Biozönosen wenn überhaupt, so weniger eindeutig als organische Systeme beschreibt. Zu dessen Theorie siehe Kühnelt 1960: 91-93, Jax 2002: insb. 32-34.

Organismen unterscheiden: Einmal gibt es Formen, die für die betreffende Lebensgemeinschaft charakteristisch sind, normalerweise nur in ihr vorkommen und höchstens einmal in einem versprengten Exemplar in einer anderen Lebensgemeinschaft angetroffen werden; es sind die für diese Lebensgemeinschaft typischen, charakteristischen Arten, ihre 'Leitformen'. Wo auch immer innerhalb eines biogeographisch einheitlichen Gebiets dieser Biotop auftritt und genügend lange Zeit besteht, da sind auch die gleichen Arten für ihn charakteristisch“ (1939: 274). Solche Arten nennt Thienemann *coenobionte* im Gegensatz zu *coenophilen*, welche ein bestimmtes Biosystem bevorzugen, und *coenoxenen*, die rein zufällige 'Gäste' oder 'Fremdlinge' in einem Biosystem sind (ebd.; vgl. 1956: 123, 142).

*Biosysteme: Lebenseinheiten aus Lebensräumen und Lebensgemeinschaften*

Biozöosen, also organismenähnliche Gemeinschaften von Lebewesen, sieht Thienemann als die universelle Existenzform des Lebendigen an. Wie diese im konkreten Fall beschaffen sei, hänge von den abiotischen Umweltbedingungen ab: „Die Systemcharaktere der Lebensgemeinschaften sind abhängig von der Eigenart ihres Lebensraumes, nur aus ihr zu verstehen“ (1956: 54; vgl. ebd.: 13, 16, 106).

Das Verhältnis einer Lebensgemeinschaft zu ihrer Umwelt hat, so wie Thienemann es bestimmt, jedoch nicht den Charakter einer einseitigen Determination. Vielmehr ist es seiner Meinung nach ein wechselseitiges, in dem keines der Relata unabhängig ist, so dass man metaphorisch von einem 'organischen' statt von einem 'mechanischen' Verhältnis sprechen kann: „Die Biozönose wird nicht nur durch die Umwelt ausschlaggebend beeinflusst, sondern wirkt ihrerseits wieder auf ihren Lebensraum ein, indem sie ihn verändert,

umgestaltet. So erst wird der Raum im vollen Sinne zum 'Lebensraum'“ (ebd.: 125). So bilde sich, durch die Einwirkungen der Biozönose eine umfassendere Einheit heraus, in der Lebewesen und geographischer Raum sich nicht gegenüberstehen, sondern zu einer übergeordneten Einheit integriert seien: „Diese Wechselwirkung macht aus der topographischen Einheit der Lebensstätte die ökologische Einheit von Biotop plus Biozönose: ein *Biosystem* noch höherer, geschlossenerer Art als die Biozönose allein ... , eine Lebenseinheit höherer Ordnung“ (ebd., Herv. T. K.; vgl. ebd.: 11, 108 f., 142).

Für Thienemann sind es die Einwirkungen der Lebewesen auf das Biotop, durch die Biozönosen sich – zwangsläufig – entwickeln: „Organogene, irreversible Veränderung des Biotops bedeutet endgültige Umgestaltung des Raumes durch seine Lebensgemeinschaft (Beispiel: Verlandung eines Sees). Sie wirkt zurück auf das ganze Gefüge und Getriebe der Biozönose, die sich wieder ins Gleichgewicht mit den neuen, durch sie selbst geschaffenen Verhältnissen setzen muß. Sie hat sich selbst ihr Leben in der alten Form unmöglich gemacht und muß nun selbst eine neue Gestalt annehmen. So gehört ständige Veränderung zum Wesen von Lebensgemeinschaft und Lebensraum“ (1956: 125).

Andererseits schreibt Thienemann Lebensgemeinschaften die Fähigkeit der Selbststabilisierung in Form von Konstanz (wahrscheinlich verbunden mit Resistenz) und Elastizität (Resilienz) zu: „Die Tatsache, daß das Gefüge einer Lebensgemeinschaft in qualitativer wie quantitativer Beziehung eine den Lebensbedingungen entsprechende, mehr oder weniger ausgeprägte Konstanz besitzt, wird als biozönotisches Gleichgewicht bezeichnet. ... So ist die Biozönose ein dynamisches System, das sich durch die in ihm liegenden Kräfte, also durch Selbstregulation, erhält“ (ebd.: 49; vgl. 1939: 275) und sich nach Störungen wieder herstellt (1956: 105); „und so ist

Selbstregulation ebenso eine Grundeigenschaft der Lebensgemeinschaft wie des Einzelorganismus“ (ebd.: 49).

Welches Biosystem sich an einem bestimmten Ort ausbilde, sei nicht determiniert. Es könnten sich sogar in Lebensräumen mit identischen Anfangsbedingungen unterschiedliche Biosysteme ausbilden, weil sich zufällige Differenzen in den Anfangsbedingungen, die möglicherweise auf Seiten der Lebewesen bestehen, fortpflanzen könnten: „Auch der 'Zufall' muß als ökologischer Faktor bezeichnet werden. Denn bei der Erstbesiedelung einer neu entstandenen Lebensstätte ist es vom Zufall abhängig, welche der verschiedenen ökologisch gleich eingestellten Organismen zuerst dorthin gelangen und den Raum so besetzen, daß später ankommende andere Formen keine Lebensmöglichkeit mehr finden“ (1939: 270; vgl. 1956: 38-42).

Diese Effekte hätten zur Folge, dass Biozöosen auf je individuelle Weise zusammengesetzt seien: „Diese Zufälle bei der Erstbesiedelung einer Lebensstätte – eine einmalige historische Gegebenheit – bilden zusammen mit der geographischen Lokalisation des Biotops ... den Grund der Individualität jedes Biotops und seiner Biozöose“ (1939: 270).

Thienemann nimmt aber offenbar nicht an, dass jedes Biosystem in seinem Wesen einzigartig ist; vielmehr gehöre es einem Typ<sup>277</sup> zu: „Es ist eine Hauptaufgabe der allgemeinen Ökologie, die Typen dieser überindividuellen Ganzheiten aus Lebensraum plus Lebensgemeinschaft ... in ihrer charakteris-

---

<sup>277</sup> *Typen* unterscheiden sich dadurch von Klassen, dass Einzelnes einem Typ mehr oder weniger entsprechen kann, wohingegen es einer Klasse entweder zugehört oder nicht. Auf die Logik von Typbegriffen kann ich in dieser Arbeit nicht genauer eingehen, obwohl sie eine wichtige Ergänzung für das Verständnis von Theorien organischer Systeme ist. Denn der Typbegriff erlaubt es, zwischen dem Prinzip der 'Verallgemeinerung' durch Einordnung in ein *System* und dem Prinzip der Verallgemeinerung durch Subsumtion unter eine *Klasse* zu vermitteln.

tischen Eigenart herauszuarbeiten“ (1956: 125 f.). Die Methode, die er dazu anwenden will, ist aber (noch) nicht die funktionale der Ökosystemtheorie, sondern, wohl in der Tradition der Physiognomik,<sup>278</sup> eine ästhetisch-kontemplative (vgl. Trepl 1988: 177): „Die Darstellung der 'Lebenseinheiten', ... – ihre 'Entwicklung' vom Einzelwesen über Lebensgemeinschaft zum Holocoen<sup>279</sup> – diese ganzheitliche Auffassung von der Natur ist zweifellos eine 'anschauende' Naturbetrachtung morphologischer Art“ (1954: 317<sup>280</sup>). Die Beantwortung der Frage, wie die harmonische Ordnung des irdischen ökologischen Systems entstanden ist, sieht Thienemann nicht als Aufgabe eines Naturforschers an; eine Erklärung durch zufällige Mutation und natürliche Selektion lehnt er ab (1956: 71 f.).

### *Die Erde: Hierarchisch geordnete Ganzheit aus Mikrokosmen*

Die einzelnen Biosysteme der Erde hält Thienemann für *relativ autark*. Er sieht in ihnen *Mikrokosmen*, wenn ihre Umwelt allen drei ökologischen Gruppen von Organismen (Produzenten, Konsumenten und Destruenten) geeignete Lebensbedingungen bietet und sich somit ein Lebenskreislauf von Aufbau, Umbau und Abbau vollziehen kann (1956: 16, 42, 118 f.). Das gelte etwa für Wälder oder Binnenseen<sup>281</sup>, nicht aber beispielsweise für Ameisenhaufen (ebd.: 37 f.).

Die einzelnen Biosysteme der Erde sieht Thienemann als eingebunden in eine enkaptische Ordnung an: „So stellt sich die Natur als eine Hierarchie, eine Stufenfolge von Lebensräu-

---

<sup>278</sup> Die Physiognomik geht in der Biologie und Geographie von Alexander von Humboldt aus. Siehe Fußnote 119, S. 86.

<sup>279</sup> Thienemann spricht statt von Biosystem auch, damit folgt er Friederichs, von Holocoen / Holozön.

<sup>280</sup> Zitiert nach Jax 2002: 92.

<sup>281</sup> Ausführlich zur Auffassung von Seen als Mikrokosmen siehe Schwarz 2000, 2001.

men samt Lebensgemeinschaften verschiedensten Umfangs dar, alle verknüpft durch ein enges Netz von Beziehungen, jede höhere eine Ganzheit mit neuen Systemcharakteren. So spricht man von einer 'enkaptischen Ordnung'<sup>282</sup> (*Friederichs*), einer 'abgestuften Gliederung' der Welt (*A. Meyer*)“ (ebd.: 126; vgl. ebd.: 38, 105). Jede Stufe eines solchen hierarchischen Systems hat „ihre eigene Gesetzlichkeit, die sich nicht durch Summierung der Gesetze, die für die unteren Stufen gelten, gewinnen läßt“ (ebd.: 21), also emergent ist. Die Erde sei „die größte ökologische Einheit, die wir kennen“ (ebd.: 126). Thienemann betrachtet sie genau wie die untergeordneten Biosysteme als eine Ganzheit, die Eigenschaften eines einzelnen Organismus aufweise: „See und Umgebung stellen also wiederum eine neue höhere Einheit und Ganzheit dar. Und so bilden alle Biosysteme der Erde ein Gesamtgefüge, ein Ganzes, aus dem kein (wesentliches) Glied herausgenommen werden kann, ohne das bestehende ökologische Gleichgewicht zu stören“ (ebd.: 66). Die Erde sei das einzige Biosystem, das stofflich absolut autark sei (ebd.), ohne allerdings völlig autark zu sein: Sie selbst sei wiederum Teil eines kosmischen Systems, mit dem sie hauptsächlich über die das Leben auf ihr ermöglichende und strukturierende Sonnenstrahlung verbunden sei (ebd.: 66 f., 126 f.).

---

<sup>282</sup> Thienemann definiert: „*Enkaptische Ordnung* Ineinanderschachtelung der Biotope und Biozönosen im Lebensraum“ (1956: 139). Allgemein ist eine solche Ordnung eine Hierarchie, in der die jeweils höhere Ebene als Individuum die Individuen der darunter liegenden *beinhaltet* (griechisch: *káptein* – zu sich nehmen). Eldredge (1985: 140 f.) nennt solche Hierarchien *inclusive* oder *nested hierarchies* und grenzt sie von Hierarchien ab, die ein Verhältnis von Rängen darstellen, wobei jeder Rang eine Klasse ist und die übergeordnete Klasse die untergeordnete nicht umfasst.

## *Interpretation*

Thienemanns Theorie ist der idealtypischen Theorie *organischer Systeme* und *systemischer Individualität* zuzuordnen. Denn seines Erachtens sind die verschiedenen Organismenarten in ihrer Existenz und Disposition dadurch zu erklären, dass sie einen bestimmten Beitrag zur Reproduktion eines bestimmten Biosystems leisten, dem sie als wechselseitig voneinander abhängige Komponenten zugehören. Dabei vertritt er eine Theorie abgegrenzter, lokaler, relativ selbständiger Raumganzenheiten (*Systemrealismus*), die zugleich Teile eines übergeordneten Systems sein sollen: der Raumganzenheit Erde.

Indem Thienemann betont, Leben vollziehe sich in Gemeinschaften, und mit der Weise, wie er diese charakterisiert, folgt er offenbar der vor allem im deutschen Kulturraum damals (und noch heute) gängigen Unterscheidung von 'Gesellschaft' und 'Gemeinschaft', die auch in der soziologischen Theorie gemacht wurde (Tönnies 1887). Man kann seine Theorie der Biosysteme auch als synökologische Reformulierung der gegenaufklärerischen Kulturtheorie und Geschichtsphilosophie interpretieren, die Herder am Ende des achtzehnten Jahrhunderts formuliert hat. (Auf die Theorien von Herder und Tönnies gehe ich im zusammenführenden vierten Teil dieser Arbeit ein; siehe S. 487 ff.)

## **E. P. Odum: Ökosysteme als kybernetische Systeme**

Theorien ökologischer Einheiten, die der idealtypischen Theorie organischer Systeme zuzuordnen sind, wurden in den letzten Jahrzehnten und werden aktuell vor allem in der sogenannten Ökosystemtheorie vertreten und auch in allgemeineren Theorien, die von ihren Autoren als system-



theoretisch bezeichnet werden.<sup>283</sup> (Das heißt nicht, dass alle derartigen Theorie so zuzuordnen wären.) Eine wesentliche Grundlage dieser Traditionslinie ist die Theorie ökologischer Systeme, die die Brüder Eugene P. und Howard T. Odum seit den 1950er Jahren entwickelt haben.<sup>284</sup> Charakteristisch für diese Theorie ist, dass Ökosysteme – vor allem durch H. T. Odum – als Energiefluss-Systeme mit funktional definierten Komponenten konzipiert werden (Golley 2000: 26-29, Taylor 1988, Voigt & Weil 2006).<sup>285</sup>

Diese Theorie stelle ich im Folgenden anhand des einflussreichen Lehrbuchs *Fundamentals of Ecology* dar,<sup>286</sup> wobei ich mich auf die dritte Ausgabe von 1971 stütze, die nur von E. P. Odum verfasst ist (wohingegen die vorhergehenden Ausgaben von H. T. Odum mit verfasst sind).<sup>287</sup>

---

<sup>283</sup> Siehe z. B. Ulanowicz 1980, Jørgensen et al. 1992, Jørgensen & Müller (Hrsg.) 2000.

<sup>284</sup> Siehe z. B. H. T. Odum 1951, 1956, 1957, H. T. Odum & E. P. Odum 1955, H. T. Odum & Pinkerton 1955, E. P. Odum & Smalley 1959. Vgl. H. T. Odum et al. 2000.

<sup>285</sup> Golley (2000: 26-29) betont die Differenz dieses Ansatzes zu dem von Lindeman (1942), der Ökosysteme als Stoffflusssysteme mit biologischen definierten Komponenten konzipiere. Taylor (1988: 226) dagegen konstatiert in Bezug auf H. T. Odums Untersuchungen der Silver Springs: „This project continued Lindeman's research program of measuring the efficiencies of energy transformation from plants to herbivores, to carnivores, to higher carnivores.“ Auch Trepl (1987: 189) und Jax (1998: 127-129) führen ökologische Theorien von Energieströmen auf Lindeman zurück, der wiederum durch Arbeiten von Hutchinson beeinflusst gewesen sei. Zur Auffassung von Lebewesen als energietransformierende Systeme schon durch Lotka (1924) siehe Gutmann & Janich 2001: 312-315.

<sup>286</sup> Ergänzend ziehe ich Odum 1969, 1977 sowie Patten & Odum 1981 heran. Auf Odum 1969 basiert das Kapitel 9 in Odum 1971 zur Sukzession und Evolution von Ökosystemen.

<sup>287</sup> Zu den Gemeinsamkeiten und Differenzen zwischen der ersten (1953), zweiten (1959) und dritten (1971) Auflage siehe Bergandi 1995, Jax 2002: 78 f., 101, Taylor 1988: 224, Fußnote 35. Zur Theorie von H. T. Odum siehe Taylor 1988.

## *Terminologie*

Meiner Darstellung möchte ich zwei Anmerkungen zur Terminologie voranstellen: (a) E. P. Odum verwendet, anders als ich in dieser Arbeit, einen *engen Systembegriff*: „By a *system* we mean ... 'regularly interacting and interdependent components forming a unified whole'<sup>288</sup>“ (1971: 4). (b) Was heutzutage in der Ökologie gewöhnlich fakultativer Mutualismus genannt wird, nämlich eine nicht existenznotwendige wechselseitig vorteilhafte Beziehung, bezeichnet Odum als *Proto-Kooperation*. Mit *Mutualismus* meint er, was heutzutage gewöhnlich obligatorischer Mutualismus genannt wird.<sup>289</sup> Den Begriff *Symbiose* verwendet er wörtlich im Sinne von 'zusammen leben', ungeachtet der Art der Beziehung. (Ebd.: 211-213)

### *Ökosysteme: funktionale Einheiten aus biotischen und abiotischen Komponenten*

Odum definiert Ökosysteme als funktionale Einheiten aus einer ökologischen Gesellschaft und ihrer physikalischen Umwelt, wobei die wichtigste 'Funktion' der Energiefluss sei: „Any unit that includes all of the organisms (i. e., the 'community') in a given area interacting with the physical environment so that a flow of energy leads to clearly defined trophic structure, biotic diversity, and material cycles (i. e., exchange of materials between living and nonliving parts) within the system is an ecological system or *ecosystem*“ (1971: 8). Ökosysteme sieht er als die höchste Stufe einer gestuften Abfolge zunehmend komplexer strukturierter Systeme

---

<sup>288</sup> Odum zitiert hier die Definition des *Webster's Collegiate Dictionary*.

<sup>289</sup> Vgl. Addicott 1984: 438, Boucher et al. 1982, Begon et al. 1986: 461 (zitiert in Fußnote 163 auf S. 112 dieser Arbeit).

an, die er als Lebenssysteme (*biosystems*) bezeichnet und die jeweils aus einer abiotischen Komponente (Stoffe und Energie) und aus einer – entsprechend ihrer Stellung in einer enkaptischen Ordnung unterschiedlich komplexen – biotischen Komponente bestehen: nämlich aus Genen, Zellen, Organen, Organismen, Populationen und Gesellschaften (ebd.: 5).

Diese Abfolge von '*levels of organization*' beschreibe nicht voneinander unabhängige Systeme, sondern *eine* funktionale Einheit, weil die biotische Komponente jeder Stufe nur als Teil des nächst höheren Biosystems dauerhaft existieren könne: „It is important to note that no sharp lines or breaks were indicated in the above<sup>290</sup> 'spectrum,' not even between the organism and the population. ... (F)rom the standpoint of interdependence, interrelations and survival, there can be no sharp break anywhere along the line. The individual organism, for example, cannot survive long without its population any more than the organ would be able to survive for long as a self-perpetuating unit without its organism. Similarly, the community cannot exist without the cycling of materials and the flow of energy in the ecosystem“<sup>291</sup> (ebd.).

Warum aber spricht Odum überhaupt von einem 'Spektrum' und nicht einfach von einer funktionalen Hierarchie? Dies liegt vermutlich daran, dass er die Biosysteme der verschiedenen Stufen auch als Systeme derselben Art beschreiben will, die sich nur quantitativ unterscheiden: In allen Fällen liegen Energieflusssysteme vor – die sich allerdings in ihrer Komplexität und im Grad ihrer Selbstständigkeit unterscheiden.

---

<sup>290</sup> Odum bezieht sich hier auf seine graphische Darstellung der Organisationsebenen (1971: 5, Abb. 1-2).

<sup>291</sup> Weil die Existenz von Ökosystemen die Bedingung für die Existenz untergeordneter Biosysteme sei, folgert Odum für die ökologische Forschung: „We shall start with the ecosystem, since this is the level with which we must ultimately deal“ (ebd.: 6).

Das obige Zitat macht, außer der Annahme einer funktionalen Einheit aller Organisationsebenen, noch zweierlei deutlich: (1) Odum begreift die biotischen Komponenten der Biosysteme aller Stufen als Systeme, deren Komponenten existenznotwendig füreinander und damit ätiologisch-funktional sind. Die Organismen einer Population und die Populationen einer ökologischen Gesellschaft sollen den Organen eines individuellen Organismus vergleichbar sein.

(2) Die Beziehung zwischen der biotischen und der abiotischen Komponente eines Biosystems hat nach Odum auf der höchsten Stufe, der der Ökosysteme, einen besonderen Charakter: Die biotischen Komponenten von Biosystemen aller Stufen sind in ihrer Existenz abhängig von abiotischen Gegenständen. Für die Stufen unterhalb der Ökosysteme verhält es sich noch so, dass die biotische Komponente *sich* mittels ihres Stoffwechsels mit der abiotischen Umwelt erhält, wobei diese Umwelt als physisch mehr oder weniger unabhängig von der biotischen Komponente existierend gedacht wird.<sup>292</sup> Ökologische Gesellschaften bilden dagegen *zusammen* mit abiotischen Komponenten Systeme, Ökosysteme, die sich *als ganze* durch die Funktionen ihrer Komponenten erhalten. Ökosysteme weisen keinen Stoffwechsel mit einer Umwelt mehr auf, sondern sie *sind* Stoffkreislauf-Gesamtsysteme, in denen alle zur Selbsterhaltung der Komponenten erforderlichen Prozesse in Gestalt *interner* Zirkulation gewährleistet sind: „Ecosystems are capable of self-maintenance and self-regulation as are their component populations and organisms“ (1971: 33). Es ist nur noch eine äußere Energiequelle erforderlich, um diese Zirkulation aufrecht zu erhalten.

---

<sup>292</sup> Das schließt nicht die Annahme aus, dass Organismen durch ihre Beschaffenheit bestimmen, welche Gegenstände (in welcher Weise) zu ihrer Umwelt gehören können.

Ökosysteme sind demnach Systeme, in denen die verschieden(artig)en Organismen ätiologisch-funktional füreinander sind und dasselbe für das Verhältnis zwischen den biotischen und den abiotischen Komponenten gilt: Die abiotischen Komponenten sind deshalb so beschaffen, wie sie es sind, *weil* sie so eine Funktion für das System bzw. für die Reproduktion anderer Systemkomponenten erfüllen. Die abiotischen Komponenten bringen sich gemäß Odums Theorie allerdings nicht selbst in diejenige Form, in der sie funktional sind; vielmehr wird der ökologischen Gesellschaft zugeschrieben, ihre abiotische Umwelt physisch in solcher Weise zu gestalten und in einem solchen Zustand zu erhalten, dass ihre Existenz dauerhaft möglich ist: „Individual organisms not only adapt to the physical environment, but by their concerted action in ecosystems they also adapt the geochemical environment to their biological needs“ (ebd.: 23).

Somit liegt im folgenden Zitat nicht eine versehentliche Verwendung des Begriffs 'Ökosystem' anstelle des Begriffs 'ökologische Gesellschaft' vor, sondern die Beschreibung einer (ätiologisch) funktionalen Einheit, die eine ökologische Gesellschaft und eine abiotische Komponente *umfasst*: „The concept of the ecosystem is and should be a broad one, its main function in ecological thought being to emphasize obligatory relationships, interdependence, and causal relationships, that is, the coupling of components to form functional units. ... As long as the major components are present and operate together to achieve some sort of functional stability, even if for only a short time, the entity may be considered an ecosystem“ (ebd.: 9).

Odum fasst, wie sich im obigen Zitat schon andeutet, auch solche Systeme aus ökologischen Gesellschaften und abiotischen Komponenten unter den Ökosystembegriff, bei denen die Stabilität nur teilweise selbständig realisiert ist und noch eine Abhängigkeit von anderen Ökosystemen besteht: „*Major communities* are those which are of sufficient size

and completeness of organization that they are relatively independent; that is, they need only to receive sun energy from the outside and are relatively independent of inputs and outputs from adjacent communities. *Minor communities* are those which are more or less dependent on neighboring aggregations“<sup>293</sup> (ebd.: 140). Die Abhängigkeit bezieht sich dabei auf Systeme *derselben* Art: Ökosysteme sind abhängig von anderen Ökosystemen, alle Ökosysteme zusammen sind Teile einer übergeordneten Ganzheit, des Ökosystems Erde: „The largest and most nearly self-sufficient biological system we know about is often designated the *biosphere* or *ecosphere*, which includes all of the earth's living organisms interacting with the physical environment as a whole so as to maintain a steady-state system“ (ebd.: 5). Die Teile des Ökosystems Erde fungieren als dessen mehr oder weniger autonome Organe. (Odum widerspricht allerdings der Auffassung, Ökosysteme seien Superorganismen; siehe unten, S. 226.)

### *Sukzession und Evolution von Ökosystemen*

Die funktionale Einheit aus biotischen und abiotischen Komponenten, die für Ökosysteme charakteristisch sein soll, ist nach Odum nicht immer schon da, sondern sie bildet sich erst im Verlauf ihrer Sukzession und Evolution. Entwicklungsprozesse der Ökosystem-Sukzession und der des Lebens auf der Erde insgesamt weisen dieselbe Tendenz auf: „(T)he 'strategy' of succession as a short-term process is basically the same as the 'strategy' of long-term evolutionary development of the biosphere – namely, increased control of, or homeostasis with, the physical environment in the sense of

---

<sup>293</sup> Vgl. zu dieser Unterscheidung Allee et al. 1949: 436 sowie Thiennemanns Theorie einer enkaptischen Ordnung von Biosystemen (siehe S. 212).

achieving maximum protection from its perturbations“ (1969: 262).

Grundlage dieser Tendenz hin zu Homöostase seien folgende Entwicklungstendenzen der Struktur ökologischer Gesellschaften: (a) Es entstehen generell immer mehr interspezifische Beziehungen: „As studies of biotic communities become more functional and sophisticated, one is impressed with the importance of mutualism, parasitism, predation, commensalism, and other forms of symbiosis“ (1971: 257 = 1969: 266). (b) An die Stelle ein- oder wechselseitiger negativer Beziehungen treten vermehrt *wechselseitig positive Beziehungen*: „In the evolution and development of ecosystems negative interactions tend to be minimized in favor of positive symbiosis that enhances the survival of the interacting species ... Recent or new associations are more likely to develop severe negative coactions than are older associations“ (1971: 212<sup>294</sup>). Das Reifestadium der Sukzession eines Ökosystems zeichnet sich gegenüber den Entwicklungsstadien dadurch aus, dass mehr interne Symbiosen (*internal symbiosis*) entwickelt sind, proto-kooperative in mutualistische Beziehungen übergegangen sind sowie ein Nahrungsnetz besteht und nicht nur Nahrungsketten vorliegen (1969: 263 f., 265, Tab. 1 u. 266, 1971: 211 f., 252, Tab. 9-1 u. 257). (c) Diejenigen negativen Beziehungen, die bestehen bleiben, werden durch *negative Rückkoppelung* reguliert: „The time involved in an uninterrupted succession allows for increasingly intimate associations and reciprocal adaptations between plants and animals, which leads to the development of many mechanisms that reduce grazing – such as the development of indigestible supporting tissues ... , feedback control between plants and herbivores ... , and increasing predatory pressure on herbivores“ (1969: 264; vgl. ebd.: 266, 1971: 255). Es bilden sich auch solche prädatorischen und

---

<sup>294</sup> Im Original kursiv. Vgl. Odum 1971: 220 f.

parasitischen Beziehungen aus, die der Selbstregulation und damit der langfristigen Erhaltung der Populationen der Beute- bzw. Wirts-Art dienen, wenngleich diese Beziehungen für sie auf den ersten Blick nur als nachteilig erscheinen mögen (1971: 213). Odum ist überzeugt: „The magnitude of feedback in nature must be literally overwhelming“ (Patten & Odum 1981: 893).

Diese Entwicklungen ermöglichen es bzw. gehen nach Odum damit einher, dass Ökosysteme ihre Struktur qualitativ und quantitativ maximieren: „The overall strategy ... is directed toward achieving as large and diverse an organic structure as is possible within the limits set by the available energy input and the prevailing physical conditions of existence (soil, water, climate, and so on)“ (1971: 257 = 1969: 266). Die Ausbildung effektiver Stoffkreisläufe sei dabei, wie Untersuchungen in einem Korallenriff gezeigt hätten (vgl. Odum & Odum 1955), von besonderer Bedeutung: „It became evident ... that corals and associated algae were much more closely linked metabolically than had previously been supposed ... We theorized that the observed high rate of primary production for the reef as a whole was an emergent property resulting from symbiotic linkages that maintain efficient energy exchange and nutrient recycling between plant and animal components“ (1977: 1290).

Diese differenzierte Struktur und große Biomasse sei es, die zur Homöostase führe, da sie Umwelteinflüsse pufferten: „Such mechanisms enable the biological community to maintain the large and complex organic structure that mitigates perturbations of the physical environment“ (1969: 264; vgl. ebd.: 266, 1971: 255). Bei starken Störungen könne diese Regulation allerdings außer Kraft gesetzt werden, wodurch es zu unregulierten Eigenentwicklungen von Systemkomponenten komme: „Severe stress or rapid changes brought about by outside forces can, of course, rob the system of these



protective mechanisms and allow irruptive, cancerous growths of certain species to occur“ (1971: 255 =1969: 264).

Die *Sukzession* von Ökosystemen zu homöostatischen Systemen interpretiert Odum, ganz ähnlich wie Clements, als gerichteten, durch die Organismen verursachten und kontrollierten Prozess: „*Ecosystem development, or ... ecological succession ...* (1) ... is an orderly process of community development that involves changes in species structure and community processes with time; it is reasonably directional and, therefore, predictable. (2) It results from modification of the physical environment by the community; that is, succession is community-controlled even though the physical environment determines the ... as to how far development can go.<sup>295</sup> (3) It culminates in a stabilized ecosystem in which maximum biomass (or high information content) and symbiotic function between organisms are maintained per unit of available energy flow. ... Species replacement in the sere occurs because populations tend to modify the physical environment, making conditions favorable for other populations until an equilibrium between biotic and abiotic is achieved“<sup>296</sup> (1971: 251; vgl. 1969: 262).

Während nach Clements die Zusammensetzung und Struktur von Pflanzengesellschaften einseitig durch ihre dominanten Arten festgelegt wird, die sukzessive aufeinander folgen, bis die dominanten Arten des letzten Sukzessionsstadiums für *sich* selbst günstige Bedingungen erhalten und bestimmten anderen die Existenz ermöglichen (siehe S.174), betont Odum die Ausbildung wechselseitiger Beziehungen zwischen den Arten eines Ökosystems, durch die sie *alle zusammen*

---

<sup>295</sup> Ausführlicher hierzu siehe Odum 1971: 8-24, 109.

<sup>296</sup> Hinsichtlich des Klimaxstadiums vertritt Odum eine Position, die er als Kompromiss zwischen Monoklimax- und Polyklimaxtheorie ansieht: „A good compromise between these viewpoints is to recognize a single theoretical climatic climax and a variable number of edaphic climaxes, depending on the variation in the substrate“ (1971: 264).

Homöostase realisieren und darüber ihre Existenz ermöglichen. Auch er unterscheidet allerdings zwischen dominanten und anderen Arten: „Not all organisms in the community are equally important in determining the nature and function of the whole community. ... Communities, at least major ones, have producers, macroconsumers, and microconsumers. Within these groups species or species groups which largely control the energy flow and strongly affect the environment of all the other species are known as *ecological dominants*. ... Removal of the dominant would result in important changes not only in the biotic community but also in the physical environment ... , whereas removal of a nondominant species would produce much less change“ (1971: 143 f.).

Als Ursachen für die *Evolution* von Ökosystemen zur Homöostase nennt Odum folgende: „Within this community component evolutionary change is believed to occur principally through *natural selection at or below the species level*, but natural selection above this level may also be important, especially (1) *coevolution*, that is, the reciprocal selection between interdependent autotrophs and heterotrophs, and (2) *group or community selection*, which leads to the maintenance of traits favorable to the group even when disadvantageous to the genetic carriers within the group“<sup>297</sup> (1971: 271).

Die besondere Bedeutung von *Koevolution* beruhe zum einen darauf, dass sie zur Ausbildung von Schutzmechanismen gegen zu starke Nutzung, also zu negativer Rückkoppelung und damit zu Stabilisierung führt (siehe oben). Zum anderen und vor allem führe sie zu wechselseitigen Nutzenbeziehungen: „It is easy to see how stepwise reciprocal selections can account for evolutionary trends toward diversity, inter-

---

<sup>297</sup> Odum behauptet nicht, Gruppenselektion sei ein häufiges oder einflussreiches Phänomen. Ob bzw. wie häufig sie vorkomme, sei sehr kontrovers und noch zu klären. (1971: 274)

dependence, and homeostasis at the community level“ (ebd.: 274; vgl. ebd.: 35). Die Evolution verlaufe, diesbezüglich stützt Odum sich auf Allee (1938, 1951), ausgehend von Proto-Kooperation über Kooperation zu mutualistischen Beziehungen (1971: 228 f., 274; vgl. Allee et al. 1949: insb. 695-698).

Diese Tendenz erklären Allee et al. (1949), denen Odum diesbezüglich wohl folgt, damit, dass Arbeitsteilung vorteilhaft sei und Abhängigkeiten mit sich bringe: Wenn zufällig ein bestimmtes physiologisches Bedürfnis einer Organismenart *A* durch eine andere Art erfüllt werde, so sei dies nicht nur unmittelbar vorteilhaft für die Art *A*, sondern es bewirke auch, dass sie andere für sie vorteilhafte Fähigkeiten ausbilden könne: „(T)here is a size limit of the nucleus for an increase in gene number. If other organisms in the biocoenose, however, supply certain physiological needs, genes in a given organism may become adaptively neutral, and are thus free to mutate toward other functions“ (1949: 696). Damit verliere die Art *A* aber zugleich die Fähigkeit, dieses Bedürfnis selbst zu erfüllen, womit sie von anderen Arten abhängig(er) werde. Die neuen Funktionen, die die Art *A* aufgrund der Arbeitsteilung ausbilde, seien nicht nur für die Art selbst vorteilhaft, sondern es bestehe auch die Möglichkeit, dass durch sie Bedürfnisse anderer Arten erfüllt würden – was bei diesen entsprechende evolutionäre Konsequenzen haben könnte wie bei der Art *A*. Demnach ist Evolution ein sich selbst verstärkender Prozess, der von Systemen unabhängiger Organismenarten durch individuelle Nutzenoptimierung zu Systemen spezialisierter, wechselseitig voneinander abhängiger Organismenarten führt (die dann auch als ganze miteinander konkurrieren können).

## *Ökosysteme als kybernetische Systeme*

Odum widerspricht einer Interpretation von Ökosystemen als Superorganismen; sie seien vielmehr *kybernetische Systeme* (Patten & Odum 1981<sup>298</sup> 894, 888) Worin besteht für Odum die Differenz zwischen (Super-)Organismen und natürlichen kybernetischen Systemen?

Er definiert kybernetische Systeme, entsprechend Wiener (1948), als solche Ursache-Wirkungs- oder Input-Output-Systeme, die Rückkoppelung (*feedback*) aufweisen (Patten & Odum 1981: 886), und unterscheidet zwischen kybernetischen Systemen mit und ohne Kontrollsystem. Solche mit Kontrollsystem, wozu Odum Organismen und vom Menschen hergestellte kybernetische Systeme zählt, seien teleologisch, da hier ein Kontroller einen angestrebten Output bestimme. Solche ohne Kontrollsystem, zu denen er die Ökosysteme zählt, seien dagegen nicht-teleologisch. (Ebd.: 886 f.) In Ökosystemen gebe es nämlich kein angestrebtes Ziel, die Stabilisierung bestimmter Zustände ergebe sich vielmehr durch selbstorganisierte Rückkoppelung: „The ecosystem is the level of organization concerned with the orderly, not chaotic, processing of energy-matter in the biosphere. We do not believe that it is the goal of ecosystems to do this“ (ebd.: 894). Vielmehr gelte: „(T)he cybernetic attributes emerge passively out of large and complex, decentralized system organization. The interplay of material cycles and energy flows, under informational control, generates self-organizing feedbacks with no discrete controller required“ (ebd.: 888). Also gelte: „They are not superorganisms“<sup>299</sup> (ebd.: 894).

---

<sup>298</sup> Dieser Aufsatz stellt primär eine Reaktion auf Engelberg & Boyarsky 1979 dar, die argumentieren, dass Ökosysteme keine kybernetischen Systeme seien. Vgl. Jax 2002: 121-123.

<sup>299</sup> Odum stellt in diesem Zusammenhang klar, dass dann, wenn er teleologische Metaphern auf Ökosysteme angewandt habe, zum Beispiel in Odum 1969, es sich eben nur um Metaphern gehandelt habe (Patten & Odum 1981: 889).

Solche nicht teleologischen kybernetischen Systeme wie die Ökosysteme seien die Resultate langer Evolutionsprozesse; ihre Existenz sei nicht notwendig – schließlich könnte es auch Chaos geben – aber doch die Bedingung der Möglichkeit einer dauerhaften Existenz von Leben(sprozessen): „(I)t is constraint of existence that if living processes are not orderly, antientropic, then they will not persist. The balance of nature<sup>300</sup> calls for a conjugate action-reaction kind of organization that creates order where there could be chaos as a matter of implicit design that simply evolved over geological time“ (ebd.: 894).

### *Ökosysteme als Energieflusssysteme*

Charakteristisch für die Ökosystemtheorie der Brüder Odum ist, dass sie, wie einleitend erwähnt, Ökosysteme als Energieflusssysteme mit funktional definierten Komponenten konzipieren. Es ist von Stoff- und Energieflüssen (Fließdiagramme) zwischen den Kompartimenten von Ökosystemen (*'compartment model'*) die Rede (Odum 1971: 64-67, 70, 73, 95, 104, 269). Von der konkreten, qualitativen Beschaffenheit der untersuchten Ökosysteme, von den konkreten (Arten von) Organismen und vom qualitativ besonderen Charakter, den deren Tätigkeiten und Beziehungen haben, wird abstrahiert. Ziel ist nicht die Erkenntnis der einzigartigen und insofern inkommensurablen Zusammensetzung und Struktur bestimmter Ökosysteme bzw. Ökosystemtypen, sondern die Erkenntnis allgemeiner Strukturprinzipien und Funktionsweisen von Ökosystemen.

Grundlage dieses Forschungsprogramms ist die Reduktion aller ökosystemaren Beziehungen auf Stoff- und letztlich Energieflüsse, welche insbesondere H. T. Odum vorangetrieben hat: „[H. T.] Odum hoped the energy diagrams would

---

<sup>300</sup> Zur Theorie des Gleichgewichts der Natur siehe Egerton 1973.

indicate where there was similar function despite the taxonomic differences between ecosystems, or between sites within an ecosystem. He emphasized general principles instead of the particularities of the organisms and their interactions – a 'functional ecology' popularized in his brother's textbook. For H. T. Odum measurement in a common unit – energy – might make it possible to discover universal principles of ecosystem 'design,' including the energy transformations not only of living matter but also of purely physical processes such as erosion, which moves the sedimentary cycle, or wind, which influences evapo-transpiration from the leaves of trees“ (Taylor 1988: 229).

Die Reduktion auf eine universelle Eigenschaft macht die verschiedenen Ökosysteme – die Struktur ihrer Energieflüsse und vor allem deren quantitative Eigenschaften – miteinander vergleichbar. Die verschiedenartigen Organismen werden nur daraufhin betrachtet, an welchem funktionalen Ort innerhalb des Systems von Stoff- und Energieflüssen sie welchen quantitativen Beitrag leisten; so werden sie vergleichbar: „(E)nergy flow... provides a more suitable<sup>301</sup> index for comparing any and all components of an ecosystem“ (Odum 1971: 82). Das geht mit einer äquivalenzfunktionalistischen Auffassung einher: „Communities not only have a definite functional unit with characteristic trophic structures and patterns of energy flow but they also have compositional unity in that there is a certain probability that certain species will occur together. However, species are to a large extent replaceable in time and space so that functionally similar communities may have different species compositions“<sup>302</sup> (ebd.:

---

<sup>301</sup> Für ein weniger geeignetes Maß hält Odum die Anzahl und die Biomasse (1971: 82).

<sup>302</sup> Nach O'Neill (2001: 3277) ist diese äquivalenzfunktionalistische Auffassung in der Ökosystemtheorie üblich: „In fact, in much of ecosystem theory, the stated variables are functional groups, such as trophic levels, and which of several species perform the function is not considered.“

140; vgl. ebd.: 239). Die These der positiven Korrelation zwischen der Artenzahl und der Stabilität von ökologischen Gesellschaften (Diversitäts-Stabilitäts-Theorie), wie sie zum Beispiel Elton (1933, 1958) vertritt,<sup>303</sup> wird entsprechend reformuliert: „Die vielen Arten in Eltons Konzept seien nur die äußerliche Erscheinung und die materiellen Träger des eigentlichen stabilitätsverbürgenden Prinzips, nämlich der Feingliederigkeit der Stoff- und Energieströme“ (Hampicke 1979: 39; vgl. Ives 2005: 167).

Mittels des Begriffs der Energie werden zugleich die traditionell geschiedenen Reiche des Unbelebten und des Belebten in einer einheitlichen Perspektive betrachtbar:<sup>304</sup> „(E)nergy was selected [in Odum 1953] as the common denominator for integrating biotic and physical components into functional wholes“ (Odum 1977: 1290). Dass Energie als universelles Maß fungieren kann, welches für Belebtes und für Unbelebtes, für alle Ökosysteme und alle ihre Komponenten gleichermaßen gilt, erklärt sich aus dem Charakter von 'Energie': „Sie vermag die Ordnung zwischen der *Allheit* der Phänomene zu stiften, weil sie selbst mit keinem *einzelnen* von ihnen auf gleicher Stufe steht; weil sie, von jedem konkreten Dasein entlastet, nur ein reines Verhältnis wechselseitiger Abhängigkeit zum Ausdruck bringt“ (Cassirer 1910: 265).

### *Interpretation*

Odum bestimmt Ökosysteme als kybernetische Systeme, deren Komponenten wechselseitig funktional füreinander sind und nur als Komponenten solcher Systeme dauerhaft existieren können, allerdings nicht an bestimmte Systeme gebunden sind. Demnach ist seine Ökosystemtheorie der

---

<sup>303</sup> Vgl. Fußnote 74 auf S. 50.

<sup>304</sup> Diese dichotomische Einteilung der Natur entstand allerdings wohl erst in der zweiten Hälfte des 18. Jahrhunderts (vgl. Foucault 1966).

idealtypischen Theorie *organischer Systeme sensu lato* zuzuordnen.

Seine Theorie weist viele Gemeinsamkeiten mit den Theorien von Clements und Thienemann auf: Beispielsweise übernimmt er fast vollständig Clements' Sukzessionstheorie, und wie Thienemann nimmt er eine enkaptische Ordnung von Biosystemen aus biotischen und abiotischen Komponenten an.<sup>305</sup> Zugleich besteht eine deutliche Differenz zu beiden Autoren: Odum konzipiert Ökosysteme als Energieflusssysteme mit funktional definierten Komponenten, bei Clements und Thienemann sind sie primär Systeme aus konkreten Organismen, deren artspezifische Beziehungen thematisiert werden.<sup>306</sup> Odums Theorie ist insofern als eine *physikalistische* zu bezeichnen, die sich auf thermodynamische Theorien stützt. Deshalb kann Odum Biosysteme außer in eine funktionale, enkaptische Ordnung ohne weiteres auch in ein kontinuierliches Spektrum einordnen: Sie lassen sich als funktionale Bestandteile übergeordneter Biosysteme betrachten und zugleich nach ihrer Komplexität (und Selbständigkeit) in einem Spektrum von Energieflusssystemen anordnen, weil ihre Funktion in ihrem Beitrag zu Energieflüssen besteht.

Diese physikalistische Perspektive ist verbunden mit der Tendenz, Ökosysteme nicht nur als sich selbst regulierende, sondern auch als durch 'den Menschen' regulierbare Systeme zu konzipieren. Statt 'anschauender' Naturbetrachtung (Thienemann; siehe S. 212) ist nun Naturmanagement das Ziel.<sup>307</sup> Dieses beinhaltet für Odum wohl zweierlei, nämlich dass der Mensch so steuernd in die ökosystemare Natur eingreifen könne und solle, dass diese einerseits dauerhaft vom

---

<sup>305</sup> Die Theorien Friederichs' und Thienemanns sind Odum bekannt gewesen (siehe Odum 1971: 9, 550).

<sup>306</sup> Thienemann thematisiert zwar bereits Stoffkreisläufe und die Rolle von Energie, deren Betrachtung bildet jedoch nicht die positive Heuristik seines Forschungsprogramms (vgl. Jax 1998: 134, Fußnote 86).

<sup>307</sup> Vgl. Trepl & Voigt 2005 u. insbesondere Voigt & Weil 2006.



Menschen nutzbar sei und andererseits als Natur erhalten bleibe.<sup>308</sup> „Nature, with our intelligent help, can cope with man's physiological needs and wastes“ (Odum 1971: 36). Der Steuerung durch den Menschen seien aber Grenzen gesetzt; „we cannot safely take over the management of everything!“ (Ebd.: 35) Mit diesem Übergang von 'anschauernder' Naturbeobachtung zu Naturmanagement geht einher, dass der Gegenstand von einem natürlichen System zu einem künstlichen wird: von einem Organismus zu einem Artefakt.<sup>309</sup>

Im Folgenden möchte ich kurz auf zwei Interpretationen von Odums Theorie eingehen, die mir nicht zutreffend erscheinen und einen wichtigen Aspekt der Geschichte ökologischer Theorien verdecken.

(1) Allen et al. (2005: 342) meinen, eine Theorie, in der ökologische Systeme als Einheiten aus biotischen und abiotischen Komponenten konzipiert werden, impliziere, dass von konkreten Organismen abstrahiert werde und ökologische Systeme somit als physikalisch-chemisch aufgefasst werden: „When the physical environment is put inside the system, along with the biota, organisms melt away and become connectors of, say, primary productivity and the detritus compartment.“

Diese Auffassung ist bereits durch die Existenz von Theorien widerlegt, wie sie zum Beispiel Friederichs und Thienemann vertreten. Problematisch ist die Auffassung von Allen et al., da sie Folgendes verdeckt: Theorien wie die von Friederichs und Thienemann, die ökologische Einheiten als individuelle Einheiten aus zwei wechselseitig voneinander abhängigen

---

<sup>308</sup> Eine entsprechende Ambivalenz weisen die meisten Theorien der *ecosystem health* (Costanza et al., Hrsg., 1992, Costanza & Mageau 1999, Rapport 1989) auf: Ökosysteme sollen einerseits selbst, an sich, mehr oder weniger gesund sein und andererseits mehr oder weniger gesund für uns, also dauerhaft nützlich sein.

<sup>309</sup> Vgl. S. 78 dieser Arbeit und die dort in Fußnote 107 genannte Literatur.

Komponenten, nämlich Lebensgemeinschaft und Lebensraum, ansehen, wurden zunächst in einer alles andere als physikalistisch zu nennenden Theorietradition entwickelt, die sich ideengeschichtlich auf die Kulturtheorie von Herder zurückführen lässt (siehe Kapitel 9, S. 487). Richtig ist aber wohl, dass physikalistische Theorien ausgehend von Theorien dieser Traditionslinie entwickelt worden sind, und zwar – wie ich weiter unten argumentieren werde – in dem Versuch, diese zu verwissenschaftlichen.

(2) Bergandi (1995) kommt in seiner Interpretation der Ökosystemtheorie von E. P. Odum zu folgendem Schluss: „It is truly paradoxical that an author as strongly involved in epistemological holism as Odum confines himself to understanding the ecosystem essentially in terms of energy“ (1995: 166). Eine derartige Position bezeichnet er als reduktionistischen Holismus und diesen als eine Art von 'epistemologischer Monstrosität' (ebd.: 167).

Dieser Einschätzung möchte ich widersprechen. E. P. Odums Ansatz, dem zufolge Ökosysteme ihrem das 'Wesen' nach Energieflusssysteme sind, steht nicht im Widerspruch zu seiner holistischen und organizistischen Position, sondern stellt gerade den Versuch dar, diese zu verwissenschaftlichen.<sup>310</sup> Die Annahme einer wechselseitigen Bestimmung und Abhängigkeit der Systemkomponenten wird ja keinesfalls aufgegeben. Es wird 'nur' versucht, diese Abhängigkeiten konsequent ohne Bezug auf nicht-empirische Prinzipien zu bestimmen und sie zu quantifizieren. Odum beachtet also konsequent die beiden zentralen kategorialen Voraussetzungen neuzeitlicher Naturwissenschaft, dass Natur erstens ein Gefüge von Wirkungen und zweitens als solches quantitativ analysierbar ist (Hesse 1997: 11, 2002: 123). Odum unterläuft damit allerdings tendenziell die Betonung der

---

<sup>310</sup> Ausführlicher zur Verwissenschaftlichung von Theorien organischer Systeme in der sogenannten Systemtheorie siehe Trepl & Voigt 2007, Voigt 2001, 2007.

systematischen Relevanz von Individualität, die in der unter (1) genannten Traditionslinie ursprünglich intendiert war und geschichtlich zunächst ein konstitutiver Bestandteil von Theorien organischer Systeme gewesen ist. Er hält aber an der These fest, Entwicklung vollziehe sich in individuellen räumlichen, funktional integrierten Ganzheiten. Aus einzigartigen organischen Systemen, die leben, indem sie sich in einem Stoffwechselprozess reproduzieren, werden kybernetische Systeme, die eine zirkuläre Struktur von Stoffflüssen aufweisen und sich selbst aufrechterhalten mittels Energie, die sie ihrer Umwelt entnehmen (vgl. 1971: 48); die kybernetischen Systeme sollen dann anhand ihres Metabolismus klassifiziert werden (ebd.: 253), wie auch immer ihre Zusammensetzung nach Individuen und Arten beschaffen sein möge. Das Prinzip ihrer Entwicklung wird nun so bestimmt: „On each scale, systems designs prevail that maximise empower, first by reinforcing inflows of available energy and second by increasing the efficiency of useful work“ (H. T. Odum et al. 2000: 286).

E. P. Odum vertritt also zwar, in Bezug auf die Systemkomponenten und ihre Beziehungen, eine Position, die man einen *Vereinheitlichungs-Reduktionismus* nennen kann<sup>311</sup> (vgl. Carrier 2004a), nicht aber einen Reduktionismus im Sinne eines Anti-Holismus oder Anti-Organizismus, der die Existenz organischer Systeme bestreitet.<sup>312</sup>

---

<sup>311</sup> O'Neill et al. (1986: 8-13) sprechen vom '*process-functional approach*' in der Ökosystemtheorie (im Gegensatz zum '*population-community approach*'). Sie konstatieren, ganz in Einklang mit meiner Interpretation, dass innerhalb des funktionalen Ansatzes ein Holismus vertreten worden sei, der Organismen und Ökosysteme als analoge Systeme oder diese sogar zu jenen gezählt habe (ebd.: 14).

<sup>312</sup> Bergandis unzutreffende Interpretation könnte darin gründen, dass er diese Bedeutungen von 'Reduktionismus' (vgl. S. 116) vermischt.

## Kay: Ökosysteme als selbstorganisierte, holarchische Systeme

James J. Kay versteht Ökosysteme als selbstorganisierende, hierarchisch aus 'Holons' aufgebaute, offene Systeme (2000: 135). Bevor ich seine Auffassung darstelle,<sup>313</sup> seien zunächst die für sie zentralen Begriffe Holon und Holarchie erläutert.

### *Holon und Holarchie*

Den Begriff *Holon*<sup>314</sup> verwendet Koestler (1967) in seiner Theorie lebender und sozialer Systeme. Koestler richtet sich nicht nur gegen den Atomismus des Behaviorismus, sondern, obwohl sein Ansatz 'ganzheitlich' sein soll, auch gegen den Holismus der Gestalttheorie: „(H)olism' as a general attitude to psychology turned out to be as one-sided as atomism was, because both treated 'whole' and 'part' as absolutes, both failed to take into account the hierarchic scaffolding of intermediate structures of sub-wholes“ (1967: 49). Um Atomismus und Holismus miteinander in Einklang zu bringen (ebd.: 348), wählt er die Hierarchietheorie von Simon (1962<sup>315</sup>) als Ausgangspunkt und bestimmt als Charakteristikum lebender und sozialer Systeme, dass sie aus Komponenten bestehen, die beides *zugleich* sind: abhängige Teile (*dependent parts*)

---

<sup>313</sup> Dabei stütze ich mich vor allem auf Kay 2000, ergänzend auf Kay 1977, 1997, 2002.

<sup>314</sup> Platon (Theätet, 204e) und Aristoteles (Metaphysik V 26 / 1023b 26) sprechen von *holon* im Unterschied zum *pan* (Eisler 1904: 342).

<sup>315</sup> Die zentrale These der Hierarchietheorie von Herbert A. Simon (1962, 1969, 1973) ist, dass Systeme, die die Struktur einer enkaptischen Ordnung oder *nested hierarchy* mit relativ unabhängigen Subsystemen aufweisen, stabiler sind als anders strukturierte mit gleicher Komponentenzahl; deshalb führe die Evolution natürlicher Systeme zur Ausbildung von Systemen mit enkaptischer Ordnung. (Vgl. Koestler 1967: 47, O'Neill 1986: 58 f.) Diese These ist verbunden mit der *near decomposability* hierarchischer Systeme (siehe unten).

einer Ganzheit und selbst Ganzheiten (*self-contained wholes*), welche wiederum aus abhängigen Teilen bestehen, die zugleich Ganzheiten sind usw. (Koestler 1967: 48, 341, 348). Eine solche Komponente nennt er *Holon*, weil sie Ganzes (griechisch: *holos*) und Teil (griechisch: *-on*) sei. Als Ganzheit sei ein Holon relativ autonom, als Teil integriert, ohne deshalb heteronom zu sein: „(T)he term 'holon' may be applied to any stable biological or social sub-whole which displays rule-governed behaviour and/or structural Gestalt-constancy“ (ebd.: 341). „Every holon has dual tendency to preserve and assert its individuality as a quasi-autonomous whole; and to function as an integrated part of an (existing or evolving) larger whole. This polarity between Self-Assertive (S-A) and Integrative (INT) tendencies is inherent in the concept of hierarchic order; and a universal characteristic of life. The S-A tendencies are the dynamic expression of holon's wholeness, the INT of its partness“ (ebd.: 343; vgl. ebd.: 69 f., 201).

Bestimmte hierarchische Systeme aus Holons nennt Koestler (1967: 103) eine Holarchie (*holarchy*), die er so definiert: „a hierarchy of self-regulating holons which function (a) as autonomous wholes in supra-ordination to their parts, (b) as dependent parts in sub-ordination to controls of higher levels, (c) in co-ordination with their local environment.“ Organismen seien Holarchien (ebd.). Statt sie strukturell als Aggregate und funktional als Ketten elementaristischer Teile zu betrachten (ebd.: 341), fordert er: „The organism is to be regarded as a multi-levelled hierarchy of semi-autonomous sub-wholes [holons], branching into sub-wholes of a lower order, and so on“ (ebd.).

Kay (2000: 146) hebt hervor, dass, anders als in klassischen hierarchietheoretischen Systemauffassungen, in der Theorie holarchischer Systeme keine Unterordnung angenommen werde: „A holarchy is a generalized version of a traditional hierarchy (not to be confused with Allen's notion of

hierarchy, Allen and Starr, 1982, Allen and Hoekstra, 1992), with reciprocal power relationships between the levels rather than a preponderance of power exerted from the top downwards.“ Systeme, in denen die untergeordneten Komponenten durch die übergeordneten bestimmt werden, sind für Koestler Sonderfälle holarchischer Systeme, die er unter den Begriff *control hierarchies* fasst (1967: 51).<sup>316</sup> Für die Untersuchung lebender Systeme folgert Koestler aus ihrer holarchischen Struktur: Eine Rückführung auf voneinander unabhängige Komponenten sei unmöglich, aber dennoch eine Analyse möglich, weil jedes Holon quasi-autonom sei: „A hierarchically-organized whole cannot be 'reduced' to its elementary parts; but it can be 'dissected' into its constituent branches of holons“ (1969: 197). Mit diesem Prinzip der *dissectibility* folgt Koestler (ebd.: 52, 342) inhaltlich dem Prinzip der *near decomposability* von Simon (1962/1969: 106): „(H)ierarchies have the property of near decomposability. Intracomponent linkages are generally stronger than intercomponent linkages. This fact has the effect of separating the high-frequency dynamics of a hierarchy – involving the internal structure of the components – from the low-frequency dynamics – involving interaction among components.“ (Vgl. O'Neill et al. 1986: 75 f.)

### *Ökosysteme als selbstorganisierende Systeme*

Kay bestimmt Ökosysteme als selbstorganisierende Systeme, was für ihn bedeutet, dass ihre Entwicklung durch Rückkoppelungsprozesse bestimmt werden: „Ecosystems are self-organising. This means that their dynamics are largely a function of positive and negative feedback loops“ (2000: 135). Deshalb seien Emergenz sowie inhärente Unsicherheit charakteristisch für Ökosysteme und Erklärungen ihrer

---

<sup>316</sup> Zum Begriff der Kontrollhierarchie vgl. O'Neill et al. 1986: 58 f.

Dynamik durch lineare, kausal-mechanische Theorie ausgeschlossen (ebd.). Nicht-Linearität eines Systems bedeute dabei: „Behave as a whole, *a system*. Cannot be understood by simply decomposing into pieces which are added or multiplied together“ (ebd.: 145<sup>317</sup>). Charakteristisch für Ökosysteme sei wegen der Rückkoppelungen zudem Homöostase oder aber eine schnelle und starke Veränderung, wenn der Bereich von Werten für Umweltfaktoren verlassen werde, innerhalb dessen sie homöostatisch seien: „Even when the environmental situation changes, the system's feedback loops tend to maintain its current state. However, when ecosystem change does occur, it tends to be very rapid and even catastrophic“ (ebd.: 135). Diese Homöostase eines Ökosystems ergebe sich durch das Zusammenspiel der in ihm enthaltenen Teilsysteme: „The 'control' exercised by a holon of a specific level always involves a balance of internal or self-control and external, shared, reciprocating control involving other holons in a mutual causal way that transcends the old selfish-altruistic polarising designations“ (ebd.: 145).

Die Entwicklung von Ökosystemen muss nach Kay mit Hilfe thermodynamischer Theorien beschrieben werden. Ökosysteme seien als dissipative Systeme zu begreifen, also als solche Systeme, die sich nicht in thermodynamischem Gleichgewicht mit ihrer Umwelt befinden; sie verwenden Energie aus ihrer Umwelt sowie materielle Ressourcen (*exergy*<sup>318</sup> *degradation*), um ihre Struktur aufrecht zu erhalten

---

<sup>317</sup> Dieses Zitat entstammt einer Tabelle, die Kay überschreibt mit: „Properties of *complex systems* to bear in mind when thinking about ecosystems“ (2000: 145, Tab. 2). Er führt hier nicht direkt Eigenschaften von Ökosystemen auf, sondern von komplexen Systemen; Ökosysteme begreift er aber offenbar als Teilmenge der Klasse komplexer Systeme (vgl. Kay 1997).

<sup>318</sup> Der Begriff Exergie soll den der Energie qualifizieren: „Exergy is a measure of the maximum capacity of the energy content of a system to perform useful work as it proceeds to equilibrium with its surroundings and reflects all the free energies associated with the system“ (Kay 2000: 139).

und diese eventuell auch komplexer zu gestalten (Selbstorganisation)<sup>319</sup> (ebd.: 135; vgl. Jørgensen 2000: 125). Biologisches Wachstum sei die Vergrößerung der Anzahl bereits bestehender Typen von Wegen der Exergie-Degradation, biologische Entwicklung die Entstehung neuer solcher Typen (Kay 2000: 143). Für die Entwicklung von Ökosystemen gelte: „As ecosystems develop or mature they should develop more complex structures and processes with greater diversity, more cycling and more hierarchical levels all to abet exergy degradation. Species which survive in ecosystems are those that funnel energy into their own production and reproduction *and* contribute to autocatalytic<sup>320</sup> processes which increase the total exergy degradation of the ecosystem“ (ebd., Herv. T. K.). Diese Entwicklungsprinzipien erklären, so Kay (ebd.), warum 'reifende' Ökosysteme diejenigen Eigenschaften haben, die Odum (1969) ihnen zugeschrieben habe.

### *Entwicklung mit Freiheitsgraden*

Zu welchem homöostatischen Zustand sich ein Ökosystem entwickelt, ist nach Kay zumeist nicht durch die Umwelt des Systems determiniert: „Often, in a given situation, there are several possible ecological states (attractors), that are equivalent. Which state the ecosystem currently occupies is a function of its history. There is not a 'correct' preferred state for the ecosystem“ (2000: 135). Er erläutert diese Annahme so: „Most ecosystems will have many different options for

---

<sup>319</sup> Die Theorie dissipativer Strukturen wurde vor allem von Prigogine (siehe Nicolis & Prigogine 1977) entwickelt. Jantsch (1979 / 1992: 61) unterscheidet dissipative Strukturen im engeren Sinne, die *selbst* den zur Erhaltung ihrer Struktur erforderlichen Energiedurchsatz in Gang halten, von solchen im weiteren Sinne, denen dieser Energiedurchsatz von außen aufgezwungen wird.

<sup>320</sup> Kay (2000: 142, Tab. 1) definiert Autokatalyse als positive Rückkoppelung bei der Ausbildung dissipativer Strukturen.



exergy degeneration available to them. ... So the number of possible variations on ecosystem organisation, which are thermodynamically equivalent, may be significant. This quickly leads to a complicated set of possible organisational pathways and which is actually manifested may very well be a reflection of a collection of accidents of history“ (ebd.: 144). Welche Komponenten sich organisieren und wie sie es tun, ist demnach nicht festgelegt. Immer aber soll die Entwicklung durch das folgende Prinzip bestimmt sein: „In short, ecosystems develop in a way which systematically increases their ability to degrade the incoming solar exergy“ (ebd.: 143).

Hinsichtlich des Endzustands von Ökosystemen folgt Kay der Auffassung von Holling (1986, 1992). Er sagt: Einerseits entwickeln Ökosysteme sich mit Hilfe der Exergie des Sonnenlichts zu einer autotrophen Klimax (*autotrophic climax*) hin, andererseits wird diese Klimax irgendwann – ausgelöst durch eine zufällige Störung wie Windwurf oder Feuer – von einer heterotrophen Klimax (*heterotrophic climax*) abgelöst. Diese nutze die Exergie der abgestorbenen Biomasse, welche in der autotrophen Klimax angesammelt worden sei. Der heterotrophen Klimax folge, wenn die Exergie der Biomasse verbraucht sei, entweder die Entwicklung derselben autotrophen Klimax oder eines anderen Systems. (2000: 152-154)

### *Interpretation*

Die Ökosystemtheorie von Kay ist der idealtypischen Theorie *organischer Systeme* zuzuordnen. Er betont zwar die Eigenständigkeit der Komponenten (Holons) holarchischer Systeme wie es Ökosysteme seien, so dass auch eine Zuordnung zur Theorie kooperativer Systeme möglich erscheint. Für die zuerst genannte Zuordnung spricht aber, dass Kay offenbar Odums (1969) Charakterisierung reifer Ökosysteme zu-

stimmt, und vor allem, dass Holons als Systeme gedacht sind, die grundsätzlich Teile eines übergeordneten Systems sind: Sie sollen zwar (auch) autonom 'funktionieren', nicht aber sich isoliert voneinander reproduzieren können.

Kays Sukzessionstheorie unterscheidet sich in einem wichtigen Punkt von der Odums: Sukzessionsprozesse führen nach Kay nicht linear zu einem dauerhaften Endzustand, sondern stellen einen Zyklus von Energie akkumulierenden und akkumulierte Energie gebrauchenden Systemen dar. Man kann seine Sukzessionstheorie als thermodynamische Reformulierung der Theorien der *gap-phase dynamics* von Watt (1947) bzw. Mosaikzyklen von Remmert (1985, 1987, 1991) interpretieren, in denen eine zyklische Abfolge von Auf- und Abbauprozessen von Biomasse angenommen wird.<sup>321</sup> (Alle drei Theorien entsprechen Herders geschichtsphilosophischer These vom naturhaften Zyklus des Absterbens und Aufstehens von Kulturen; siehe S. 497.)

Mit ihrer thermodynamischen Betrachtungsweise kann Kays Ökosystemtheorie wie die der Brüder Odum Grundlage für die menschliche Steuerung natürlicher Ökosysteme sein. Kay sieht aber offenbar in natürlichen Ökosystemen nicht primär Systeme, die zu menschlichen Zwecken umkonstruierbar sind, sondern nachzuahmende Vorbilder für die Konstruktion künstlicher, industrieller Systeme: „(T)he behavior and structure of large scale... man-made systems should be as similar as possible to those exhibited by natural ecosystems“ (2002: 73; vgl. 1977: 75).

---

<sup>321</sup> In *Alex S. Watts* Theorie ist diese Annahme ein systematischer Hauptbestandteil: „The cycle of change in all communities is divisible into two parts, an upgrade and a downgrade. The upgrade series is essentially a process or set of processes resulting in a building up of plant material and of habitat potential and the downgrade a dispersion of these mainly by fungi, bacteria, insects, etc.“ (1947: 16). In *Hermann Remmerts* Theorie ist sie Teil der Beschreibung von Beispielen für Mosaikzyklen; so gelte für Buchenwald auf Buntsandstein: „Erst wenn der Wald zusammengebrochen und das Buchenlaub weitgehend zersetzt ist, gibt es nennenswerten Buchennachwuchs“ (1985: 508).

## 5.4 Theorien interaktionistischer Systeme

In diesem Kapitel befaße ich mich mit synökologischen Theorien, die sich der idealtypischen Theorie interaktionistischer Systeme zuordnen lassen, also ökologische Gesellschaften entweder als Zulassungs- / Permittenssysteme oder aber als Abhängigkeits- / Dependenzsysteme ansehen.

(1) Zunächst behandle ich *Remanes* Interpretation von Biozönosen. Er interpretiert sie entgegen Thienemann nicht als organische, sondern als Ermöglichungssysteme, aber wie dieser als diskrete Einheiten. (2) Als grundlegendes Beispiel für die Theorie eines Zulassungssystems stelle ich die nischentheoretische Konkurrenztheorie synökologischer Einheiten von *MacArthur* vor. (3) Anhand der Auffassung von *Grant* zeige ich dann, dass nicht alle Vertreter dieser Theorie mit *MacArthur* annehmen, die Evolution der Arten sei durch Konkurrenz induziert und gerichtet. Das bedeutet: Die Konkurrenztheorie kann in Bezug auf die Dispositionen der Arten mit einer Theorie von Ko-Individualität oder aber solitärer Individualität verbunden sein. (4) Die Erörterung von *Whittakers* Ansichten zeigt, wie eine Konkurrenztheorie mit der eines Ermöglichungssystemen kombinierbar ist und dass eine Kontinuumstheorie, wie sie *Gleason* vertritt, auch im Rahmen einer interaktionistischen Auffassung ökologischer Gesellschaften vertretbar ist. (5) *Diamonds* Konkurrenztheorie untersuche ich im Lichte der Frage, ob sie als Theorie eines kooperativen Systems anzusehen ist, in dem die Kooperation in gemeinsamem Ausschluss durch diffuse Konkurrenz besteht. (6) *Paine* und *Connell* halten beide Prädation für die wesentliche Ursache der Zusammensetzung ökologischer Gesellschaften. Während aber *Paine* mit seiner Auffassung im Rahmen der Konkurrenztheorie verbleibt, verlässt *Connell* diesen Rahmen teilweise. (7) Schließlich stelle ich die Überlegungen von *Hutchinson* zum 'Paradox des

Planktons' – wie er es nennt – dar. Seine Auflösung dieses Paradoxes zeigt, wie die klassische konkurrenztheoretische Annahme eines Gleichgewichtszustands relativiert werden kann, ohne das Forschungsprogramm der Konkurrenztheorie zu verlassen.

## **Remane: Biozöosen als Gesellschaften**

### *Zwei Ordnungsformen der Natur*

Adolf Remane (1939, 1950, 1968) widerspricht den zu seiner Zeit insbesondere in der deutschsprachigen Ökologie verbreiteten und tonangebenden Theorien,<sup>322</sup> in denen Biozöosen als Lebenseinheiten angesehen werden, die einzelnen Organismen mehr oder weniger vollständig entsprechen. Mit diesen Theorien teilt er zwar die Auffassung, dass in der Natur Kombinationen von Tier- und Pflanzenarten existieren, die aufgrund einer inneren Ordnung hohe Konstanz besitzen: „Es besteht also trotz der Zusammensetzung der lebenden Natur aus lauter [sich] dauernd verändernden und veränderlichen Teilen, eine auffällige Konstanz des Gesamtbildes über Hunderte und Tausende Jahre hinweg, und erst die extrem langsam verlaufende Phylogenie verändert dieses Grundsystem. ... Diese Dauer des Gesamtbildes ... kann in der Natur nur durch Ordnungsformen erreicht werden, in denen die Wirkung der Teile so koordiniert ist, daß der Komplex der Teile beständig wird“ (1950: 404 f.; vgl. ebd.: 410).

Jedoch ist er, im Gegensatz zur oben genannten Interpretation von Biozöosen, der Auffassung, dass diese Konstanz der Artenzusammensetzung durch eine Form von Ordnung

---

<sup>322</sup> Siehe insbesondere die Theorien von Friederichs 1927, 1929, 1955 u. Thienemann (siehe S. 205 ff.).

verursacht wird, die von kategorial anderer Art ist als diejenige, welche die Konstanz von Eigenschaften einzelner Organismen, Zellen, 'Zellstaaten' und sozialer Organisationen verursacht: „Bei einem genauen Studium ergibt sich nun die überraschende Tatsache, daß in der Natur zwei wesensverschiedene Ordnungsformen existieren, die Lebensgemeinschaften mit *biozönotischen Ordnungen* und die *funktionellen Ordnungen*“ (1950: 405, Herv. T. K.; vgl. 1968: 33).

Damit wendet er sich zugleich gegen Theorien, die einzelnen Organismen kein besonderes Ordnungsprinzip zuerkennen: „Die Besonderheit der funktionellen gegenüber der biocönotischen Ordnung ist oft nicht erkannt oder anerkannt worden, sei es, daß die Lebensgemeinschaften (Biocönosen) als Organismen höherer Ordnung bezeichnet wurden oder daß man in den Organismen nur einen Gleichgewichtszustand verschiedener Teile sehen wollte“ (1950: 407).

### *Biozönotische versus funktionelle Ordnung*

Was sind nun, nach Remane, die Charakteristika 'biozönotischer Ordnung', insbesondere im Unterschied zu 'funktioneller Ordnung'?

Biozönotische Ordnungen basieren nach Remane auf drei Prinzipien: (a) „Die Konstanz einer Biocönose ist durch die Gleichheit von Vermehrung und Vernichtung jeder ihrer Teilgebilde (Arten) bedingt“ (1950: 405). (b) „Das Stoffmaterial, das im Lebensraum Ausgangspunkt für das Wachsen und Gedeihen der Lebewesen ist, muß immer wieder so ergänzt werden, daß es Jahr für Jahr in etwa gleicher Menge zur Verfügung steht“ (ebd.: 405 f.). (c) Die einzelnen Arten müssen zueinander passen (ebd.: 406), wobei die passenden Arten durch interspezifische Beziehungen selektiert werden: „Aus dem sich treffenden Zufallsgemenge [der Arten, die einen freien Raum besiedeln] wird die Biocönose dadurch

aufgebaut, daß alle Arten, die sich nicht in das gegenseitige Wechselspiel von Ansprüchen und Bewirkungen irgendwie einfügen, ausgeschaltet werden. Es bleibt auf die Dauer nur das Zueinanderpassende. So können aus den verschiedensten Artenkombinationen geordnete Lebensgemeinschaften entstehen“ (ebd.).

Das impliziere aber nicht bzw. beruhe nicht darauf, dass die selektierten Arten in ihrer Existenz notwendig aufeinander angewiesen seien, weil die erforderlichen Bedingungen auf verschiedene Weise hergestellt werden könnten: „Die Einzelart ist dabei nicht an das Ganze gebunden, sondern an einen Ausschnitt notwendiger Lebensbedingungen, seine Existenzgrundlagen (Umwelt im Sinne H. Webers). Wer diese Grundlagen liefert, ist für die Existenz gleichgültig; ob ein Baum die nötige Milderung des Sonnenlichtes und der Verdunstung bewirkt oder der Schatten eines Hauses, ist für das Vorkommen schon eines Moores oder von manchen Collembolen gleichgültig. Die Lebensbedingungen sind hier speziell die physikalischen Bedingungen des Ortes. Infolgedessen kann eine Art in mehreren, sehr verschiedenen Lebensgemeinschaften gedeihen und ein Teil von ihnen sein. Ubi bene ibi patria“ (ebd.).

Die Unterschiede biozönotischer Ordnungen zu funktionellen Ordnungen betreffen vor allem das dritte Prinzip (c). Fünf der von Remane besprochenen Unterschiede seien im Folgenden behandelt:

(1) In funktionellen Ordnungen werden die Komponenten im System und durch das System aus dessen Anlagen heraus gebildet, es gilt also: 'Ubi natus, ibi patria' (1950: 407 f.). Biozönotische Ordnungen bestehen dagegen aus Komponenten, die außerhalb der Biozönose entstanden sind und die auch in dieser ihre Eigencharaktere bewahren (ebd.: 406, 410); „die Elemente werden mosaikartig zur Ordnung zusammengesetzt, es ist eine Komposition fertiger Teile“ (ebd.:

407). Die Komponenten biozönotischer Ordnungen besitzen demnach im Gegensatz zu denen funktioneller Ordnungen keine gemeinsame Geschichte oder Genese; sie erzeugen sich nicht wechselseitig. Allerdings schließt Remane nicht aus, dass sich eine Art einer Biozönose evolutiv an ihren Lebensraum anpasst und es zu einer kompensierenden evolutiven Gegenadaptation anderer Arten kommt (ebd.: Fußnote 1).

(2) Die Komponenten funktioneller Ordnungen sind aufgrund ihrer systemimmanenten Genese an diese gebunden, Komponenten biozönotischer Ordnungen dagegen nicht (ebd.: 408).

(3) Jene Komponenten sind durch funktionale Beziehungen verbunden, das heißt, die Eigenschaften bzw. Tätigkeiten der Komponenten dienen nicht ihrer Selbsterhaltung, sondern der Systemerhaltung: „Geschehnisse, die nicht der Erhaltung des tätigen Teils selbst, sondern direkt die Erhaltung des Gesamtsystems zur Folge haben, sind eben erst Funktionen im biologischen Sinne. ... Der Inhalt des Funktionsbegriffes setzt also ein höheres Bezugssystem voraus, er setzt aber auch voraus, daß die vielerlei Funktionen in einem Organismus nicht isoliert und beziehungslos, sondern koordiniert ablaufen“ (ebd.: 408). Während für funktionelle Ordnungen *Funktionsketten* konstitutiv sind, sind es in biozönotischen Ordnungen nur mehr oder weniger weit reichende *Abhängigkeitsketten* (ebd.: 408 f.). In Systemen mit organismischen Funktionsketten sind die Komponenten demnach durch ätiologische Funktionen verbunden und dienen dem System, in Systemen mit biozönotischen Abhängigkeitsketten dagegen beruht die Verbindung auf dispositionalen Funktionen<sup>323</sup> zwischen „Individual- und Artegoisten“ (1968: 33).

(4) Die Koexistenz wird in biozönotischen und funktionellen Ordnungen auf verschiedene Weise ermöglicht: In jenen ist Voraussetzung der Koexistenz die gegenseitige Kompensation von Vermehrung und Vernichtung, so dass der 'Kampf

---

<sup>323</sup> Remane fasst unter den Begriff der 'Funktion' nur, was ich als ätiologische Funktionen bezeichne.

ums Dasein' innerhalb der Einheit notwendig ist (1950: 410). „Hier gilt das Gesetz vom Gleichgewicht der Kräfte“ (1968: 33). In diesen dagegen ist der 'antagonistische Kampf der Teile' aufgehoben in positiven, funktionalen Beziehungen (1950: 410).

(5) Wird im Hinblick auf biozönotische oder aber funktionelle Ordnung von 'Einheit' gesprochen, so wird damit Unterschiedliches bezeichnet, denn jeder der beiden Typen von Einheit verdankt sich anderen Ursachen: Bei biozönotischen Einheiten wie einzelnen Seen, Wäldern und Assoziationen entspringt die „Abgrenzung und Größe ... nicht inneren Bedingungen, sondern allein den physikalisch-chemischen bzw. geographisch-klimatologischen Gegebenheiten des Ortes. ... In dem funktionellen System sind Größe und gegenseitige Abgrenzung der Einheiten im wesentlichen durch innere Anlagen und Entwicklungsvorgänge mitbestimmt“ (ebd.: 409). Remane sieht also, wie schon eingangs gesagt, in Biozönosen reale, diskrete Systeme und stimmt insofern mit Friederichs und Thienemann überein. Im Gegensatz zu ihnen bestimmt er aber als objektives Prinzip der Einheit bzw. Abgrenzung von Biozönosen nicht eine innere, sondern eine äußere Ursache: abiotische Standortbedingungen.

### *Interpretation*

Remane hält an der Idee fest, dass die Erde von sich aus in diskrete Einheiten aus Lebewesen (Biozönosen) und Lebensräumen gegliedert ist; er vertritt also – wie es in den von ihm kritisierten Theorien der Biozönose der Fall ist – einen *Systemrealismus*. Er widerspricht aber allen Theorien, die solche Einheiten als Organismen oder in Analogie zu ihnen interpretieren. Er unterscheidet strikt die funktionelle Ordnung einzelner Organismen von der biozönotischen Ordnung synökologischer Einheiten. Jene charakterisiert er als organi-



ches, diese als *interaktionistisches System*, das einen relativ konstanten Zustand durch ein Fließgleichgewicht aufrechterhält.

Da Remane vor allem von Abhängigkeitsketten zwischen den Organismen in Biozönosen spricht, aber fakultative wechselseitig vorteilhafte Beziehungen nicht als konstitutiv für sie anzusehen scheint, ordne ich seine Theorie der idealtypischen Theorie *einseitiger Ermöglichungssysteme* zu. Welchen Einfluss auf die Struktur von Biozönosen er Konkurrenzbeziehungen zuschreibt (Theorie eines Zulassungssystems), kann man seinen oben wiedergegebenen Auffassungen nicht entnehmen. Im Hinblick auf die *Disposition* der Organismen vertritt er tendenziell eine Theorie *solitärer Individualität*: Die Komponenten biozönotischer Ordnungen hätten einen Eigencharakter, den sie unabhängig von den anderen Komponenten entwickelt hätten; (die Dispositionen der Komponenten funktioneller Ordnungen, also einzelner Organismen, seien dagegen abhängig voneinander). Nach Remane sind also biozönotische Ordnungen mosaikartige Kompositionen unabhängiger, aber zueinander passender Teile.

Zieht man die Unterscheidung von Tönnies zwischen Gemeinschaft und Gesellschaft heran (siehe Fußnote 728 auf S. 495), so bestimmt Remane, entgegen Thienemann, biozönotische Ordnungen als Gesellschaften; als Gemeinschaften bestimmt er nur funktionelle Ordnungen.

## MacArthur: Koexistenz durch adaptive Ungleichheit

Als Nächstes schildere ich die Theorie von Robert H. MacArthur über ökologische Gesellschaften.<sup>324</sup> Seine Position steht exemplarisch für die Vielzahl nischentheoretischen Konkurrenztheorien.

Zuerst gehe ich auf MacArthurs Theorie der Zusammensetzung, Struktur und Entwicklung ökologischer Gesellschaften (von Tieren) ein, danach auf seine Theorie der Evolution der Arten solcher Gesellschaften. MacArthurs mathematische Begründungen und Erläuterungen sollen nicht behandelt werden, da sie für das Verständnis der Systemauffassung nicht erforderlich sind. Auch auf die Theorie der Inselbiogeographie (MacArthur & Wilson 1967), welche die Artenzahl auf Inseln erklärt, ohne auf ökologische Beziehungen und Eigenschaften (Konkurrenz, Nischen etc.) Bezug zu nehmen, gehe ich nicht ein.<sup>325</sup>

Vorab sei angemerkt, dass MacArthur seinen Nischenbegriff meines Wissens nicht explizit definiert. Vieles spricht aber dafür, dass er Hutchinsons Begriff der Anspruchsnische verwendet: zum Beispiel seine Vorstellung über ökologische Gesellschaften insgesamt, insbesondere die Theorie des *species packing*, seine Kommentare zu Nischenbegriffen (MacArthur 1968: 160) sowie sein Ziel, die Ressourcen-Koordinaten der Hutchinson-Nische zu betrachten (ebd.: 167). Zu beachten ist allerdings, dass unter der Anspruchsnische einer Art etwa seit den 1970er Jahren mehr und mehr nur noch ihre spezifische Weise der Ressourcennutzung verstanden wird, womit der Bezug auf Konditionalfaktoren und auf Fitness entfällt (Pianka 1980: 107 f.).

---

<sup>324</sup> In der Darstellung stütze ich mich auf MacArthur 1958, 1962, 1968, 1970, 1972, MacArthur et al. 1962, MacArthur & Levins 1964, 1967, MacArthur & MacArthur 1961, MacArthur & Pianka 1966 u. May & MacArthur 1972.

<sup>325</sup> Diese Theorie sieht Hubbell als Vorläufer seiner neutralistischen Theorie an; siehe S. 331.

## *Strukturierung ökologischer Gesellschaften durch Konkurrenz und Prädation*

Als Hauptursachen für die Verbreitung von Arten und für die Begrenzung der Diversität ökologischer Gesellschaften sieht MacArthur Konkurrenz und Prädation an: Ökologische Gesellschaften sind für ihn wesentlich eine „*Machinery of Competition and Predation*“ (1972: 21). „Both competition and predation appear now to be much more important in biogeography than people had formerly guessed“ (ebd.).

Die Inadäquatheit der alternativen These, die Verbreitung der meisten Arten sei durch die Erfüllung ihrer klimatischen Ansprüche (und Migration) bestimmt, zeige schon folgende Tatsache: Viele Pflanzenarten wüchsen zwar in botanischen Gärten etc. außerhalb ihres üblichen Verbreitungsgebiets, aber eben nur aufgrund einer Pflege, die Konkurrenten entferne (ebd.: 132). Der Einfluss nicht klimatischer Ursachen, insbesondere von Konkurrenz um Ressourcen, zeige sich im Verbreitungsmuster ähnlicher Arten (ebd.: 92, 95, 132 ff.), beispielsweise gelte: „In any case, the southern edges of species' ranges show many cases of nonclimatic range limitation, many of which are competitive“ (ebd.: 137). Einen Nachweis für eine Strukturierung durch Konkurrenz liefere auch die Studie von Diamond (1972) über Bergvögel in Neu Guinea: „This compression of altitudinal range in the zone of sympatry compared to altitudinal range outside the zone of sympatry is a clear demonstration of niche compression due to competition“ (MacArthur 1972: 74). Ein guter Beleg für die Bedeutung von Konkurrenz sei zudem das häufig beobachtete Phänomen, dass bei Arten auf Inseln Nischen- bzw. Habitatausweitung (*niche / habitat expansion*) zu beobachten ist – weil auf dem Festland vorkommende Konkurrenten fehlen (1968: 169 f., 1972: 111-117).

Dem möglichen Einwand, Konkurrenz trete zu selten auf, um relevant zu sein, hält er entgegen: „Notice that to be im-

portant they [competition and predation] don't need to occur very often. For example, if food is scarce enough just 1 year in 20 to cause severe competition between two bird species, the inferior one is eliminated, and if the area of scarcity is large, the inferior species may take more than the next 19 years to reinvade. In other words, the better competitor may exclude the other species even though in a habitat where both could normally coexist an observer might only witness severe competition 1 year in 20.<sup>326</sup> This is the main reason most evidence for competition is from biogeographers. The ecologist watching the populations may well not see them competing severely although the biogeographer has strong evidence that competition must sometimes occur“ (1972: 21).

### *Koexistenz durch Ressourcen- und Habitatunterteilung*

Nach MacArthur gilt grundsätzlich das *Konkurrenzausschlussprinzip*<sup>327</sup>: „If the species' requirements are sufficiently similar, ... only one will be able to persist“ (1958: 599; vgl. MacArthur & Levins 1964: 1207). Als notwendige Bedingung für die Koexistenz zweier Arten formuliert er: „Actually, to permit coexistence it seems necessary that each species, when very abundant, should inhibit its own further increase more than it inhibits the other's“<sup>328</sup> (1958: 600; vgl. ebd.: 617,

---

<sup>326</sup> MacArthur nimmt Folgen seltener Mangelsituationen an, die konträr sind zu denen, die Wiens für so genannte '*bottleneck episodes*' annimmt (siehe S. 316 ff.).

<sup>327</sup> MacArthur (1958: 704) nennt es wie Hutchinson (1957: 417) das *Volterra-Gause-Prinzip*. Zum Konkurrenzausschlussprinzip siehe Hardin 1960: Begon et al. 1986: 259 f.

<sup>328</sup> Das Verhältnis, in dem die intraspezifische zur interspezifischen Beeinträchtigung des Populationswachstums steht, wird durch den sogenannten *Konkurrenzkoefizienten*  $\alpha$  quantifiziert: Dieser gibt die Reduktion der Wachstumsrate der Art *A* durch ein zusätzliches Individuum der Art *B* an im Verhältnis zur Reduktion durch ein zusätzliches Individuum der Art *A*. (Vgl. Begon et al. 1986: 255, Levins 1968: 51, MacArthur 1972: 34 f.)

1972: 119). Diese Bedingung sei nur dann erfüllt, wenn eine derartige Ressourcen-Aufteilung gegeben sei, dass für jede Art eine andere Ressource limitierend ist: „This is probably equivalent to saying that species divide up the resources of a community in such a way that each species is limited by a different factor“ (1958: 617; vgl. ebd.: 600, MacArthur & Levins 1964: 1207).

Wie viele Arten in einem Habitat existieren können, ist demnach davon abhängig, wie viele verschiedene Ressourcen es in ihm gibt. Das wiederum ist nach MacArthur von zwei Einflussfaktoren abhängig: der *Heterogenität des Habitats* und dem *Spezialisierungsgrad der Arten*, die dort vorkommen können. Dabei sei die Heterogenität des Habitats immer relativ zu den Eigenschaften der Arten. MacArthur unterscheidet zwei idealtypische Fälle:<sup>329</sup> Koexistenz in feinkörnigen und in grobkörnigen Habitaten<sup>330</sup>.

(1) Feinkörnig (*fine-grained*) ist ein Habitat relativ zu einer Art, wenn die Ressourcen und sonstigen Bedingungen in ihm so homogen verteilt sind oder aber wenn räumliche Ausschnitte (*patches*) des Habitats mit unterschiedlichen Bedingungen so klein sind, dass die Art Ausschnitte mit bestimmten Bedingungen nicht bevorzugt nutzen kann; in diesem Fall sind die Durchschnittsbedingungen für die Existenzmöglichkeit der Art relevant. (2) Wenn die oben genannten Bedingungen nicht vorliegen, wird das Habitat grobkörnig genannt (*coarse-grained*); dann sind die Bedin-

---

<sup>329</sup> Siehe MacArthur & Levins 1964: 1207-1210, MacArthur 1968: 161-167, Levins 1968: 18. Vgl. Wimsatt 1986: 282-284.

<sup>330</sup> MacArthur & Levins sprechen von fein- und grobkörniger *Umwelt* (*environment*). Da der Umweltbegriff jedoch kein räumlicher Begriff ist (siehe S. 119 dieser Arbeit), kann eine Umwelt nicht fein- oder grobkörnig sein, da diese Begriffe die Weise der Unterteilung von physikalischen / geographischen Räumen beschreiben. Also müssen MacArthur & Levins die Unterteilung von *Habitaten* meinen.

gungen der bevorzugt genutzten Ausschnitte für die Existenzmöglichkeit der Art relevant.

(Zu 1) Für feinkörnige Habitats nimmt MacArthur an, dass Koexistenz in der Regel ausschließlich mittels Ressourcenunterteilung (*resource subdivision*)<sup>331</sup> möglich ist (1968: 162). Durch Ressourcenunterteilung können maximal so viele Arten persistieren wie verschiedenartige Ressourcen vorkommen<sup>332</sup> (ebd.: 163, 166).

(Zu 2) In grobkörnigen Habitats dagegen ist auch Koexistenz durch Habitatunterteilung (*habitat subdivision / separation*) möglich, wobei im Falle einer einzigen Ressource im Gesamthabitat – sieht man von allen anderen Einflussfaktoren ab – maximal so viele Arten koexistieren können, wie Typen von Ausschnitten (*patches*) vorkommen.<sup>333</sup> Als Beispiel für eine Habitatunterteilung dient ihm, dass die verschiedenen Laubsänger-Arten ihre Nahrung in verschiedenen Höhen von Bäumen suchen (1958: 602-608, MacArthur & MacArthur 1961).

Wie viele verschiedene Ressourcen innerhalb eines Habitats existierten und ob es grob- oder feinkörnig sei, hänge ab vom *Spezialisierungsgrad* der dort potenziell vorkommenden Arten: „The way in which they [the related species] differ is related to the specialized ways they have of using resources, which ways in turn control numbers of coexisting species“ (MacArthur & Levins 1964: 1207). Diese Spezialisierung könne auf verschiedene Ressourcen oder Dimensionen des

---

<sup>331</sup> Heutzutage wird zumeist von Ressourcen-Aufteilung (*resource partitioning*) gesprochen. MacArthur (1958: 617) spricht von „the divers ways in which the resources of a community can be partitioned.“ Zum Begriff der Ressourcenaufteilung siehe Schoener 1974, 1986a, 1987, Walter 1991.

<sup>332</sup> Tilman 1982 widerspricht dieser grundlegenden Annahme der klassischen Konkurrenztheorie mit seiner *resource-ratio competition theory*. Vgl. Wiens 1983a, Begon et al. 1986: 283-288.

<sup>333</sup> Siehe MacArthur 1958: 617, 1968: 163, 166, 1972: 25, MacArthur & Levins 1967: 385, MacArthur & MacArthur 1961.

Nischenraumes<sup>334</sup> erfolgen (z. B. auf Samen oder Blätter als Nahrung) und auf verschiedene Wertebereiche des Gradienten einer Nischendimension (z. B. auf kleine oder große Samen).

Wie viele Arten in einem Habitat koexistieren könnten, ergebe sich dann wie folgt: „The total number of species is proportional to the total range of the environment divided by the niche breadth of the species“ (MacArthur & Levins 1967: 384 f.). Die Abundanz jeder Art werde ungefähr bestimmt durch die Anzahl der für sie passenden Ausschnitte (MacArthur et al. 1962). Als „*limiting similarity*“ bezeichnen MacArthur und Levins (1964, 1967) die maximal mögliche Ähnlichkeit in der Ressourcennutzung koexistierender Arten. MacArthur hebt hervor, dass diese oft nicht durch Konkurrenz mit einer einzigen Art bestimmt sei, sondern häufig durch Konkurrenz mit mehreren Arten. Dies nennt er *diffuse Konkurrenz*: „Several competitors can much more easily outcompete and eliminate a species than a single competitor can. This is called diffuse competition. Even three species may be packed so tightly that the middle one has almost no chance“ (1972: 29).

Falls zwei Arten nicht in demselben Habitat, nicht sympatrisch koexistieren können, ist ihre allopatrische Koexistenz in verschiedenen Habitaten einer Region möglich, sofern mindestens eine der folgenden Bedingungen erfüllt ist: (1) Aufgrund von Konditionalfaktoren sind nicht alle Habitats durch die konkurrenzstärkere Art besiedelbar (1972: 142); das heißt, die Fundamentalnische der konkurrenzschwächeren Art liegt mindestens teilweise außerhalb der Fundamentalnische der konkurrenzstärkeren Art. (2) Zwei Habitats sind zwar von beiden Arten besiedelbar, aber jede Art ist in einem von beiden die konkurrenzstärkere: „(T)he closer two species

---

<sup>334</sup> Zu den Begriffen Nischenraum und -dimension siehe S. 165.

are and hence the more they compete, the smaller the geographical zone of overlap between them. But unless one species is uniformly superior to another in every habitat, they will not exterminate the other completely“ (ebd.: 92). Das heißt, innerhalb des räumlichen Schnittbereichs der Fundamentalnischen der beiden Arten hat jede Art eine von der anderen unterschiedene Realnische. Diese zweite Form allopatrischer Koexistenz gehe, zumindest für eine der beiden Arten, mit einer Einschränkung des Umfangs von Habitaten einher, die sie besiedeln könne (*habitat contraction*) (1968: 170, 1972: 143). (Heutzutage spricht man zumeist von *habitat compression* oder *habitat shift*.)

### *Species packing: Sukzession zur optimalen Ressourcennutzung*

Die Entwicklung einer ökologischen Gesellschaft besteht für MacArthur in der Optimierung von Ressourcennutzung durch einen Vorgang, den er als *species packing* bezeichnet (MacArthur & Levins 1967, MacArthur 1970, 1969: 1369). Durch Konkurrenz um Ressourcen bilde sich diejenige Kombination von Arten und deren Abundanzen aus, welche die Gesamtheit der vorhandenen Ressourcen in optimaler Weise nutze; das bedeute, dass das Integral aller Nutzungskurven dem Ressourcenangebot entspreche (1970: 1-6). „The utilizations of these consumers are adjusted to be a *best fit* of the available production“ (ebd.: 6); „certain competitive assemblages of species reach equilibrium when their abundances are such that resource utilization best matches the useful production“ (1972: 237). Das fasst MacArthur als Resultat einer Optimierung durch Versuch und Irrtum auf: „As various new species attempt to invade, only those succeed that can improve the matching, and a typical mainland community can be viewed as one that has tried all locally available species



and has kept those that will improve the matching“ (ebd.; vgl. 1970: 4 u. J. Price 1980: 501 f.).

In dieser Weise optimierte Gesellschaften befänden sich in einem Gleichgewichtszustand<sup>335</sup> und seien weitgehend, aber nie vollständig, gesättigt (*saturated*); es gibt also kaum noch (Ansiedelungschancen für) potenzielle Invasoren (1969: 1371). Denn die Arten einer solchen Gesellschaft bilden eine kontinuierliche Abfolge nicht oder relativ wenig überlappenden Nischen<sup>336</sup> (1957), wobei jede Art die Ressourcen ihrer Nische in einer Weise nutzt, die durch natürliche Selektion optimiert ist (1962: 1897). Absolut gesättigt könne eine Gesellschaft nicht sein, weil immer eine Art einwandern könne, die entweder eine bereits vorkommende verdrängt oder den Nischenraum zu unterteilen vermag: „(I)n a constant environment there is almost no limit to the number of species which can improve to fit and hence be packed in“ (1970: 6).

MacArthur geht davon aus, dass es immer genau einen Optimal- und Gleichgewichtszustand gibt, der sich unabhängig von der Reihenfolge ausbildet, in der sich die Arten etablieren.<sup>337</sup> Dieser Gleichgewichtszustand sei aber nicht dauerhaft konstant (nicht statisch im Sinne eines Fließgleichgewichts); vielmehr fluktuieren die Verbreitung von Arten mit den Fluktuationen des Klimas und anderer Standortbedingungen (1972: 144 f.).

Wie viele Arten in ein Habitat 'gepackt' werden können, hänge von folgenden Faktoren ab: „In summary, we see that

---

<sup>335</sup> MacArthur diskutiert auch Fälle, in denen es kein stabiles Gleichgewicht gibt (siehe 1972: 31).

<sup>336</sup> Den Begriff der Nischenüberlappung definiert J. Price (1980: 501) folgendermaßen: „*Niche overlap*: the extent to which competition between populations of two or more species in the same hyperspace for a given resource is direct; or, the joint use of resources by several coexisting species (Harner and Whitmore, 1977).“

<sup>337</sup> Dagegen entwickelt May (1977) eine Theorie alternativer Gleichgewichtszustände von Ökosystemen (siehe S. 289 dieser Arbeit).

species packing can be close if the  $K$ 's<sup>338</sup> are uniform, if the niche dimension is high, or if niche-breadth,  $H$ , is small.  $H$  tends to increase when the environment is uncertain and when food density is low, so that, in turn, packing can be tighter in a predictable or productive environment“ (MacArthur & Levins 1967: 381).

### *Species packing unter nicht konstanten Umweltbedingungen*

Wie viele Arten in einem Habitat dauerhaft koexistieren können, ist nach MacArthur positiv korreliert mit der *Konstanz der Umweltbedingungen*.

Regelmäßige Schwankungen könnten eine Vergrößerung des Spektrums genutzter Ressourcen, also der Nischenbreite, erforderlich machen. Beispielsweise müsse in Gebieten mit jahreszeitlich wechselnden Umweltbedingungen von einer biologischen Art in der Regel mehr als eine Ressourcendimensionen genutzt werden, um ganzjährig genügend Nahrung zu finden. Tropische Arten könnten sich dagegen auf eine einzige Ressource spezialisieren. (1972: 179)

Unregelmäßige Schwankungen, sogenannte Fluktuationen, verringerten die maximal mögliche Anzahl koexistierender Arten, weil jede der koexistierenden Arten eine Nische benötige, die so breit sei, dass sie ihr auch unter den für sie ungünstigsten Bedingungen zu existieren erlaube: „In a randomly fluctuating environment, it is not enough that all the eigenvalues be positive,<sup>339</sup> but rather they should be

---

<sup>338</sup>  $K$ , das für die sogenannte Tragfähigkeit der Umwelt steht, bezeichnet hier das Integral der Nutzung von Ressourcen (*total resource utilization*) durch eine Art oder die Summe der Nutzungswahrscheinlichkeiten  $U$  entlang von Ressourcengradienten  $R$  (MacArthur & Levins 1967: 379).

<sup>339</sup> In einer sogenannten *community matrix* der Konkurrenzoeffizient (siehe Fußnote 328) muss jede Art einer im Gleichgewicht befindlichen Gesellschaft mindestens einen Konkurrenzoeffizienten von Null im Verhältnis zu *allen* Arten der Gesellschaft besitzen; andern-

bounded away from zero by an amount roughly proportional to the environmental noise level“ (May & MacArthur 1972: 1111; vgl. MacArthur 1970: 6). „Niche breadth is increased with increased environmental uncertainty“ (MacArthur & Levins 1967: 385).

Allgemein gelte also: „The more variable the environment, the fewer competitors it will hold“ (1970: 11; vgl. May & MacArthur 1972: 1109<sup>340</sup>).

### *Der Einfluss von Prädation und Geschichte*

MacArthur integriert in seine Konkurrenztheorie die Ansicht, dass durch *Prädation* die Prinzipien der Strukturierung ökologischer Gesellschaften stark verändert werden können: Wenn Prädation verhindere, dass irgendeine Art häufig werde, sei die Aufteilung von Ressourcen und damit die Konkurrenzstärke im Hinblick auf deren Nutzung irrelevant. Prädatoren könnten die Koexistenz von (zusätzlichen) Arten ermöglichen, zum Beispiel indem sie häufige Arten häufiger konsumierten oder indem sie, wie Paine beschrieben habe,<sup>341</sup> ein Mosaik unterschiedlicher Sukzessionsstadien verursachen. MacArthur schränkt also den Geltungsbereich der Konkurrenztheorie ein, der zufolge die dauerhafte Koexistenz von  $N$  Arten in einem homogenen (feinkörnigen) Habitat mindestens  $N$  Ressourcen erfordert: Wenn konkurrierende Arten in ihrer Populationsentwicklung durch Prädatoren begrenzt werden, können bei  $N$  Ressourcen mehr als  $N$  Arten koexistieren. Ob Prädation oder Konkurrenz bestimmend sei für die Struktur einer ökologischen Gesellschaft, hänge von der Struktur der Umwelt ab. (1970: 9, 1972: 191-194)

---

falls unterläge sie dem Konkurrenzausschluss. Vgl. Hutchinson 1965: 31 f., Levins 1968: 50-53.

<sup>340</sup> Siehe auch Caswell 1976: 328 f.

<sup>341</sup> Zur Theorie von Paine 1966 siehe S. 289 dieser Arbeit.

Eine zweite Einschränkung des Geltungsbereichs der Konkurrenztheorie sieht MacArthur in *geschichtlichen Prozessen*, die verhindern könnten, dass Zusammensetzung und Artenzahl einer ökologischen Gesellschaft durch Konkurrenz bestimmt würden. So erkläre sich durch die Eiszeiten in Europa, dass hier Habitate im Vergleich zu ähnlichen in Nordamerika eine geringere Zahl von Baumarten aufweisen. (1972: 174<sup>342</sup>)

Wenn eine ökologische Gesellschaft nicht durch Konkurrenz strukturiert zu sein scheine, so impliziere dies also keine Widerlegung der Konkurrenztheorie: „When other factors than competition limit species diversity, such as predation or history, then there is no reason to expect this theory to be relevant“ (1968: 169).

### *Nischendifferenzierung durch konkurrenzgeleitete Evolution*

Koexistenz beruht nach MacArthur auf Ressourcen- und Habitatunterteilung in der sogenannten ökologischen Zeit.<sup>343</sup> Die Weise der Unterteilung werde durch die Beschaffenheit des Habitats einerseits und durch die Fundamentalnischen der Arten und ihre Konkurrenzstärke in deren Teilvolumina andererseits festgelegt. Wie sollen die unterschiedlichen Fundamentalnischen und die Konkurrenzstärke der Arten in der sogenannten evolutionären Zeit entstanden sein?

---

<sup>342</sup> Ausführlicher zum Einfluss der Geschichte siehe MacArthur 1972: 239-251.

<sup>343</sup> In der Ökologie ist es üblich, als Prozesse in der *ökologischen Zeit* solche zu bezeichnen, die innerhalb einer oder weniger Generationen der betrachteten Arten von Organismen ablaufen, als Prozesse in der *evolutionären Zeit* solche, die sich über viele Generationen erstrecken. Anlass für diese Unterscheidung ist, dass die als relevant geltenden Evolutionsprozesse (insbesondere Artbildung) wesentlich langsamer verlaufen als ökologische Prozesse. Vgl. Davies 1986: 269, Diamond & Case 1986a: 66, Hubbell & Foster 1986: 317, Price 1984: 365, 1984a, Wiens et al. 1986: 149 f.

Offensichtlich begreift MacArthur Evolution grundsätzlich entsprechend der adaptationistischen synthetischen Theorie. Demnach hat Evolution vier Ursachen: Mutation und Rekombination, genetische Drift,<sup>344</sup> Migration und natürliche Selektion durch die Umwelt; aber die natürliche Selektion durch die Umwelt ist die einzige Ursache, die eine gerichtete Veränderung bewirkt und somit Evolution erklärt (Adaptationismus).

MacArthur hält (Konkurrenz um) limitierende Ressourcen für denjenigen Umweltfaktor, welcher der Evolution ihre Richtung gibt.<sup>345</sup> Evolution deutet er als einen Prozess, der durch das Zusammenspiel von Konkurrenzvermeidung und Effizienzsteigerung der Ressourcennutzung bestimmt ist: Gesteuert durch Ressourcenkonkurrenz führt sie zu einer *Divergenz* der bereits bestehenden Arten,<sup>346</sup> die so beschaffen ist, dass sich deren Konkurrenz verringert. Dazu kommt es, weil Arten einen Selektionsvorteil haben, die entweder auf die Nutzung bestimmter Ressourcen oder auf die Nutzung von Ressourcen innerhalb eines bestimmten Wertebereichs von Konditionalfaktoren spezialisiert sind: Wenn zwei Arten dieselbe limitierende Ressource nutzen, dann konkurrieren sie; Konkurrenz ist für beide Arten, auch für die konkurrenzstärkere, nachteilig. Wenn sich innerhalb der Population einer der beiden Arten zufällig ein Phänotyp ausbildet, der sich in der Ressourcennutzung von den Organismen der anderen Art stärker unterscheidet als die anderen Organismen seiner Art, also eine geringere Nischenüberlappung mit Konkurrenten aufweist, konkurriert dieser Phänotyp weniger stark<sup>347</sup> und

---

<sup>344</sup> Zur Theorie genetischer Drift siehe Fußnote 438 auf S. 333.

<sup>345</sup> Konditionalfaktoren bestimmen nach MacArthur nur die Grenzen, innerhalb derer die Evolution von Tierarten durch interspezifische Konkurrenz bestimmt wird (1968: 159).

<sup>346</sup> Dagegen nimmt Hubbell an, dass Evolution zu Konvergenz führt (siehe S. 339).

<sup>347</sup> Vgl. z. B. Pianka 1974, 1980, Schoener 1974, 1982, Winemiller & Pianka 1990.

besitzt deshalb eine überdurchschnittliche Fitness. Folglich führt die Evolution durch natürliche Selektion, früher oder später, dazu, dass sich die Arten in ihren Nischen immer stärker unterscheiden; Evolution resultiert also in einer Verringerung der Nischenüberlappung koexistierender Arten durch Spezialisierung, also Verringerung der Nischenbreite (*niche width*<sup>348</sup>). Diesen evolutionären Prozess divergenz-erzeugender natürlicher Selektion mit Spezialisierung auf alternative Ressourcen nennt man heutzutage zumeist *Nischendifferenzierung (niche differentiation)*.<sup>349</sup>

Nach MacArthur ist das idealtypische Resultat von Nischendifferenzierung sei ein Zustand relativ konkurrenzarmer allopatrischer oder sympatrischer Koexistenz spezialisierter Arten: Die Nischenräume der Arten erstrecken sich durch Spezialisierung auf verschiedene Ressourcen (z. B. Blätter versus Samen) in verschiedenen Dimensionen und in verschiedene Abschnitte dieser Dimensionen (z. B. Samen bis 5 mm Größe versus Samen größer als 5 mm). Das bewirkt, dass die Fundamentalnischen solcher Arten sich immer weniger überlappen oder zumindest die Realnische jeder Art sich immer mehr dem Optimalbereich ihrer Fundamentalnische annähert.

Die Evolution führt nach MacArthur einerseits dazu, dass die Nischen bestehender Arten immer gleichmäßiger entlang der Gradienten limitierender Ressourcen angeordnet sind. Zudem führt sie dazu, dass immer mehr Arten einen bestimmten

---

<sup>348</sup> Nischenweite (*niche width*) wird durch van Valen (1965: 378) so definiert: „By 'niche width' I mean the proportion of the total multi-dimensional space of limiting resources used by a species or segment of a community.“ Vgl. Giller 1984: 11.

<sup>349</sup> Siehe zum gesamten Absatz MacArthur & Levins 1964, 1967, Levins 1968. Die Aussagen von Levins 1968 sind hier relevant, weil MacArthur (1968: 161) sagt: „Levins has discussed the evolution of the niche in a fashion which I cannot improve“. MacArthur sagt nicht, auf welche Texte von Levins er sich bezieht, vermutlich meint er die Artikelserie Levins 1962, 1963, 1964, 1964a, 1965, 1967. Die dort entwickelten Auffassungen sind in Levins 1968 zusammengefasst.

Nischenraum nutzen, immer mehr Nischen immer dichter an den Ressourcengradienten entlang angeordnet sind (1970; vgl. Whittaker 1972: 215 f.). Zu diesem evolutionären *species packing* komme es zum Beispiel, indem eine Art sich in zwei Arten aufspalte. Begrenzt werde das evolutionäre *species packing* durch die *limiting similarity* zwischen Arten: „There is a[n]... evolutionary limit,  $L$ , to the similarity of two coexisting species such that a) If two species are more similar than  $L$ , a third intermediate species will *converge* toward the nearer of the pair. b) If two species are more different than  $L$ , a third intermediate species will diverge from either toward a phenotype intermediate between the two“ (MacArthur & Levins 1967: 385).

MacArthurs Theorie, dass Ressourcenkonkurrenz evolutionäre Nischendifferenzierung induziert, hat *zwei wichtige Voraussetzungen*:

(1) Er nimmt an, dass Spezialisierung zu erhöhter Effektivität in der Ressourcennutzung führt (1972: 61). Diese Effektivität entscheidet über den Konkurrenzausschluss: Diejenige Art, welche eine Ressource (a) effektiver ausbeuten und (b) effektiver zur Populationserhaltung nutzen kann, senkt das Vorkommen der limitierenden Ressource unter denjenigen Wert, der den konkurrierenden Arten die dauerhafte Existenz ermöglicht (*threshold value / density*).<sup>350</sup> Deshalb haben Spezialisten einen Konkurrenzvorteil gegenüber Generalisten, außer wenn der Effektivitätsgewinn zum Beispiel konkterkariert wird durch den höheren Zeit- und Energieaufwand, um die speziellere und damit seltenere Ressource zu erreichen (MacArthur & Pianka 1966<sup>351</sup>).

(2) Jede Spezialisierung auf die Nutzung bestimmter Ressourcen (unter bestimmten abiotischen Standortbedingungen)

---

<sup>350</sup> Vgl. Nicholson 1954: 13, 30, Diamond 1978: 328.

<sup>351</sup> MacArthur & Pianka (1966: 603) sprechen diesbezüglich von „optimal allocation of time and energy expenditures“.

ist mit Nachteilen – sogenannten *trade offs* – in Bezug auf die Nutzung anderer Ressourcen (oder derselben Ressource unter anderen Standortfaktoren) verbunden.<sup>352</sup> Deshalb kann keine Art entstehen, die anderen Arten in jeder Hinsicht und unter allen Umständen überlegen ist (1972: 61). (Arten, die dies wären, hat Tilman 1982 als *superspecies* bezeichnet.) Normalerweise ist es so, dass von zwei Arten, die um zwei limitierende, erschöpfbare Ressourcen konkurrieren, die Art *A* aufgrund von Spezialisierung eine geringere Menge der Ressource *X* benötigt als die Art *B*, um als Population zu persistieren (das sogenannte *R* ist kleiner), wohingegen die Art *B* aufgrund von Spezialisierung ein kleineres *R* hinsichtlich der Ressource *Y* besitzt als die Art *A*. Entsprechend nimmt Levins<sup>353</sup> (1968: 14 f.) an: Das Integral der Fitnesskurven für alle Umweltfaktoren hat für alle Arten einen konstanten Wert (*principle of allocation*). Wenn also zum Beispiel durch Spezialisierung die Fitness eines Phänotyps beim optimalen Wert eines Umweltfaktors zunimmt, so wird sein Toleranzbereich schmaler bzw. die Fitnesskurve verläuft im Toleranzbereich flacher.

Unter diesen beiden Voraussetzungen ist gewährleistet, dass es zur Spezialisierung kommt, und ausgeschlossen, dass eine biologische Art die Nutzung von immer mehr Ressourcen monopolisiert. Damit ist die Möglichkeit gegeben, dass sich viele Monopole für eine jeweils begrenzte Anzahl von Ressourcendimensionen oder / und einen begrenzten Abschnitt eines Ressourcengradienten ausbilden: „(A) harvester cannot be simultaneously perfect at several jobs; perfection in one involves reduced efficiency in another, and if an organism must try to harvest in various ways, it must compromise its

---

<sup>352</sup> Tilman (2004: 10854) spricht deshalb von „tradeoff-based niche theories of resource competition and community structure“ (im Original hervorgehoben).

<sup>353</sup> Warum die Aussagen von Levins hier relevant ist, habe ich in Fußnote 349 erläutert.



efficiency in each. But since competition often puts a premium on efficiency,<sup>354</sup> this assumption implies a division of labor among specialists. It is the ultimate reason we have so many species“ (1972: 61). Weil es *trade-offs* in Bezug auf die Nutzung von Ressourcen gebe, sei innerhalb einer lokalen Gesellschaft ein sogenannter differentieller Gebrauch von Ressourcen (*differential use of resource types*) möglich. Entsprechend verhalte es sich für die Nutzung derselben Ressourcen unter verschiedenen Standortbedingungen (*trade-offs* in Bezug auf die Konditionalfaktoren); so werde Habitat- aufteilung möglich.<sup>355</sup>

### *Interpretation*

Die Theorie von MacArthur lässt sich so zusammenfassen: Die Struktur und Entwicklung ökologischer Gesellschaften sind im Wesentlichen durch interspezifische Beziehungen zu erklären, vor allem durch Konkurrenz um limitierende Ressourcen. Konditionalfaktoren bestimmen zwar, welche Arten der Flora und Fauna potenziell zu einer Gesellschaft gehören und miteinander konkurrieren können, aber welche faktisch zu ihr gehören, wird durch Konkurrenz bestimmt.

Die Sukzession von Gesellschaften besteht darin, dass sich diejenige Kombination von Arten und ihren Abundanzen ausbildet, welche die vorhandenen Ressourcen in optimaler Weise nutzt. Die Evolution der Arten führt zur Divergenz in Form von Nischendifferenzierung, weil diese mit einem Se-

---

<sup>354</sup> „(U)nless one type of competitor can pollute the resource so that the other type cannot use it, natural selection seems always to decrease the density of limiting resource required to maintain the population at a constant level“ (MacArthur 1962: 1897).

<sup>355</sup> *Trade-offs* werden seit den 1980er Jahren verstärkt als Mechanismus für Koexistenz interpretiert. Siehe z. B. Tilman 1982, Shmida & Ellener 1984, Brown 1989, Rosenzweig 1995, Kneitel & Case 2004, Hubbell 2005: 167. Speziell zur Annahme von *trade-offs* bei MacArthur 1972 siehe Kneitel & Case 2004: 70 f.

lektionsvorteil einhergeht; die interspezifischen Beziehungen (der Vorfahren) erklären die Differenzen zwischen den Arten. Andere interspezifische Beziehungen wie Prädation und auch geschichtliche Ereignisse, die zu Floren- und Faunenreduktionen geführt haben, können die Wirksamkeit von Konkurrenz als Entwicklungsprinzip einschränken. MacArthurs Theorie ist demnach der idealtypischen Theorie von *Zulassungssystemen* und von *Ko-Individualität* zuzuordnen.

Sind ökologische Gesellschaften Einheiten, die objektive Realität haben? Die Antwort auf diese Frage muss nach MacArthur offen bleiben. Sie hänge ab davon, welcher Grad der Synchronizität in der Verbreitung von Arten besteht: „A critical question remains: Do different plant species change synchronously, or does each have independent distribution? If they change synchronously, vegetation types are more than a mere convenience; they are real and hence necessary as a subject of study“ (1972: 161; vgl. ebd.: 71, 127).

Wenngleich MacArthur also, anders als Clements, Odum, Thienemann und auch als Remane, nicht mehr eindeutig für einen Systemrealismus plädiert, so gilt doch: „MacArthur, like Odum or Clements, had tried to make nature into a single, coherent picture where all the pieces fitted firmly together“ (Worster 1994: 400). Das 'Gesamtbild' Erde mag zwar nicht in klar abgegrenzte 'Einzelbilder' gegliedert sein, aber für MacArthur ist die Komposition jedes Ausschnittes – abgesehen von historischen Ereignissen – determiniert durch das universelle, quantitativ bestimmbare Entwicklungsprinzip der Optimierung von Ressourcennutzung.

So wird, wie in den Theorien organischer Systeme, die Gesamtheit der Arten eines Habitats als Einheit gedacht; aber diese Einheit gründet nicht in wechselseitig die Existenz ermöglichenden Beziehungen, sondern in der gesellschaftlichen Determination individueller, konkurrierender Möglichkeiten egoistischer Selbstreproduktion.

## **Grant: Koexistenz durch präadaptive Ungleichheit**

Peter R. Grant (1975) entwirft eine Variante der synökologischen Konkurrenztheorie. Er hält an der Annahme fest, dass nur diejenigen Arten koexistieren können, die sich in ihren Anspruchs-Nischen genügend unterscheiden, widerspricht aber der Annahme, dass die erforderlichen Nischendifferenzen durch Konkurrenz induziert worden sind. Statt dessen betont er die Bedeutung von Unterschieden, die bereits vor dem gemeinsamen, sympatrischen Vorkommen in allopatrischen Vorkommen evoluiert waren.<sup>356</sup> Ausgangspunkt von Grants Theorie ist seine Kritik an der konkurrenztheoretischen Erklärung von Phänomenen der Merkmalsverschiebung (*character displacement*).

### *Exkurs: Die Theorie des 'character displacement'*

Als Merkmalsverschiebung haben William L. Brown und Edward O. Wilson (1956: 63) folgendes Phänomen bezeichnet: „*Character displacement* is the situation in which, when two species of animals overlap geographically, the differences between them are accentuated in the zone of sympatry and weakened or lost entirely in the parts of their ranges outside this zone [*character release*]. The characters involved in this dual divergence-convergence pattern may be morphological, ecological, behavioral, or physiological.“<sup>357</sup>

Dieses Phänomen werde verursacht durch die ein- oder wechselseitige Beeinflussung der Evolution derjenigen Arten, die Merkmalsverschiebung zeigten (1956: 59, 63). Es handle

---

<sup>356</sup> Eine ähnliche Auffassung vertritt Connell 1980: allerdings mit der Tendenz, die Bedeutung von Konkurrenz für die Strukturierung ökologischer Gesellschaften insgesamt in Frage zu stellen (siehe S. 295 dieser Arbeit).

<sup>357</sup> Vgl. Grant 1972: 44, 1975: 242.

sich hauptsächlich um durch interspezifische Konkurrenz induzierte Divergenz: „It seems clear from an *a priori* basis that any further ecological divergence lessening competition between the overlapping populations will be favored by natural selection if it has a genetic basis (Mayr, 1949)“ (1956: 59). Brown und Wilson (ebd.: 49, 63) vermuten, dass Merkmalsverschiebung vor allem bei nahe verwandten Arten auftritt, insbesondere bei solchen, die erstmals wieder gemeinsam vorkommen, nachdem sie durch allopatrische Speziation aus zwei geographisch isolierten Populationen derselben Art hervorgegangen sind.

Grant (1975: 237) charakterisiert die Theorie der Merkmalsverschiebung wie folgt: „The theory attempts to explain differences between sympatric populations of two systematically related species, as opposed to similarities of their allopatric populations, in terms of selection acting in sympatry against individuals of the two species which are so similar that they compete for food and/or hybridise (or tend to do so).“

Entsprechend dieser Erklärung wird das Phänomen der Merkmalsverschiebung von zahlreichen Autoren als Hauptbeleg für die Konkurrenz-Theorie ökologischer Gesellschaften angesehen (vgl. Grant 1975: 237, Lewin 1983: 637, Roughgarden 1983: 384).

### *Grants Kritik an der Theorie des 'character displacement'*

Grant unterzieht den klassischen Fall von Merkmalsverschiebung, der zwei Arten von Spechtmeisen betrifft,<sup>358</sup> einer kritischen empirischen und theoretischen Untersuchung. Als

---

<sup>358</sup> Es handelt sich um die Arten *Sitta tephronota* (Klippenkleiber) und *Sitta neumayer* (Felsenkleiber), die im westlichen Iran gemeinsam und angrenzend je einzeln vorkommen (Vaurie 1950, 1951, Brown & Wilson 1956, Grant 1975).

Ergebnis hält er fest (1975: 318): „(T)he evidence points to mutually divergent character displacement in features associated with reproductive isolation, but to no character displacement in either species in features associated with ecological isolation.“

Er rekonstruiert die Entstehung der beiden Arten und kommt zu folgendem Schluss (ebd.: 319-325): Sie sind durch allopatrische Speziation aus Populationen derselben Art entstanden (Artaufspaltung). Die in Sympatrie festgestellten Unterschiede in der Morphologie der Arten haben im Wesentlichen bereits in Allopatrie bestanden; sie sind zu erklären als Anpassungen an die jeweils besonderen, ungleichen Klima- und Vegetationsbedingungen, unter denen die allopatrische Speziation erfolgt ist. Insofern überhaupt Merkmalsverschiebung vorliegt, ist diese nicht verursacht durch die Selektion auf ökologische Isolation in Form differierender Ressourcennutzung, sondern durch die Selektion auf reproduktive Isolation.

### *Grants Theorie ökologischer Gesellschaften*

Grant (1975) verallgemeinert, unter Berücksichtigung seiner eigenen Studien (Grant 1972) und der Studien anderer Autoren, seine oben dargestellten Ergebnisse: „Among organisms in general, the evidence for the reproductive aspect of character displacement appears much stronger than the evidence for the ecological aspect ... Both in its extent and frequency, the ecological aspect of character displacement may have been overemphasized as an evolutionary process“ (1975: 325).

Folglich habe der von MacArthur und Levins (1964) sowie MacArthur (1972) angenommene Prozess des *species packing*, der auf konkurrenzbedingter evolutionärer Divergenz bei sympatrischem Vorkommen beruhen sollte, vermutlich nur geringen Einfluss auf die Struktur ökologischer

Gesellschaften (Grant 1975: 325). Entscheidenden Einfluss hätten vielmehr die ökologisch relevanten Unterschiede, insbesondere solche in der Ressourcennutzung, welche die potenziell koexistierenden Arten bereits bei allopatrischem Vorkommen ausgebildet hätten: „Thus complex communities are built up by the accumulation of species which have undergone adaptive changes in allopatry. Certain combinations are ecologically compatible, others are not...<sup>359</sup> *Adaptations already possessed by the species at the time of meeting are the principle determinants of coexistence. ... Thus evolutionary processes in sympatry represent 'fine-tuning' in the structuring and functioning of trophic components of communities*“ (ebd.: 325 f., Herv. T. K.).

Die Möglichkeit der Koexistenz potenziell konkurrierender Arten beruhe im Wesentlichen also nicht auf Adaptationen (An-Passungen), welche die Arten einseitig oder wechselseitig (koevolutiv) bei sympatrischem Vorkommen 'zur' Konkurrenzvermeidung ausbildeten, sondern auf Aptationen (Passungen) bzw. Prä-Adaptationen, welche sich bei allopatrischem Vorkommen aus Ursachen ausgebildet hätten, die unabhängig vom Prinzip der Konkurrenzvermeidung seien. Die Eigenschaften, welche die Vergesellschaftung von Arten bestimmen, sind demnach nicht gesellschaftliche, synökologische Eigenschaften, sondern autökologische.

### *Interpretation*

Grants Theorie ökologischer Gesellschaften lässt sich wie die von MacArthur der idealtypischen Theorie von *Zulassungssystemen* zuordnen. Er vertritt eine Konkurrenztheorie ökologischer Gesellschaften, aber in einer Variante, die – anders als MacArthur – die weitgehende Unabhängigkeit der Evolution der koexistierenden konkurrierenden Arten annimmt.

---

<sup>359</sup> Grant verweist hier auf Diamond 1975 u. Grant 1966, 1969.

Seine Theorie ist somit in ökologischer Hinsicht, das heißt in Bezug auf die Verbreitung der Arten, der Theorie von *Ko-Individualität* zuzuordnen, in evolutionärer Hinsicht, das heißt in Bezug auf die Disposition der Arten, aber der Theorie *solitärer Individualität*.

## **Whittaker: Selbstdifferenzierung eines heterogenen Kontinuums**

Die Theorie von Robert Harding Whittaker ist von manchen ihrer Interpreten als eklektizistisch bezeichnet worden. So konstatiert Hagen (1989) mit Verweis auf Westman und Peet (1985<sup>360</sup>): „Whittaker ... employed an eclectic approach. He was skeptical of communities as real geographic entities, while admitting that they were natural entities in some functional sense“ (1989: 446; vgl. ebd.: 440). Mit meiner Darstellung von Whittakers Theorie möchte ich vor allem Folgendes deutlich machen: Es ist nicht gerechtfertigt, sie als eklektizistisch zu bezeichnen. Die Verbindung einer Kontinuumstheorie und einer Annahme natürlicher funktionaler Einheiten ergibt sich nämlich bei Whittaker nicht durch 'beliebige' Kombination von Theorieelementen anderer Ökologen, sondern konsequent aus seiner eigenen Auffassung über die Umweltbeziehungen von Organismen(arten).<sup>361</sup>

### *Gradientenanalyse und Kontinuumstheorie*

Whittaker leugnet nicht die Existenz räumlicher Muster in der Vegetation. Er widerspricht aber einer Ansicht, die er als

---

<sup>360</sup> Vgl. Westman & Peet 1982: 113.

<sup>361</sup> Ich stütze ich mich auf Whittaker 1953, 1967, 1970, 1972, 1975 sowie Whittaker et al. 1973.

*community-unit theory*<sup>362</sup> bezeichnet und – wie schon auf S. 69 zitiert – folgendermaßen charakterisiert: „These community types were assumed to be well-defined natural units which were part of the structure of vegetation (and not simply part of the structure of a classification) and which generally contacted one another along narrow boundaries called 'ecotones'“ (1967: 209). Diese Position ist für Whittaker widerlegt durch die Ergebnisse von direkten Gradientenanalysen, die er in den Great Smoky Mountains vorgenommen und in denen er die Abundanzen von Pflanzen entlang von Gradienten von Umweltfaktoren untersucht hat (1948, 1951, 1956, 1965, 1966).

Seine Analysen zeigten nämlich:<sup>363</sup> (1) Die Verbreitung einzelner Arten ist nicht etwa unstetig, sondern stetig mit Umweltfaktoren korreliert. „Species populations do not have sharp boundaries along the gradient at points which might correspond to sharply defined ecological limits of tolerance“ (1967: 212). „Populations of species along continuous environmental gradients typically form bell-shaped, binominal curves, with densities declining gradually to scarcity and absence on each side of central peak“ (ebd.: 214; vgl. 1972: 213, 227 f., 1975: 120-123). (2) Diese Korrelation ist für jede Art qualitativ individuell, so dass es keine strenge Korrelation zwischen der Verbreitung verschiedener Arten gibt. „Species are not organized into groups with parallel distributions along the gradient. Each species is distributed in its own way, according to its own population response to environmental factors that affect it (including effects of other organisms), as stated in Ramensky und Gleason's principle of species individuality“ (1967: 214; vgl. 1972: 228). „As asserted by Ramensky (1924) and Gleason (1926), no two species have closely parallel distributions“ (1967: 212); „the centers or

---

<sup>362</sup> Siehe Whittaker 1956, 1962: 78, 1975.

<sup>363</sup> Zu einer kritischen Betrachtung der von Whittaker angewandten Methode siehe J. B. Wilson et al. 2004.



modes of these [bell-shaped species distribution] curves are scattered rather than clustered along the gradient“ (1972: 228).

Whittaker bestreitet also, dass die Vegetation natürlicherweise in diskrete Bestände eingeteilt ist; vielmehr gelte: „(T)he many species together form a population continuum, a community-gradient or coenocline<sup>364</sup>“ (1972: 227). Nach dieser Auffassung, die man – mit McIntosh (1967) – eine *Kontinuumstheorie* nennen kann, sind die angeblich natürlichen diskreten Pflanzengesellschaften solche räumlichen Ausschnitte des heterogenen Kontinuums der Vegetation, die vom Beobachter, nach von ihm gewählten Kriterien, als homogen angesehen werden und eine für ihn nützliche Einteilung ergeben: „In this irregular continuum of populations<sup>365</sup> our associates and myctia are, like our associations and ecotones, arbitrary and subjective, though justified by usefulness“ (1953: 51). „A particular, limited area of vegetation which seems homogeneous – the area is limited so that there is no marked, progressive change within it toward a different kind of vegetation – is a *plant community*“ (1967: 211). „Community types are class concepts abstracted from the continuum of community variation along environmental gradients“ (ebd.: 214).

Beispielsweise zeige die Gradientenanalyse für einen Höhengradienten in den Great Smoky Mountains: „No boundaries separate the three community types an ecologist is likely to distinguish along the gradient – *Pinus virginiana* forest at low, *Pinus rigida* heath at middle, and *Pinus pungens* heath at high elevations“ (ebd.: 212). Whittaker vertritt demnach in

---

<sup>364</sup> Whittaker (1967: 214) sagt, er verwende den Begriff *coenocline* für Gesellschaftsgradienten entsprechend Clements' (1936) Begriff *ecocline*, der Gradienten von Umweltfaktoren bezeichnet.

<sup>365</sup> Whittaker spricht hier primär über ein zeitliches Kontinuum in Sukzessionen von Vegetation.

Bezug auf konkrete geographische Vegetationsausschnitte einen Systemnominalismus und folglich in Bezug auf abstrakte Typen solcher Ausschnitte einen Nominalismus.

An die Stelle eines Forschungsprogramms, das die Abgrenzung und Klassifikation konkreter ökologischer Gesellschaften zum Ziel hat, tritt bei Whittaker die *Gradientenanalyse*, die die Vielzahl der empirischen Vegetationsmuster systematisiert, indem sie im Verfahren der Ordination<sup>366</sup> ermittelt, wie die Gradienten von Populationen der einzelner Arten miteinander und mit Gradienten von abiotischen Umweltbedingungen in Verbindung stehen: „Study of transects ... permits the relating of one another of gradients on the three levels of study – environment (factor-gradients), species populations (binominal curves and their modifications<sup>367</sup>), and communities (gradients of community composition and trends of community characteristics“ (1967: 214; vgl. 1973: 5 f.).

### *Climax pattern-Theorie*

In seinem Text zur Klimaxtheorie widerspricht Whittaker (1953) der Monoklimaxtheorie, derzufolge die Vegetation letztlich von einem einzigen, durch die Vegetation nicht veränderbaren und insofern absoluten Umweltfaktor abhängig sei. Für ihn gilt vielmehr bezüglich der Sukzession von Vegetation: „There is no absolute climax for any area, and climax composition has meaning only relative to position along environmental gradients and to other factors“ (1953: 54). So, wie die Umweltbedingungen wechselten, wechsle auch die Klimaxvegetation; diese gliedere sich nicht in regionale Einheiten, die zueinander diskret, aber in sich relativ homogen seien, sondern bilde ein kleinräumig wechselndes

---

<sup>366</sup> „The arrangement of samples in relation to environmental gradients as a basis for gradient analysis is termed ordination“ (Whittaker 1973: 6).

<sup>367</sup> Zu diesen Abweichungen siehe Whittaker 1967: 220.

Muster: „All [climaxes] are part of a climax pattern“ (ebd.). Das Klima sei dabei nur einer von mehreren determinierenden Faktoren, und es wirke nicht als regionales Klima, sondern als lokales: „All climaxes are adopted to climate (and hence are climatic climaxes); but the climate which acts on and determines a climax population is necessarily the local climate of its site, not the general climate of an area“ (ebd.). Klimaxgesellschaften seien nicht räumlich diskreter als serielle Gesellschaften, weil sie wie diese durch die Gradienten der Umweltbedingungen bestimmt würden (ebd.: 61). Zudem widerspricht Whittaker der Annahme, Klimaxzustände seien in zeitlicher Hinsicht von qualitativ anderer Art als serielle Gesellschaften: „There are no distinctions between climax and succession or, more concretely, between climax and seral stands, except those of relative instability and relative significance of directional change“ (ebd.: 55). Ebenso wie Sukzessionsstadien seien auch Klimaxgesellschaften nur relativ stabil, und dies nicht einmal nur wegen äußerer Einwirkungen, sondern auch aufgrund von Ursachen, die in ihnen selbst lägen: „A degree of instability is intrinsic to the climax steady-state, and further instability results from effects of unstable environment on the balance“<sup>368</sup> (ebd.: 52). Seine Theorie der Klimaxgesellschaften bezeichnet Whittaker (ebd.: 61, Herv. T. K.) als „*climax pattern hypothesis*“. Diese stellt er den Monoklimax- und auch den Polyklimaxtheorien entgegen; sie soll die Basis für das Forschungsprogramm der Gradienten-Analyse bilden (ebd.; vgl. 1975: 183).

---

<sup>368</sup> Somit ist es nicht ganz zutreffend, wenn O'Neill et al. (1986: 29) meinen: „The climax pattern hypothesis couples Clementsian dynamics in time with Gleasonian dynamics in space.“

## *Selbstverstärkende, konkurrenzinduzierte Diversifizierung*

Whittaker vertritt, wie oben dargelegt, eine Kontinuums-  
theorie der Vegetation. Damit verbindet er aber nicht wie  
etwa Gleason (siehe S. 187 ff.) und Walter (siehe S. 322 ff.)  
die Annahme, die Zusammensetzung ökologischer Gesell-  
schaften werde nicht (in bedeutendem Umfang) durch  
interspezifische Beziehungen bestimmt. Vielmehr folgert er  
aus einer Gradientenanalyse mit zwei Gradienten, die einen  
zweidimensionalen Nischenraum definieren, dass Konkur-  
renz hier durchaus strukturierend wirke: „The plant species  
are scattered in this space as the principle of Gause would  
lead us to expect: each species has its own distinctive niche  
area“ (1970: 23). Allgemein gelte: „Competition between two  
species ... can imply either extinction of one species, or  
change in distribution or behavior so that the two species  
survive in different environments, or by using different  
resources“ (1975: 53).

Whittakers Theorie der Strukturierung ökologischer Gesell-  
schaften und der Evolution von Arten entspricht grundsätz-  
lich der von MacArthur: „Given evolutionary time additional  
species can utilize a resource gradient; because of selective  
pressure their populations will in general fit in between the  
centers of the populations of the other species ... As they do  
so their competition should reduce the breadths, or disper-  
sions, along the gradient of species already present. The  
result of this process is the 'packing' of an increasing number  
of species along the resource gradient (MacArthur 1970).“ So  
komme es zu einer konkurrenzinduzierten Differenzierung  
ökologischer Gesellschaften. Whittaker (1972) unterscheidet  
nun zwei Formen von Diversität: Alpha-Diversität nennt er  
die Diversität innerhalb einer Gesellschaft, Beta-Diversität  
die von Gesellschaften im Raum (*landscape*).

*Alpha-Diversität* bezieht sich auf Gradienten abiotischer und biotischer Ressourcen und auf interspezifische Beziehungen: „Given a *resource gradient* (e. g. light intensity, prey size) in a community, species evolve to use different parts of this gradient; competition between them is thereby reduced. Species relationships in the community may be conceived in terms of a multidimensional coordinate system, the axes of which are the various resource gradients (and other aspects of species relationships to space, time, and one another in the community). This coordinate system defines a hyperspace, and the range of the space that a given species occupies is its niche hypervolume, as an abstract characterization of its intra-community position, or niche. Species evolve towards difference in niche, and consequently toward difference in location of their hypervolume in the *niche hypervolume*. Through evolutionary time additional species can fit into the community in niche hypervolumes different from those of other species, and the niche hyperspace becomes increasingly complex. Its complexity relates to the community's richness in species, its *alpha diversity*“ (1972: 213, Herv. T. K.).

Der Begriff der Nische wird dabei von Whittaker (ebd.: 214 f.) so verstanden: „(S)pecies in a stable community (...) differ in their positions in the community – in resource use, time of activity, vertical location, relation to horizontal pattern, manner of population interaction with other species, etc. Position within the community in this sense is termed *niche*“. Damit gibt er dem Begriff Nische eine neue Bedeutung: Er fasst darunter wie Elton ausschließlich die *innergesellschaftlichen* Rollen und Beziehungen der Arten (Whittaker et al. 1973: 325, 334 f.), und zwar formalisiert wie von Hutchinson (Whittaker 1972: 214 f., 231), wobei er allerdings unter diese insbesondere alle Beziehungen zu Ressourcen zählt, um die in der Gesellschaft konkurriert wird. Demzufolge fasst er zugleich bestimmte Ansprüche der

Arten und somit einen Teil von Hutchinsons Fundamentalnische unter den Nischenbegriff.

*Beta-Diversität* bezieht sich auf Gradienten von Habitaten: „Given a *habitat gradient* (e. g. elevation or soil moisture conditions) species evolve to occupy different positions along this gradient. The various habitat gradients of a landscape may also be conceived as a multidimensional hyperspace [*Habitat-Hypervolumen*], and species evolve toward occupation of different positions in this hyperspace. Along a particular habitat gradient species populations have scattered centers and usually overlap broadly, forming a community continuum or coenocline.<sup>369</sup> Through evolutionary time additional species can fit themselves in along the coenocline. As they do so the extent of change in community composition along the gradient increases [weil die durchschnittliche Habitat-Weite durch Habitat-Kompression abnimmt]. The extent of differentiation of communities along habitat gradients is *beta diversity*“ (1972: 213 f., Herv. T. K.).

Auch dem Begriff Habitat gibt Whittaker eine neue Bedeutung. Das *Habitat-Hypervolumen* einer Art definiert er ähnlich wie Hutchinson die Fundamentalnische: „The environment of a species, as characterized primarily by physical and chemical qualities rather than position within a community, is the species' *habitat*“ (ebd.: 227; vgl. Whittaker et al. 1973: 334). Whittaker zählt aber zu den Dimensionen des Habitats zwar Konditionalfaktoren, nicht aber Ressourcen; diese fasst er unter seinen Nischenbegriff (wohingegen Hutchinson sie zur Fundamentalnische zählt). Außerdem zieht Whittaker die Grenzen des Habitat-Volumens in Bezug auf Konditionalfaktoren etwas anders als Hutchinson die der Fundamentalnische: Das Habitat-Volumen soll vorübergehend ungünstige

---

<sup>369</sup> „Species evolve toward scattering of their population in the habitat hyperspace – toward difference in habitat (Whittaker 1956, 1967, 1969)“ (Whittaker et al. 1973: 330).

Bedingungen einschließen und Bedingungen ausschließen, unter denen andere Arten die Existenz verhindern (1972: 227, 231, Whittaker et al. 1973: 328).

Warum unterscheidet Whittaker zwischen Alpha- und Beta-Diversität bzw. zwischen Nische und Habitat? Ein Grund, aus dem Whittaker zwischen Habitat(-Hyperraum) und Nischen (-Hyperraum) unterscheidet, ist, dass er Alpha- und Beta-Diversität als teilweise unabhängige Produkte der Evolution ansieht (1975: 355).

Der entscheidende Grund ist allerdings vermutlich, dass er für den Habitat-Hyperraum (Beta-Diversität, also Diversität zwischen Habitaten) einen 'einfachen' Differenzierungsprozess annimmt, für den Nischen-Hyperraum (Alpha-Diversität, Diversität innerhalb eines Habitats) aber einen *sich selbst verstärkenden*.<sup>370</sup> Letzterer beruht nach Whittaker nämlich auf folgenden Prinzipien: Erstens stellen diejenigen Arten, welche infolge von konkurrenzinduzierter Nischendifferenzierung zusätzlich in einer Gesellschaft existieren, neue Ressourcen für Arten höherer trophischer Stufen dar; so erleichtert zum Beispiel eine größere Vielfalt an Pflanzen die Entwicklung einer größerer Vielfalt an Herbivoren (1972: 216). Zweitens können Prädatoren die Vielfalt von Beutearten<sup>371</sup> und Herbivoren die Vielfalt von Pflanzenarten<sup>372</sup> erhöhen (ebd.). Deshalb gelte: „Facilitation of increase in species number in interacting trophic levels is reciprocal“ (ebd.). Somit sei Diversifizierung, vermittelt biotischer Beziehungen, ein selbstverstärkender evolutionärer Prozess (ebd.: 217).

---

<sup>370</sup> Eine ähnliche Idee hat, darauf weist auch Whittaker (1972: 217) hin, Hutchinson (1959: 155 f.) entwickelt und als autokatakinetische Evolution bezeichnet. Vgl. Caswell 1976: 329, 343.

<sup>371</sup> Whittaker verweist auf Paine 1966, 1969.

<sup>372</sup> Whittaker verweist auf Harper 1969.

Dieser Prozess sei prinzipiell unbegrenzt fortsetzbar, indem bestehende Nischenachsen auf immer mehr Arten aufgeteilt werden und ihre Amplitude vergrößert wird sowie neue Nischendimensionen entstehen, indem neue oder veränderte Arten entstehen, die bisher Ungenutztes nutzen können oder selbst neuartige Ressourcen darstellen: „There is no evident intrinsic limit on the increase in species number, with increased packing and elaboration of axes of the niche hyper-space“ (ebd.).

Die Entwicklung ökologischer Gesellschaften führt somit nicht zu einem endgültigen, gesättigten Gleichgewichtszustand, sondern ist ein aufgrund interner Kausalität (Konkurrenz, Konkurrenten als Ressourcen) und nicht nur aufgrund externer Kausalität (Störungen) offener Prozess. Damit vertritt Whittaker eine ganz andere Auffassung als zum Beispiel Elton (1933 / 1953: 28), der argumentiert: „It seems probable that, since the number of niches that exist at all for vegetarian animals in a community is limited, we have a glimpse of one of the reasons why the number of species is rather limited.“

### *Paradoxe Evolution: vergesellschaftende und vereinzelnde Individuierung*

Zwischen Habitat(-Hyperraum) und Nischen(-Hyperraum) unterscheidet Whittaker vermutlich noch aus einem dritten Grund: In ihnen bilden sich seiner Meinung nach unterschiedliche Formen von Individualität aus.

Die Evolution der Arten sei ein Prozess mit gegenläufigen Tendenzen und insofern paradox: (1) „On the one hand, species evolve toward accomodation to or dependence in interactions with other species, and therefore toward membership in communities as systems of interacting species“ (1975: 355). Als Beispiele solcher Beziehungen nennt er Prädation



und Symbiose (ebd.). (2) „On the other hand, they evolve toward difference in habitat from other species, as expressed in the principle of species individuality: Each species is distributed according to the way its own population responds to habitat factors and interactions with other species, and hence differently from any other species“ (ebd.). Whittaker konstatiert angesichts der Gleichzeitigkeit dieser beiden Tendenzen: „In this we note a paradox of species evolution in communities. Species evolve both toward relatedness to other species (in the sense of interactions with them) and toward apparent unrelatedness (in the sense of distributional individuality)“ (ebd.).

Whittaker sieht in der Evolution von Arten demnach einen Prozess, der zur Ausbildung von zwei Formen von Individualität führt. Man kann sie folgendermaßen charakterisieren: (1) *Vergesellschaftende Individuierung* besteht darin, spezifische Formen der Interaktion mit bestimmten anderen Arten zu entwickeln und somit immer stärker funktional und in der Verbreitung an diese gebunden zu sein, (2) *vereinzeltende Individuierung* darin, sich, induziert durch Konkurrenz, auf die Existenz an Orten mit bestimmten Standortbedingungen zu spezialisieren und somit in der Verbreitung immer weniger Korrelationen mit anderen Arten aufzuweisen.

Die Existenz dieser beiden, gegenläufigen evolutionären Tendenzen hat nach Whittaker die folgende Konsequenz: „The direction of evolution is thus predominantly toward loose relationships among species that permit both terms of the paradox“ (1975: 355).

Diesen Sachverhalt erläutert Whittaker so: „The paradox is resolved by considering the kinds of relationships among species that prevail in communities, and the distributional implications of these relationships. We allow, first, for the occurrence of some strict dependences of one species on another, because of which these species may have the same

distribution. However, most species that depend on other species as predators or symbionts depend on several or many other species. Apart from strict dependences on one other species, predators and symbionts need not have the same distributions as any of the species on which they depend. Competition between species tends to produce difference in species' habitats and distributions“ (ebd.).

### *Interpretation*

Whittakers Theorie ist der idealtypischen Theorie *interaktionistischer Systeme* bzw. von *Ko-Individualität* zuzuordnen, denn er sieht die Arten in Hinblick auf ihre Verbreitung im geographischen Raum und ihre Evolution als abhängig voneinander an. Er bestimmt ökologische Gesellschaften als *Zulassungs- und einseitige Ermöglichungssysteme*, deren Entwicklung zwei gegenläufigen Tendenzen unterliege: Die eine bestehe in der Tendenz zur Ausbildung spezifischer funktionaler Abhängigkeiten zwischen Organismenarten, damit von Korrelationen in ihrer Verbreitung ('vergesellschaftende' Individuierung) und damit zur Bildung durch sich selbst funktional und räumlich abgegrenzter Systeme. Die andere Tendenz sei, dass Organismenarten die Fähigkeit ausgebildet, unter spezifischen Standortbedingungen existieren zu können und konkurrenzstark zu sein; damit gibt es eine Tendenz zu unkorrelierter Verbreitung ('vereinzelnde' Individuierung) und folglich zur Ausbildung eines heterogenen Kontinuums von Organismenarten, das nur anhand intersubjektiv vom Beobachter gewählter Kriterien gegliedert werden könne.

Die Organismen(arten) bilden nach Whittaker, wie auch nach Gleason, ein heterogenes Kontinuum (*Systemnominalismus*). Sie bilden es aber nicht aufgrund ihrer ungesellschaftlichen Existenz und solitären Individualität, wie Gleason im

Wesentlichen annimmt, sondern aufgrund des 'paradoxen' Charakters der aufeinander bezogenen Existenz und Individualität der einzelnen Arten. Deren Existenz begreift Whittaker als 'durch und durch' gesellschaftlich; dennoch meint er nicht, sie vollziehe sich in natürlichen Raumganzeheiten.

Seine Auffassung ist nicht eklektisch, sondern die Konsequenz daraus, dass er das Verhältnis und die Entwicklung der Arten als durch gegenläufige Prinzipien, 'vergesellschaftende' und 'vereinzelnde' Individuierung, doppelt determiniert ansieht.

In der Einleitung zu seinem Lehrbuch der Synökologie (1970, 1975) äußert sich Whittaker allerdings so, als ob er einen Realismus in Bezug auf konkrete Vegetationsausschnitte (Systemrealismus) und abstrakte Vegetationstypen (Universalienrealismus) vertrete: „A redwood forest is a *natural community*, an assemblage of populations of plants, animals, bacteria, and funghi that live in an environment and interact with one another, forming together a distinctive living system with its own composition, structure, environmental relations, development, and function“ (1975: 1 f.).

Zu beachten ist aber, dass Whittaker diese Äußerungen im Verlauf des Lehrbuchs sukzessive relativiert, so dass er später konstatieren kann: „The pattern of communities has been characterized as a complex population continuum“ (ebd.: 354). Deshalb ist die oben zitierte einleitende Passage auch, anders als Hagen (1989: 440) meint, kein Beleg für einen Eklektizismus.

## Anmerkung zur Theorie von Ramenskij

Die Theorie von L. G. Ramenskij (1910, 1924, 1925, 1926, 1930) wird in der Ökologiegeschichte und in der Theorie der Ökologie häufig zusammen mit der von Gleason als frühes Beispiel für eine individualistische Position angeführt. Seine Theorie scheint allerdings der von Whittaker näher zu stehen als der von Gleason.<sup>373</sup>

Ramenskij betont wie Gleason und Whittaker die ökologische qualitative Individualität jeder Art und folgert daraus, ebenfalls wie die beiden Autoren, dass die Vegetation sich kontinuierlich wandeln müsse: „Die *Regel der Kontinuirlichkeit* in der räumlichen Zusammensetzung der Pflanzendecke wird ergänzt und erklärt durch die *Regel der ökologischen Individualität der Pflanzenart*: jede Art reagiert auf die äußeren Faktoren einzigartig und tritt als selbständiges Glied in die Coenose ein“ (Ramenskij<sup>374</sup> 1926: 454).

Anders als Gleason, aber ähnlich wie Whittaker, scheint Ramenskij zu meinen, die Zusammensetzung ökologischer Gesellschaften sei auch strukturiert durch interspezifische Beziehungen. Es trete im Laufe der Entwicklung von Vegetationsbeständen nach einer ökotopischen Auslese eine phytozönotische immer mehr in den Vordergrund; viele Arten, die in einem Ökotoop ohne Konkurrenz wachsen könnten, seien nicht in der Lage, mit anderen, an die gegebenen Bedingungen besser angepassten Arten erfolgreich zu konkurrieren (Rabotnov 1995: 92 mit Verweis auf Ramenskij 1925). Auch in einem grundsätzlich homogenen Habitat könnten die Abundanzen der Arten stark variieren, weil das Resultat der Konkurrenz durch spezielle Bedingungen beeinflusst werde

---

<sup>373</sup> Siehe zum Folgenden Moravec 1989, Rabotnov 1995: 92-94, 219 f., Sobolev & Utekhin 1973, Whittaker 1967: 210.

<sup>374</sup> Es handelt sich hier um eine Zusammenfassung eines Textes von Ramenskij durch Selma Ruoff.

(Sobolev & Utekhin 1973: 78 mit Verweis auf Ramenskij 1924).

Die Thesen der ökologischen Individualität der Arten und des kontinuierlichen räumlichen Wandels von Vegetation sind bei Ramenskij also wie bei Whittaker mit einer Theorie eines Zulassungssystems verbunden. „Ramenskij (1924) wrote quite distinctly that the principle of ecological individuality of species does not contradict the existence of internally integrated coenoses and his approach can be designated as individualistic-integrated“ (Moravec 1989: 31).

## **Diamond: Kooperativer Ausschluss**

Die Auffassung von Jared M. Diamond über ökologische Gesellschaften lässt sich der klassischen Konkurrenztheorie zuordnen: „It seems likely that competition between species plays a key role in the integration of species communities“ (1975: 347). „Communities are assembled through selection of colonists, adjustment of their abundances, and compression of their niches“ (ebd.: 345). Auch in Bezug auf die Evolution folgt er der klassischen Konkurrenztheorie: „(I)t is natural selection, operating through competition, that makes the strategic decisions on how sets<sup>375</sup> of species allocate their time and energy; the outcome of this process is the segregation of species along resource-utilization axes“ (Cody & Diamond 1975: 5).

Im Folgenden beschäftige ich mich nur mit solchen Äußerungen von Diamond, die seine Theorie der diffusen Kon-

---

<sup>375</sup> Sets (im Sinne der *set theory*) unterscheiden sich von logischen Klassen dadurch, dass diese durch Eigenschaften definiert werden, jene dagegen durch die Einzelnen, die ihnen zugehören.

kurrenz und der Übergangswahrscheinlichkeiten zwischen Artenkombinationen zum Thema haben.<sup>376</sup>

### *Diffuse Konkurrenz*

Diamond formuliert die Hypothese, dass ökologische Gesellschaften (von Tieren) durch diffuse Konkurrenz strukturiert werden: „The working hypothesis is that, through diffuse competition, the component species of a community are selected, and coadjusted in their niches and abundances, so as to fit each other and to resist invaders“ (1975: 343).

Konkurrenzausschluss in Form von absoluter Inkompatibilität (ebd.: 394) zwischen zwei Arten sei ein seltenes Phänomen: „In a few instances, competition expresses itself in 'simple' checkerboard distributions, by which species replace each other one-for-one“ (ebd.: 344). Dieses Phänomen trete wahrscheinlich nur in frühen Stadien von Nischendifferenzierung bzw. gesellschaftlicher Entwicklung auf: „Absolute incompatibility is likely to be encountered only between two species that are products of a recent speciation and so similar ecologically that they cannot occupy the same space“ (ebd.: 394). Zumeist beruhe Konkurrenzausschluss auf *diffuser Konkurrenz* und die Inkompatibilität zweier Arten sei relativ zum Vorkommen weiterer konkurrierender Arten: „In the great majority of species groups or guilds, competitive exclusion involves so-called diffuse competition, i. e., the combined effects of several closely related species“ (ebd.<sup>377</sup>). Was erlaubte bzw. verbotene Kombinationen (*permitted / forbidden*

---

<sup>376</sup> Ich stütze mich auf Diamond 1975, 1978, Cody & Diamond 1975, Gilpin & Diamond 1982.

<sup>377</sup> Vgl. Diamond 1975: 348, 386 f, 418, Gilpin & Diamond 1982: 82 f.

*combinations*) von Arten einer Gilde<sup>378</sup> seien (ebd.: 346), werde wesentlich durch diffuse Konkurrenz bestimmt.

Ob eine Art in einer ökologischen Gesellschaft vorkomme oder nicht, entscheide sich demnach zumeist in Abhängigkeit davon, wie die Gesamtkonstellation von Konkurrenten beschaffen sei (vgl. ebd.: 418). So könne es vorkommen, dass für die Zusammensetzung ökologischer Gesellschaften folgende Regeln (*assembly rules*) gelten: „Some pairs of species never coexist, either by themselves or as part of a larger combination. Some pairs of species that form an unstable combination by themselves may form part of a stable larger combination. Conversely, some combinations that are composed entirely of stable sub-combinations are themselves unstable“ (ebd.: 423).

### *Übergangswahrscheinlichkeiten zwischen Artenkombinationen*

Diamond meint wie MacArthur, die Entwicklung ökologischer Gesellschaften laufe grundsätzlich auf einen Zustand hinaus, in dem die verfügbaren Ressourcen optimal genutzt werden: „Much of the explanation for assembly rules has to do with competition for resources and with harvesting of resources by permitted combinations so as to minimize the unutilized resources available to support potential invaders“ (1975: 345).

Wenn allerdings Konkurrenzausschluss durch diffuse Konkurrenz erfolge, könne Folgendes erforderlich sein, damit diese Entwicklung zum Optimum stattfinden könne: Es müssten sich mehrere Arten *zugleich* etablieren und/oder

---

<sup>378</sup> Den Begriff der (ökologischen) 'Gilde' hat, in der heute üblichen Bedeutung, Root (1967: 335) geprägt und so definiert: „A *guild* is defined as a group of species that exploit the same class of environmental resources in a similar way.“ Durch den Gildenbegriff sollen Konkurrenzbeziehungen über taxonomische Grenzen hinweg thematisierbar werden (ebd.).

*zugleich* ausgeschlossen werden. Möglicherweise finde genau diese erforderliche Koinzidenz aber nicht statt, mit der Folge, dass keine optimale Ressourcennutzung erreicht werde. „It is conceivable that certain species combinations that would be superior in utilization of resources may not exist in nature because it is too difficult to assemble them from other permitted combinations. For instance, suppose that a certain four-species combination could be assembled from permitted three-species combinations only by eliminating two of the species and adding three others ... Since such changes are much less likely to occur simultaneously than is the addition ... of a single species, and since the intermediate combinations would be forbidden, such a four-species combination might never be assembled because of low transition probabilities“ (ebd.: 438). Seine empirischen Untersuchungen zeigten, dass diese hypothetische Situation geringer Übergangswahrscheinlichkeit zumindest in einigen Fällen tatsächlich vorliege (ebd.: 438 f.).

Zum Abschluss seines Textes (ebd.: 440 f.) sagt Diamond, es müsse noch die Frage geklärt werden, inwieweit die folgenden extremen Annahmen der Realität entsprechen: Führt die Sukzession dazu, dass sich die Artenzusammensetzung so lange verändert, bis die absolut am besten passende Artenkombination etabliert ist? Oder ist es vielmehr so, dass alternative stabile Artenkombinationen möglich sind, wobei es von zufälligen, historischen Ereignissen abhängig ist, welche von diesen sich ausbildet, weil zum Beispiel Folgendes der Fall ist: „selection of the first successful colonist within a group of related species may then prejudice the chances of success among the remaining species, some of which will 'fit' better than others with the first arrival“ (ebd.: 441)?



## *Interpretation*

Die Theorie von Diamond ist wie die von MacArthur der nischentheoretischen Konkurrenztheorie und damit, so mag es scheinen, der idealtypischen Theorie von *Zulassungssystemen* zuzuordnen. Solche Systeme habe ich so charakterisiert: Die Komponenten gehören ihnen (1) unabhängig voneinander zu, müssen aber (2) in bestimmter Weise voneinander verschieden sein, um kompossibel zu sein. Nach der Theorie von Diamond verhält es sich nun allerdings so, dass die Arten in der Umwelt eines Systems von den Systemkomponenten häufig durch diffuse Konkurrenz ausgeschlossen werden. Umgekehrt betrachtet soll es Fälle geben, in denen zwei oder mehr Arten sich wegen Konkurrenzausschluss jeweils allein nicht in einer ökologischen Gesellschaft etablieren können, wohl aber gemeinsam; denn zusammen können sie eine Art oder mehrere Arten aus der Gesellschaft verdrängen, von der allein oder von denen gemeinsam sonst sie aus der Gesellschaft ausgeschlossen werden. Die Arten solcher Gruppen sind demnach im Hinblick auf ihre Systemzugehörigkeit wechselseitig abhängig voneinander. Insofern ist die Theorie von Diamond – wenn man davon ausgeht, dass diese Abhängigkeit nicht als wechselseitig absolut notwendig gedacht ist (Theorie organischer Systeme) – der idealtypischen Theorie *kooperativer Systeme* zuzuordnen.

Diamonds Theorie über den Prozess der Sukzession ökologischer Gesellschaften hin zu einem Zustand optimaler Ressourcennutzung kann man als synökologische Reformulierung der Gleichgewichtstheorie (*balance theory*) von *Sewall Wright* (1931, 1932) über den evolutionären Prozess der Optimierung von Genotypen ansehen.

Nach Wright ist in der Erklärung der Entwicklung von Genfrequenzen zu berücksichtigen, dass der Selektionskoeffizient eines Allels kontextabhängig ist, und zwar nicht nur von der

Umwelt des Phänotyps, zu dessen Genotyp es gehört, sondern auch von den Allelen in den anderen Genen dieses Genotyps: „In interpreting results it is necessary to recognize that the above [selection] coefficients are continually changing in value and especially that the selection coefficient of a particular gene is really a function not only of the relative frequencies and momentary selection coefficients of its different allelomorphs but also of the entire system of frequencies and selection coefficients of non-allelomorphs“ (1931: 155); „the dependence of the selection coefficient on the frequencies and selection coefficients of non-allelomorphs keeps it from being constant“ (ebd.: 106). Also gelte: „Selection relates to the organism as a whole and its environment and not to genes as such“ (ebd.: 155). Wright verdeutlicht seine Auffassung mit der Theorie der adaptiven Landschaften oder Fitness-Oberflächen: „Think of the field of visible joint frequencies of all genes as spread out in a multidimensional space. Add another dimension measuring degree of fitness. The field would be very humpy in relation to the latter because of epistatic relations, groups of mutations which were deleterious individually producing a harmonious result in combination“ (Wright<sup>379</sup>). Solche adaptiven Landschaften weisen nach Wright relative Optima (Berge) auf, welche vom absoluten Optimum durch relative Pessima (Täler) getrennt sind, die nur durchschritten werden können, wenn mehrere Allele eines Genotyps zugleich wechseln; somit sind diese relativen Optima dauerhaft stabil, wenn dieser gleichzeitige Wechsel unwahrscheinlich ist.<sup>380</sup> Den Tälern in Wrights adaptiven Landschaften entsprechen in der Theorie von Diamond die verbotenen Kombinationen

---

<sup>379</sup> Brief von Wright an Fisher vom 03. Februar 1931, zitiert nach Provine 1986: 272.

<sup>380</sup> Ausführlicher zur Theorie von Wright und zu seiner Kritik an der Theorie von Fisher siehe Wright 1931, 1932, 1980. Vgl. die in Fußnote 7 auf S. 2 genannte Literatur sowie Coyne et al. 1997, 2000.

von Arten, die 'durchlaufen' bzw. 'umgangen' werden müssen, damit eine Gesellschaft durch eine andere ersetzt werden kann, die die vorhandenen Ressourcen besser zu nutzen vermag. Den je für sich schädlichen, aber gemeinsam vorteilhaften Mutationen in der Theorie von Wright entsprechen bei Diamond solche Arten, die je für sich allein dem Konkurrenzausschluss unterliegen, sich aber gemeinsam etablieren können.

*Robert M. May* hat Überlegungen zur Sukzession ökologischer Gesellschaften angestellt, die denen von Diamond entsprechen. Er fragt: „Is the dynamical behaviour described by the multidimensional generalisation of a single valley (a global attractor)? Or is the dynamical landscape pockmarked with many different valleys, separated by hills and watersheds? If the former, the system has a unique stable state, to which it will tend (like a marble seeking the bottom of a cup) from all initial conditions, and following any disturbance. If the latter, the state into which the system settles depends on the initial conditions ... (so that the system behaves rather like the ball in a pin-ball machine). If there is a unique stable state, historical effects are unimportant; if there are many alternative locally stable states, historical accidents can be of overriding significance“ (1977: 471).

## **Paine und Connell: Strukturierung durch Prädation**

### *Paine*

Robert T. Paine (1966) geht der Frage nach, wie sich die Korrelation der Artendiversität von Habitaten mit den Längen- und Breitengraden erklären lässt. Für mich ist nicht

seine Erklärung dieser Korrelation selbst relevant, sondern die Theorie über die Strukturierung ökologischer Gesellschaften, die er im Rahmen dieser Erklärung aufstellt.

Paine nennt als die wahrscheinlichste Ursache dieser Korrelation der Artendiversität biologische Interaktionen, wie sie Hutchinson (1959) als Ursache angesehen habe (1966: 65). Er widerspricht aber mit seiner Hypothese<sup>381</sup> über die Ursachen, welche die Artenzahl lokaler ökologischer Gesellschaften bestimmen, der klassischen Konkurrenztheorie, indem er sagt: „(L)ocal animal species diversity is related to the number of predators in the system and their efficiency in preventing single species from monopolizing some important, limiting, requisite“ (1966: 73; vgl. ebd.: 65, 1974: 93). Die Bedeutung, die er Prädatoren beimisst, sieht er bestätigt durch die Ergebnisse seines Vergleichs von Nahrungsnetzen zwischen marinen Organismen in steinigen Gezeitenzonen. Die Untersuchung je eines solchen Nahrungsnetzes in der temperierten, der subtropischen und der tropischen Klimazone habe gezeigt, dass jeweils mindestens eine Art vorkomme, die ein Monopol in der Raumnutzung ausbilden *könnte*; nur in einem Fall aber habe eine Art ein solches Monopol ausgebildet, und diese habe keinen Prädator gehabt (1966: 71). Auch die Beobachtung, dass die experimentelle Entfernung des Spitzen-Prädators des Nahrungsnetzes eine Verringerung der Artenzahl bewirke, bestätige seine Hypothese (ebd.: 70 f.).

Sukzession führt nach Paine, hier widerspricht er Margalef (1958), nicht grundsätzlich zu komplexeren, artenreicheren Strukturen, sondern vielmehr zu einfacheren, artenärmeren, sofern nicht Prädatoren verhindern, dass die konkurrenzstärk-

---

<sup>381</sup> Paine (1966: 65) beschränkt den Geltungsbereich dieser Hypothese auf marine Organismen steiniger Gezeitenbereiche, vermutet aber einen weiteren Geltungsbereich.

ste Art den Raum monopolisiert:<sup>382</sup> „Predation ... interrupts the successional process and, on a local basis, tends to increase local diversity“ (1966: 70). Prädatoren könnten aber nur dann die lokale Diversität erhöhen, wenn die in der Ressourcenausbeutung konkurrenzstärkste Art höherem Prädatorendruck unterliege als konkurrenzschwächere Arten.<sup>383</sup>

Seine Eingangsfrage, wieso die Artendiversität mit den Längen- und Breitengraden korreliert, beantwortet Paine mit der hier nicht weiter darzulegenden Hypothese, das Vorkommen von Prädatoren korreliere den Längen- und Breitengraden (1966: 72 f.).

### *Connell*

Während Paine Prädation als Ursache ansieht, die ergänzend zu interspezifischer Konkurrenz die Struktur ökologischer Gesellschaften bestimmt, ist für Joseph H. Connell (1971, 1975; siehe aber 1961, 1978: 1307) Prädation deren Hauptursache. Den Begriff 'Prädation' versteht er dabei – anders als heutzutage üblich (siehe S. 119 dieser Arbeit) – in weitem Sinne: Er soll alle Beziehungen umfassen, in denen andere Organismen einem Organismus als Nahrungsressource dienen, so dass außer Prädation im eigentlichen Sinne auch Herbivorie und Parasitismus unter ihn fallen (1975: 460).

Für Prädation im weiten Sinne fordert Connell: „Predation should be regarded as being of primary importance, either directly determining species composition or in preventing competitive exclusion, except where the effect of predation is reduced for some reason“ (ebd.: 475). Dass in ökologischen Gesellschaften häufig Arten koexistierten, die sich öko-

---

<sup>382</sup> Auch Loucks 1970 meint, im Klimaxstadium verdränge die dominante Art viele oder sogar alle anderen Arten (Caswell 1976: 343). Vgl. auch Hughes 1980: 700 f.

<sup>383</sup> Zu dieser Einschränkung vgl. Schoener 1982: 590, Chase 2005: 183.

logisch kaum unterscheiden, sei so zu erklären: Potenziell konkurrierende Populationen werden durch Prädatoren daran gehindert, eine Dichte zu erreichen, bei der sie sich durch Konkurrenz ausschließen, wenngleich sie durchaus noch konkurrieren mögen (1971: 298). Voraussetzung dafür sei, dass die Schädigung durch Prädation entweder positiv mit der Konkurrenzstärke der Arten oder – bei ähnlicher Konkurrenzstärke der Individuen – positiv mit deren Dichte korreliert (*compensatory mortality hypothesis*) (1978: 1307).<sup>384</sup>

Prädation wirke aber nicht unter allen Umweltbedingungen in dieser Weise. Connell (1971) diskutiert, wie abiotische Umweltfaktoren die diversitätserhöhende Wirkung von Prädation beeinflussen und so festlegen, ob eher Konkurrenz oder eher Prädation die Zusammensetzung ökologischer Gesellschaften bestimmt.<sup>385</sup> Seine empirischen Untersuchungen von Populationen verschiedener Seepocken-Arten interpretiert er so (ebd.: 299-302, 306-308): Damit Prädation interspezifische Konkurrenz effektiv verhindern kann, muss es spezialisierte und damit effiziente Räuber geben; das setzt voraus, dass die Beuteart permanent vorkommt; das wiederum ist umso eher der Fall, je weniger die abiotischen Umweltbedingungen fluktuieren.

Mit dieser Theorie lasse sich auch erklären, dass in tropischen Regenwäldern viele Baumarten in jeweils geringer Abundanz und in weit verstreuten Exemplaren vorkämen: Die konstant günstigen Bedingungen hätten dazu geführt, dass es für jede Baumart stark spezialisierte und sehr effiziente Prädatoren gebe; deshalb bestehe die einzige Existenz-

---

<sup>384</sup> Howe & Smallwood 1982 sprechen von einer '*escape hypothesis*' (Clark & Clark 1984: 769)

<sup>385</sup> Für Beuteorganismen nennt Connell (1975: 475 f.) als die wichtigsten Ursachen eines reduzierten Einflusses von Prädation zwei Formen evolutionärer defensiver Adaptation: (1) Arten leben in Zufluchtsorten (*refuges*), in die ihre Prädatoren nicht eindringen können (*'fugitive' species*). (2) Sie besitzen morphologische, chemische etc. Schutzeinrichtungen (*defenses*).

möglichkeit für Baumarten darin, so verstreut vorzukommen, dass zumindest einige Exemplare erst von einem Prädator aufgefunden würden, nachdem sie bis zu einem unempfindlichen Entwicklungsstadium herangewachsen seien oder sich zumindest reproduziert hätten (ebd.: 302-308).

### *Interpretation*

Paine und Connell kritisieren beide die klassische Konkurrenztheorie, in der die Koexistenz von Arten nur durch Nischendifferenzierung erklärt wird: Ob diese Koexistenz ermögli- che, sei abhängig davon, in welchen 'vertikalen', trophischen Beziehungen die konkurrierenden Arten stünden; Prädation könne Konkurrenzausschluss verhindern.<sup>386</sup>

*Paine* hebt zwar hervor, dass außer interspezifischer Konkurrenz auch Prädation eine wichtige Ursache für die Strukturierung ökologischer Gesellschaften sein könne, verbleibt mit seiner Theorie jedoch im Rahmen der Konkurrenztheorie: Er interpretiert Prädation als Randbedingung, die bestimmt, wie groß Nischendifferenzen zwischen konkurrierenden Arten sein müssen, damit diese koexistieren können. Seine Theorie ist primär der idealtypischen Theorie von *Zulassungssystemen* zuzuordnen und zudem der von *Abhängigkeitssystemen*, wobei die Abhängigkeit im Ausschluss eines Ausschlusses besteht. (Harper 1969 und Janzen 1970 haben entsprechende Theorien über den Einfluss von Herbivoren, also von Prädatoren im weiteren Sinne, auf die Koexistenz von Pflanzenarten entwickelt.)

---

<sup>386</sup> Eine Zusammenstellung früher Theorien über Prädatoren-bedingte Koexistenz gibt Caswell (1978: 127), der diese selbst für ein mögliches, aber unwahrscheinliches Phänomen hält (ebd.: 128 f., 133-148).

Die Theorie von *Connell* (1971, 1975) über den Einfluss von Prädation ist ähnlich zuzuordnen. Sie soll allerdings nicht nur die Konkurrenztheorie ergänzen, sondern diese auch grundsätzlich in Frage stellen: Connell sieht Prädation als die Hauptursache für die Struktur ökologischer Gesellschaften an;<sup>387</sup> die positive Korrelation zwischen der Artenzahl ökologischer Gesellschaften und der Konstanz ihrer abiotischer Umwelt erklärt er nicht mehr wie etwa MacArthur (siehe S. 256 dieser Arbeit) damit, dass die potenziellen Konkurrenten sich stärker spezialisieren könnten; vielmehr erklärt er sie damit, dass die Prädatoren sich stärker auf potenziell konkurrierende Beutearten spezialisieren könnten und so deren Populationsdichten stärker reduzierten. Konkurrenz könne dann sogar überhaupt keine Rolle mehr für die Struktur ökologischer Gesellschaften spielen.<sup>388</sup>

Gemäß Connells Theorie hat Prädation diejenige Wirkung, die Andrewartha und Birch (siehe S. 138 ff. u. S. 300 ff.) der Fluktuation abiotischer Umweltfaktoren zuschreiben: Sie verhindert, dass Populationen eine Dichte erreichen, bei der es zu Konkurrenz(ausschluss) kommen könnte. Insofern Connell die potenziell konkurrierenden und sich ausschließenden Beutearten als – zumindest tendenziell – unabhängig voneinander existierend begreift, kann man seine Theorie wie die von Andrewartha und Birch der idealtypischen Theorie aggregierter Systeme zuordnen; insofern er diese Unabhängigkeit jedoch als Wirkung einer Organismengruppe bestimmt, die zum System statt zu dessen Umwelt gehört, ist seine Hypothese der idealtypischen Theorie *einseitiger Ermöglichungssysteme* zuzuordnen.

---

<sup>387</sup> Vgl. Hutchinson 1978: 239, Pianka 2000: 13 f., Schoener 1982: 590.

<sup>388</sup> Eine vermittelnde Position nehmen Hairston et al. 1960 ein, denen zufolge Konkurrenz die Struktur ökologischer Gesellschaften im Hinblick auf Pflanzen und sogenannte Spitzen-Prädatoren bestimmt, ansonsten aber Prädation strukturierend wirkt.



Sofern Connell überhaupt eine Strukturierung ökologischer Gesellschaften durch Konkurrenz annimmt, interpretiert er diese wie Grant (siehe S.265). Sie beruht für ihn auf Differenzen, die die konkurrierenden Arten unabhängig voneinander, allopatrisch erworben haben: „In summary, if the mechanism of niche differentiation contributes at all to coexistence in many-species guilds, it seems unlikely to have commonly arisen by species having diverged by coevolution. Instead, it is more likely that they diverged as they evolved separately so that, when they later came together, they coexisted because they had already become adapted to different resources or parts of the habitat. Thereafter competition may keep them apart, as has been demonstrated in several instances“ (1980: 137; vgl. ebd.: 132 f.). Zumindest in Bezug auf die Dispositionen der konkurrierenden Arten vertritt Connell also eine Theorie *solitärer Individualität*.

## **Hutchinson: Koexistenz durch Fluktuation der Konkurrenzoeffizienten**

Georg Evelyn Hutchinson ist grundsätzlich als Vertreter einer Konkurrenztheorie ökologischer Gesellschaften anzusehen. Denn für ihn gilt: „Ecological zonation is largely dependent on the competitive relations of species as controlled by the environment“ (1953: 7; vgl. 1957, 1959, 1965). Im Folgenden möchte ich nur seine Erklärung für eine Eigenschaft von Phytoplankton-Gesellschaften behandeln, die im Rahmen der Konkurrenztheorie eine Anomalie darstellt. (Entsprechende Anomalien sind der Artenreichtum von tropischen Regenwäldern und Korallenriffen.<sup>389</sup>)

---

<sup>389</sup> Vgl. Connell 1978, 1979, Hubbell & Foster 1986: 315 (die ich auf S. 336 zitiere), Hubbell 1997.

Diese Eigenschaft hat Hutchinson (1961<sup>390</sup>) als *The paradox of the plankton* bezeichnet, das er so beschreibt: „The problem that is presented by the phytoplankton is essentially how it is possible for a number of species to coexist in an relatively isotropic or unstructured environment all competing for the same sorts of materials. The problem is particularly acute because there is adequate evidence from enrichment experiments that natural waters, at least in the summer, present an environment of striking nutrient deficiency, so that competition is likely to be extremely severe“ (ebd.: 137). Das Prinzip des Konkurrenzausschlusses prognostiziert unter solchen Randbedingungen die Ausbildung einer Gesellschaft mit nur einer Art (ebd.).

Hutchinson löst das 'Paradox des Planktons', indem er annimmt, dass die dauerhafte Koexistenz von Arten, die in homogenen Habitaten um dieselbe begrenzte Ressource konkurrieren, unter folgenden Bedingungen möglich ist:<sup>391</sup>

Die Konkurrenzkoefizienten der Arten sind von bestimmten Umweltbedingungen abhängig; diese verändern sich; ihre Veränderung ist so beschaffen, dass sich die Richtung der Konkurrenz umkehrt, also die zuvor unterlegene Art wieder die konkurrenzstärkere wird; eine derartige Veränderung der Umweltbedingungen tritt fortwährend ein, bevor es zum Konkurrenzausschluss einer der Arten gekommen ist (1953: 8 f., 1957: 420 f., 1961: 138, 141 f.). Unter diesen Bedingungen, die vor allem für Arten mit relativ schneller Generationsfolge eintreten könnten, könne sich ein Gesellschaftstyp entwickeln, den MacArthur (1960) eine opportunistische Gesellschaft genannt hat (1961: 138, 141).

---

<sup>390</sup> Ähnliche Gedanken enthalten Hutchinson 1941, 1948, 1953, 1957: 420 f., 1965. Vgl. Kingsland 1995: 178-183.

<sup>391</sup> Als alternative Erklärungen diskutiert Hutchinson zum Beispiel durch Prädation ermöglichte Koexistenz (1961: 141) sowie wiederholte Einwanderung aus einem anderen Habitat, in dem die konkurrenzschwächere Art eine stabile Population hat (1961: 142). Zu alternativen Erklärungen auch anderer Autoren siehe J. B. Wilson 1990.

Hutchinsons Lösung des 'Paradox des Planktons' beruht darauf, dass er eine Hilfhypothese des Forschungsprogramm der Konkurrenztheorie aufgibt: „(T)he paradox of a multi-specific phototrophic phytoplankton only arises if we assume a closed system, providing a single niche, with enough time to permit the achievement of equilibrium“ (1965: 112).

Dadurch wird es möglich, die Wirkung der Variabilität von Umweltbedingungen anders zu interpretieren, als es in der Konkurrenztheorie üblich war: Üblich war es anzunehmen, die Variabilität reduziere die Zahl der koexistenzfähigen Arten. So konstatieren May und MacArthur: „(E)nvironmental fluctuations will put a limit to the closeness of species packing“ (1972: 1109). Begründet wurde das mit der Annahme, unter fluktuierenden Umweltbedingungen benötige die Population jeder einzelnen Art mehr 'Ressourcenraum', um *für sich* dauerhaft existieren zu können: „In a randomly fluctuating environment, it is not enough that all the eigenvalues be positive, but rather they should be bounded away from zero by an amount roughly proportional to the environmental noise level“<sup>392</sup> (ebd.: 1111). Demgegenüber meint Hutchinson, die Variabilität der Umweltbedingungen könne die Ausbildung eines Gleichgewichts *zwischen* den Populationen verschiedener Arten verhindern: Es komme nicht zum Konkurrenzausschluss, wenn jede Population durch variierende Umweltfaktoren vorübergehend über einen Konkurrenzvorteil verfüge und in den für sie ungünstigen Zeiträumen nicht erlösche.<sup>393</sup> „Thus, the community will comprise a mixture of species favoured by the current environment, with remnants of species favoured by the previous environment“ (J. B. Wilson 1990: 22).

---

<sup>392</sup> Zu dieser Annahme bei MacArthur siehe S. 256, allgemein zu ihr siehe Caswell 1976: 328 f.

<sup>393</sup> Vgl. Armstrong & McGehee 1980: 153. Chesson & Warner 1980: 923, 936 f., 939.

## *Interpretation*

Wie in seinen früheren Schriften bestimmt Hutchinson (1961) ökologische Gesellschaften weiterhin als *Zulassungssysteme*. Er lässt aber die Annahme fallen, dauerhafte Koexistenz müsse in einem Gleichgewichtszustand mit relativ konstanten Abundanzen realisiert sein (*equilibrium*; genauer: *steady state*). Außerdem lässt er jetzt die Existenz dauerhafter *Ungleichgewichtszustände* zu, welche durch Koexistenz bei fluktuierenden Populationsdichten charakterisiert seien (*non-equilibrium*).<sup>394</sup> (1953: 3, 8)

Hutchinson verbleibt aber im Forschungsprogramm der Konkurrenztheorie, weil er an dessen hartem Kern, dem Konkurrenzausschlussprinzip, festhält. Er führt allerdings eine zusätzliche Hilfshypothese ein: Auch die Fluktuation von Umweltbedingungen kann Koexistenz ermöglichen, nicht nur Nischen- und Habitatdifferenzierung.<sup>395</sup> Dass er im konkurrenzt theoretischen Forschungsprogramm verbleibt, zeigt sich daran, welche Wirkung er den fluktuierenden Umweltbedingungen zuschreibt: Sie verändern die Konkurrenzkoeffizienten; die Populationsdichten der Arten werden durch interspezifische Konkurrenz begrenzt. Dagegen bewirken gemäß den Theorien von Andrewartha und Birch (siehe S. 138 u. S. 300) sowie Walter (siehe S. 322), die der idealtypischen Theorie aggregierter Systeme zuzuordnen sind, die fluktuierenden Umweltbedingungen selbst die Begrenzung der Populationsdichten, weil sie, unabhängig von Konkurrenz, immer wieder so ungünstig sind, dass die Sterberate größer ist als die Geburtenrate.

---

<sup>394</sup> Nicholson unterscheidet entsprechend *equilibrium* und *balance* (siehe Kapitel 4, S. 123), Armstrong & McGehee (1980: 158) sprechen von *persistence at fixed densities* oder aber nur von *persistence*.

<sup>395</sup> Connell (1978: 1306) grenzt den von Hutchinson (1941, 1961) entwickelten Theorietyp als „*gradual change hypothesis*“ von der „*niche diversification hypothesis*“ (ebd.) ab.

In Hutchinsons Theorie ist die Fluktuation der Konkurrenz-koeffizienten und damit die Erweiterung der Möglichkeiten von Koexistenz durch eine *äußere Ursache* bedingt, nämlich durch die zeitliche Fluktuation der Umweltbedingungen. (Entsprechende Theorien haben später Chesson 2000 sowie Shea et al. 2004 aufgestellt.) Eine Theorie, derzufolge die Fluktuation der Konkurrenz-koeffizienten durch die koexistierenden Arten selbst, also durch eine *innere Ursache* verursacht wird (Dichteabhängigkeit der Konkurrenz-koeffizienten), hat zuerst wohl Koch (1974, 1974a) entwickelt.<sup>396</sup> Bei dieser handelt es sich allerdings nicht mehr wie bei Hutchinson um eine Ungleichgewichtstheorie, sondern um die Theorie eines Gleichgewichts bei fluktuierenden Populationsdichten. Das zeigt sich daran, dass die Annahme eines *time lag* nicht mehr Bestandteil der Theorie zu sein braucht.

## 5.5 Theorien aggregierter Systeme

In diesem Kapitel gehe ich auf vier Theorien ökologischer Gesellschaften ein, die sich der idealtypischen Theorie aggregierter Systeme zuordnen lassen. Dies sind die Theorien von Andrewartha und Birch, Peus, Wiens und Walter.

---

<sup>396</sup> Spätere Vertreter solcher Theorien sind Armstrong & McGehee 1976, 1976a, 1980, McGehee & Armstrong 1977, Huisman & Weissing 1999, Abrams & Holt 2002.

## Andrewartha und Birch: Unabhängige Koexistenz der Ähnlichen

### *Der einzelne Organismus und seine Umwelt*

Herbert Georg Andrewartha und Louis Charles Birch<sup>397</sup> schließen nicht aus, dass biotische Interaktionen wie interspezifische Konkurrenz und Prädation die Verbreitung und damit die Koexistenz von Arten beeinflussen, sie widersprechen aber allen Theorien, die solche Interaktionen als deren Hauptursache betrachten. Sie nehmen nämlich an – wie in Kapitel 4 (S. 138 ff.) bereits, bezogen auf ihre populationsökologische Theorie, dargelegt wurde –, dass die meisten Arten die meiste Zeit und an den meisten Orten aufgrund (zeitweilig) ungünstiger Umweltbedingungen selten sind, weshalb intraspezifische Konkurrenz nur geringen Einfluss auf Populationsdichten und interspezifische Konkurrenz nur geringen Einfluss auf die Verbreitung und Abundanz von Organismen verschiedener Arten haben könne: „An animal may share a resource with individuals of its own species without having its chance to survive and reproduce influenced by these other individuals. ... The same principles apply to animals of different species sharing food with the primary<sup>398</sup> animal“ (1984: 132).

Wenn eine Art in einem Gebiet einen Vorteil gegenüber einer anderen hat, so habe dies oftmals nichts mit Konkurrenz zu tun, sondern diese Art sei lediglich besser an die Umweltbedingungen dieses Gebiets angepasst (1954: 404), weshalb sie stochastisch weniger häufig Phasen mit negativen Wachstumsraten habe. Auf diese Weise bestimme das Klima

---

<sup>397</sup> Die folgende Darstellung basiert auf Andrewartha & Birch 1954, 1984.

<sup>398</sup> Das *primary animal* ist dasjenige Lebewesen, welches Ausgangspunkt der Untersuchung ist.

weitgehend die Verbreitung von Pflanzenarten, die wiederum den Rahmen für die Verbreitung der Tiere setze (ebd.: 494). So überlebe eine antarktische Art in der antarktischen Region aufgrund ihrer Fähigkeit, bei niedrigen Temperaturen zu überleben, mit höherer Wahrscheinlichkeit als eine dorthin transportierte tropische Art, ohne dass in dieses Phänomen Konkurrenz involviert sei (ebd.: 404).

Ein Forschungsansatz, der (allein) interspezifische Beziehungen betrachte, führe nicht zu Erklärungen der Verbreitung und Abundanz von Arten (ebd.: 4 f.). Damit erkläre er auch nicht, warum bestimmte Arten allopatrisch und andere sympatrisch vorkämen. Andrewartha und Birch unterscheiden deshalb die folgenden beiden ökologischen Disziplinen: „that sort of ecology which leads to an explanation of the distribution and abundance of animals and that sort which describes the relationships of members of communities“ (ebd.: 5).

Die richtige Methode sei es, die Ursachen der Verbreitung jeder der fraglichen Arten für sich zu betrachten. Dazu müssten einerseits die Eigenschaften der Arten (ihre Physiologie und ihr Verhalten) untersucht werden, andererseits die Umweltbedingungen des Gebiets (Physiographie, Klima, Boden und Vegetation), für das die Verbreitung der Organismen dieser Art erklärt werden soll (ebd.: 4 f., 10). Andere Organismen seien nur unter bestimmten Umständen einzubeziehen: „The other organisms in the area must also be investigated if these seem to be important in the ecology of the species that is being studied“ (ebd.: 10).

Wenn dies der Fall sei, müssten primär *einzelne* Organismen in den Beziehungen zu ihrer Umwelt, zu der Organismen derselben ebenso wie anderer Art gehören könnten, untersucht werden: „For example, we tend not to think of *multispecific populations* in which the individuals and species are com-

peting for, say, food which is short in supply, but rather to think of an *animal* in whose environment are many other animals which consume the food that it requires and thus, by reducing the amount of food available to it, reduce its chance to survive and multiply“ (1954: 399).

Für die Synökologie fordern Andrewartha und Birch demnach dieselbe Methode, die sie auch für die Populationsökologie als die einzig richtige ansehen (vgl. S. 149): Stets müsse vom einzelnen Organismus und seiner Umwelt ausgegangen werden; denn ökologische Gesellschaften, konkurrierende Populationen oder auch Habitate, die oft als Ausgangspunkt ökologischer Untersuchungen gewählt würden, seien mentale Konstrukte, welche nur durch ein subjektiv vom Wissenschaftler festgelegtes Kriterium abgegrenzt bzw. eine Einheit seien (ebd.: 4, 28, 403).

### *Koexistenz des ökologisch Ähnlichen*

Ob Arten koexistieren können oder nicht, ist nach Andrewartha und Birch vor allem davon abhängig, ob es Orte gibt, an denen ihre Standortansprüche, unabhängig voneinander, erfüllt sind. Dazu müssen die Arten einander ähnlich sein: „How is it that certain sorts of animals can live together, professing the same niche in the same habitat? And the answer is: Because they are alike – not identical, but sufficiently alike with respect to the niche they have in common ... to be able to coexist“ (1984, 258). Sie stimmen den Boer (1980<sup>399</sup>) zu, der aus seinen empirischen Studien folgert: „Species that are ecologically closely related will more often than not be found co-existing in the same habitat.“ Zudem halten sie auch die Umkehrung dieser Aussage für zutreffend: „(W)hen two species fail to coexist in the same

---

<sup>399</sup> Zitiert nach Andrewartha & Birch 1984: 140, die keine Seite angeben.



habitat the explanation will usually depend on some critical difference in their ecologies“ (1984: 140); „when two species fail to coexist it is usually because they differ with respect to their success in professing a niche that they have in common. This explanation is more general and more plausible than the best explanation that is consistent with competition theory“ (ebd.: 258 f.). Somit gelte: „species are brought together by similarities and kept apart by differences in their niches“ (ebd.: 223).

Erklärungsbedürftig bzw. eine potenzielle Anomalie ist demzufolge nicht, dass Arten mit ähnlicher, sondern wenn Arten mit unterschiedlicher Ökologie koexistieren. Damit ist eine Auffassung formuliert, die zur Konkurrenztheorie direkt entgegengesetzt ist: „The conclusions from the studies we have quoted ... are diametrically opposed to the conventional wisdom of the 'competitive exclusion principle' according to which ecologically similar species ... necessarily exclude one another“ (ebd.: 141; vgl. ebd.: 223-243, 258 f.).

### *Interpretation*

Andrewartha und Birch vertreten eine Theorie ökologischer Gesellschaften, die man als konträr zur Konkurrenztheorie bezeichnen kann. MacArthur (1972: 154) hat sie treffend charakterisiert: „Perhaps the most extreme view of communities was advocated by Andrewartha and Birch (1954) ... Since they believed species interactions were generally of little importance, they assumed each species lived its life independently. They thought of a community as a collection of species all adapted to a given [abiotic] environment but living independent lives. They would seldom expect and did not look for either community or species diversity patterns. These would be present only if species interacted, a proposition which they had rejected.“

Die Theorie ökologischer Gesellschaften von Andrewartha und Birch ist somit, wie ihre Theorie von Populationen und als Konsequenz aus dieser, der idealtypischen Theorie *aggregierter Systeme* bzw. *solitärer Individualität* zuzuordnen. Hinsichtlich ökologischer Gesellschaften vertreten sie, wie hinsichtlich Populationen, einen *Systemnominalismus*.

## **Peus: Reduktion der Umwelt auf abiotische Faktoren**

Fritz Peus (1954) widerspricht explizit Theorien, die einen Systemrealismus in Bezug auf Biozönosen vertreten. Er will – wie das Biotop – so auch „die Biozönose als in der Natur nicht existent, ja als nicht einmal in menschlicher Schau haltbar ... erweisen“ (1954: 293). Diese Auffassung begründet er auf zwei Weisen. Die eine, die ich zunächst behandle, verbleibt im Rahmen der üblichen Auffassung über die Umwelt von Organismen, die andere stellt diese grundsätzlich in Frage.

Peus formuliert seine Theorie nur für Tiere, bemerkt aber: „Wenngleich ich bei meinen Darlegungen nur an die Tierwelt denke, so zweifle ich doch nicht daran, daß sie in gleicher Weise auch für die Pflanzenwelt gültig sind“ (ebd.: 273).

### *Biozönosen als dispositional-funktionale Systeme*

Für Peus ist die zu seiner Zeit verbreitete Theorie der Biozönose, wie sie von Friederichs (1927), Hesse (1924), Thiene-mann (1941, 1954) und anderen vertreten wird, unhaltbar. Dass Lebewesen sich gegenseitig bedingen, fest aneinander gebunden, voneinander abhängig, als Gemeinschaft zur Selbsterhaltung in der Lage sind etc., sei eine der Natur vom

Menschen unterschobene Idealvorstellung. (Peus 1954: 293-300)

Wenn der Mensch die Umweltbeziehungen der Tiere einer Biozönose untersuche, könne er zwar durchaus Beziehungen zwischen Tierarten feststellen, doch gelte für diese: (1) „Untereinander und miteinander aber haben die einzelnen Bewohner [einer Lebensstätte] nur insoweit zu tun, als ein Faktor ihrer Umwelt durch ein ... Lebewesen dargestellt wird“ (1954: 300). (2) „Eine solche *Abhängigkeitskette* dürfte meist schon im ersten Glied aufhören; sie kann aber auch vielgliedrig über mehrere Arten hinwegreichen“ (ebd.). (3) Für solche Ketten gelte, „daß die Beziehungsrichtung so gut wie immer ... nur *einseitig* ist, daß die Kette irgendwo innerhalb der Gesamtbewohnerschaft blind endet, also keineswegs alle Bewohner miteinander verbindet, daß daher viele Abhängigkeitsketten nebeneinander und ohne Querverbindungen auftreten“ (ebd.). (4) Diese Beziehungen setzten sich über die Umgrenzung von 'Biotopen' bzw. 'Biozönosen' hinweg (ebd.). (5) Man dürfe aus der Wiederholung einer bestimmten Artenzusammensetzung an verschiedenen geographischen Orten nicht schließen, es lägen interspezifische Beziehungen zwischen den Arten vor; die zutreffende Erklärung solcher Korrelationen sei vielmehr zumeist, dass sich die individuellen Umwelten (im Sinne von Anspruchs-Nischen) verschiedener Arten überschneiden und sie deshalb an denselben Orten geeignete Umweltbedingungen vorfinden (ebd.: 299).

Demnach bestehe keine allseitige Abhängigkeit zwischen den Organismen einer Lebensstätte und auch wechselseitige Beziehungen seien keineswegs die Regel (ebd.: 296). „Vielmehr ist, abgesehen z. B. von der eine echte Gegenseitigkeit darstellenden Symbiose, den für ihre Bestäubung auf Insekten oder Vögel angewiesenen Pflanzen, u. ä., die *unilaterale* Beziehung in Form der Nutznießung bzw. des Nachteils, das Normale“ (ebd.). Ferner sei es (deshalb) nicht berechtigt, „von einer Selbstregulation seitens der Gesamtheit der

anwesenden Organismen zu sprechen; es ist nichts da, was diese Funktion steuern sollte“ (ebd.: 297). Die Regulation erfolge vielmehr durch die Umweltfaktoren, die sich dauernd durch äußere Einwirkungen veränderten – und mit ihnen die Dichten der einzelnen Populationen sowie die Artenzusammensetzung (ebd.: 295, 297).

Peus nimmt also zwar Ketten dispositionaler Funktionen an, widerspricht aber der Behauptung, dass diese alle Organismen(arten) eines bestimmten Areals miteinander verbinden würden; fakultative und obligate mutualistische Beziehungen und ätiologische Funktionen, die eine solche Verbindung herstellen könnten, seien Ausnahmen. Man müsse deshalb folgendes Fazit ziehen: „Es gibt keinen Biotop und keine in ihm wohnende Biozönose, die etwas *Geschlossenes* und etwas Selbständiges oder Unabhängiges, eine Autarkie oder eine Ganzheit für sich darstellten“ (ebd.: 295). Es sei also die „'Biozönose' mit allen ihr unterstellten Eigenschaften und Fähigkeiten ein Gebilde des menschlichen Vorstellungsvermögens und somit nur eine Fiktion. Die 'Biozönologie' hat keinen realen Grund und ist als Wissenschaft gegenstandslos“ (ebd.: 307; vgl. ebd.: 300).

Dispositional-funktionale Beziehungen zwischen Tierarten sind nach Peus zwar durchaus häufig und auch engere Beziehungen bis hin zu obligater Abhängigkeit schließt er nicht aus, aber diese begründen seines Erachtens keine realen gesellschaftlichen Einheiten (Systemnominalismus). Deshalb sei zu konstatieren, „daß *jedes Lebewesen* (als Spezies) *auf sich allein gestellt ist, für sich allein steht* und an einem Ort oder zu einer Zeit gedeiht oder kümmert *nach Maßgabe der Beschaffenheit seiner Umwelt*. In dieser Schau ist der Begriff der Gemeinschaft nicht am Platze“ (ebd.: 297).

Die ökologische Forschung müsse folglich ohne Zweifel und unumgänglich mit der autökologischen Analyse der Beziehungen der einzelnen Art, eventuell auch der Rasse oder

Population, zu ihrer Umwelt und Umgebung beginnen (ebd.: 273), womit allerdings der gesamte mögliche Gegenstandsbereich der Ökologie bereits abgedeckt sei: Es sei die „ökologische Methodik und Forschung in der Autökologie zugleich auch schon an ihrem Ende angelangt“ (ebd.: 300, im Original kursiv).

### *Einschichtige Umwelt aus allgemeinen Faktoren*

Die Existenz von Biozönosen stellt Peus noch auf eine grundsätzlichere Weise in Frage, nämlich indem er den zu seiner Zeit üblichen Begriff der Umwelt von Organismen kritisiert und verwirft.

*Erstens* kritisiert er die Annahme, dass die Umwelt eines Tieres aus kategorial verschiedenartigen Gegenständen bestehe, nämlich zum einen aus anderen Organismen, zum anderen aus abiotischen Umweltfaktoren. Wir als Beobachter hätten zwar diesen Eindruck, für die betrachteten Tiere jedoch existiere ein solcher Unterschied nicht: „Die Umweltfaktoren sind in ihrer Wirkung für das Tier von grundsätzlich *gleicher Bedeutung*. Wir Menschen pflegen z. B. 'abiotische' und 'biotische' Faktoren in der Umwelt des Tieres zu unterscheiden. Diese Unterscheidung ist aber im Hinblick auf das Tier unreal und ungültig. Für das Tier ist lediglich der einzelne Faktor und, auf dem Wege über seine Qualität, dessen Effekt von Bedeutung, und im ökologischen Effekt sind sich die von uns Menschen als lebend oder unbelebt erkannten Faktoren für das Tier gleichwertig und gleichgültig“ (1954: 275).

Diese Auffassung erläutert Peus mit folgenden Beispielen: „Die Haut eines Säugers mit allen ihren für die Umwelt bedeutsamen Eigenschaften ist für einen Ektoparasiten ebenso und nicht mehr und nicht weniger einfach nur das geeignete und beanspruchte Substrat wie etwa der Sand für eine *Cicindela* oder die Wasseroberfläche für einen *Limnotredus*.

Daß der Ektoparasit... seine Nahrung *aus* dem Substrat hervorholt, der Sandkäfer oder der Wasserläufer die Nahrung *auf* dem Substrat finden, ist nur eine Modifizierung in Einklang mit der spezifischen, morphologisch-physiologischen Organisation dieser Tiere. Auch ist es für die Lebensfunktion eines Tieres, weil im Effekt gleich und nicht unterscheidbar, ohne Bedeutung, ob es durch einen Konsumenten aus dem Tierreich oder etwa durch Ungunst physikalischer Faktoren (Klima o. ä.) vernichtet wird“ (ebd.).

Ebenso sei die Wirkung von Konkurrenz als gleichartig mit der Wirkung abiotischer Faktoren anzusehen; wenn ein Konkurrent eine limitierende Ressource aufbrauche, so geschehe „im Grunde nichts anderes als wenn irgendein anderer Umweltfaktor, beispielsweise ein physikalischer oder chemischer, außerhalb der für ein Tier tragbaren Amplitude des Gesamtspektrums liegt. Trotzdem ist es *menschlich* berechtigt, von Konkurrenz zu sprechen, weil *wir* den betreffenden Umweltfaktor als ein belebtes Wesen erkennen“ (ebd.: 284). Ein Lebewesen, das für den Menschen zur Umwelt eines Tieres gehöre, sei ein „dem Tier aber als solches nicht erscheinendes ... Lebewesen“ (ebd.: 300).

*Zweitens* kritisiert Peus (1954: 274-276, 284 f.), explizit anhand von Friederichs (1943, 1944, 1950), die Annahme einer mehrstufigen Umwelt. Zur Umwelt eines Tieres gehöre nur, wovon es *unmittelbar* abhängig sei. „Faktoren oder Umstände, die nur von mittelbarem Einfluß sind, betrachte ich als außerhalb der Umwelt des Tieres liegend, auch dann, wenn es sich um eine Einwirkung ersten Grades auf einen unmittelbar wirksamen Faktor ... handelt. Ist eine indirekte Beziehung oder Wirkung ... auch noch so konkret greifbar und offensichtlich, so ist diese Greifbarkeit oder Offensichtlichkeit eben doch nur ein Gegenstand der menschlichen Erkenntnis“ (Peus 1954: 274).

Diese Ansicht begründet Peus damit, dass für die Existenz(möglichkeit) eines Tieres nur die herrschenden Bedingungen, nicht aber deren Zustandekommen relevant sei: „Auf welche Weise diese Bedingungen zustande kommen, liegt außerhalb seiner Merkwelt, existiert also für das Tier nicht und kann es 'nichts angehen'“ (ebd.). Es gilt also: „Die ökologische Umwelt des Tieres ... ist durchaus *einschichtig, stufenlos* und *unmittelbar*“ (ebd.: 285).

Beide Kritikpunkte folgen demselben Prinzip: „Vordringlichstes Gebot ist ... [bei der autökologischen Untersuchung der Umwelt einer Art] die völlige Ausschaltung aller menschlichen Umweltbegriffe und jeder menschlichen Wertsetzung und Inhaltsgebung“ (ebd.: 273).

Entscheidend ist dabei, dass die (vermeintliche) Befolgung dieses Gebots Peus zu der Ansicht führt, die Umwelt eines Organismus bestehe nicht aus bestimmten konkreten Einzel dingen mit spezifischen Verbindungen bestimmter Eigenschaften, sondern aus Raum-Zeit-Stellen, die durch eine gewisse Anzahl allgemeiner, kontinuierlich bestimmbarer Faktoren qualitativ bestimmt sind. Das gelte auch in Fällen, in denen für den Menschen ein Organismus an eine bestimmte Art von Gegenstand oder Organismus gebunden erscheine: Es ist nicht so, dass jeder Faktor „in einer absolut gegebenen Form da ist oder nicht. Vielmehr ist jeder Faktor von Ort zu Ort oder in zeitlicher Folge am selben Ort in seiner Wertigkeit variabel oder *abstufbar*. Die Versuche, Beispiele für Faktoren beizubringen, die in Form des 'Alles oder Nichts' ... keiner Intensitätsstufigkeit unterworfen seien, befriedigen m. E. nicht. Als angeblich hierher gehörig hat man das Ameisennest, bestimmte Phytotelmen, die bestimmte Nährpflanze für das auf sie angewiesene Tier u. dgl. angeführt. Ich aber glaube, dass alle solche und analoge Gegebenheiten keine unmittelbaren Einzelfaktoren, sondern in jedem Falle nur die Voraussetzungen für die Kombination einer Anzahl von (lebensnotwendigen) Einzelfaktoren dar-

stellen. Das Nest, die Phytotelme u. dgl. sind in dieser Schau dann lediglich die Umgebung ... , in der (allein) bestimmte Umweltfaktoren des betreffenden Bewohners realisiert sind“ (ebd.: 275 f.).

### *Interpretation*

Die Theorie von Peus kann man der idealtypischen Theorie *aggregierter Systeme* und *solitärer Individualität* zuordnen.<sup>400</sup> Diese Zuordnung ist allerdings nicht deshalb gerechtfertigt, weil man annehmen könnte, er leugne, dass von Organismen Wirkungen ausgehen, die einen anderen Organismus in seiner Existenz beeinflussen, oder weil er solche Einflüsse zumindest – wie etwa Gleason, Andrewartha und Birch sowie Walter – als unbedeutend ansieht im Verhältnis zur Abhängigkeit der Organismen von abiotischen Umweltfaktoren. Nach Peus gibt es sehr wohl zahlreiche interspezifische Beziehungen, welche die Auffassung ökologischer Gesellschaften als interaktionistische Systeme (nicht aber als organische und selbstabgegrenzte Systeme) zutreffend erscheinen lassen. Aber diese bestehen seines Erachtens nur aus der Perspektive des Menschen. Aus der *Perspektive eines Organismus* dagegen existierten andere Organismen *als Organismen* (und ebenso andere konkrete Gegenstände als konkrete Gegenstände) überhaupt nicht,<sup>401</sup> weshalb sie auch nicht zu seiner Umwelt gehören *können*. Insofern liegt mit der Theorie von Peus eine Theorie aggregierter Systeme vor; denn ein

---

<sup>400</sup> Jax (2002: 76) stuft sie entsprechend als Extremfall einer individualistischen Position ein (der er die organismische entgegenstellt).

<sup>401</sup> Vgl. den folgenden Schluss, den Kant aus seiner Analyse des Begriffs der 'Zuträglichkeit' zieht: „(O)bgleich ... die Grasarten für sich ... als organisierte Produkte der Natur ... zu beurteilen sind, so werden sie doch in Beziehung auf Tiere, die sich davon ernähren, als bloße rohe Materie angesehen“ (KdU: § 63 / A 278). Zu dieser Analyse siehe S. 104 dieser Arbeit.



aggregiertes System habe ich idealtypisch ja so definiert: Jedes Individuum gehört dem System unabhängig von den anderen Individuen dieses Systems und darüber hinaus auch unabhängig von allen anderen Individuen der betrachteten Kategorie (oder Klasse) von Gegenständen als Komponente zu, und es ist auch in seinen Eigenschaften und seiner Disposition unabhängig von diesen. (Vgl. S. 90.)

Man kann Peus' Theorie der Umwelt von Organismen dann so interpretieren: Sie ist eine Zusatzhypothese, mit der sich eine Anomalie eines synökologischen Forschungsprogramms beseitigen lässt, dessen 'harter Kern' die Theorie aggregierter Systeme ist: Dass die biologischen Arten in ihrer Existenz unabhängig voneinander sein sollen, widerspricht offensichtlich beispielsweise der Tatsache, dass sich alle Tiere (in der Natur) ausschließlich von anderen Lebewesen ernähren. Mit der Theorie von Peus ist diese Anomalie auflösbar, indem für die Organismen selbst angenommen wird, dass ihre Umwelt kategorial anders beschaffen ist als sie selbst, und dass die menschliche Perspektive, in der es voneinander abhängige Organismen gibt, als nicht relevant für die Ökologie behauptet wird. (Nicht maßgeblich ist hier, ob Peus selbst mit seiner Theorie diese Anomalie lösen *wollte*.)

Eine alternative Interpretation möchte ich zumindest andeuten: Peus nimmt eine grundsätzlich andere *menschliche* Perspektive auf die Umweltbeziehungen von Organismen ein als die Vertreter der von ihm kritisierten Theorien und strebt damit eine andere Art von Ökologie an.<sup>402</sup> Für Friederichs, Hesse und Thienemann besteht die Welt und damit auch die Umwelt eines Organismus aus individuellen Gegenständen: nämlich aus Biotopen und vor allem aus anderen Organismen, die eine große Vielfalt historisch entstandener, tenden-

---

<sup>402</sup> Zum Folgenden vgl. Trepls (2005: 133-136) Bestimmung der Differenz zwischen dem Begriff der ökologischen Nische und dem der Minimalumwelt.

ziell jeweils *einzigartiger* und damit *inkommensurabler Umweltfaktoren* darstellen, „die in Form des 'Alles oder Nichts'... keiner Intensitätsstufigkeit unterworfen seien“ (Peus 1954: 275); sie untersuchen dann, welche dieser individuellen Gegenstände für einen Organismus welche Bedeutung haben. Für Peus dagegen verursachen die individuellen Gegenstände eine begrenzte Anzahl *allgemeiner Umweltfaktoren*, deren konkrete Ausprägungen kontinuierlich abgestuft sind und jeweils auf viele verschiedene Weisen zustande kommen können, auch unabhängig von dem individuellen Gegenstand, der sie in dem einen Fall hervorgebracht hat. Er untersucht dann, wie ein Organismus sich zu diesen allgemeinen Faktoren verhält.

Diese beiden Perspektiven kann man den beiden wissenschaftlichen Methoden zuordnen, die im Neukantianismus unterschieden worden sind. Wilhelm Windelband (1894/1904) hat *nomothetische*<sup>403</sup> und *idiographische*<sup>404</sup> Wissenschaften unterschieden und sie so charakterisiert: „(D)ie Erfahrungswissenschaften suchen in der Erkenntnis des Wirklichen entweder das Allgemeine in der Form des Naturgesetzes oder das Einzelne in der geschichtlich bestimmten Gestalt; sie betrachten zu einem Teil die immer sich gleichbleibende Form, zum anderen Teil den einmaligen, in sich bestimmten Inhalt des wirklichen Geschehens. Die einen sind Gesetzeswissenschaften, die anderen Ereigniswissenschaften“ (1904: 12). Heinrich Rickert (1899/1926, 1902/1929, 1924) hat diese Charakterisierung kritisch weiterentwickelt:<sup>405</sup> Sie suggeriere, idiographische Wissenschaften müssten und würden die individuelle Wirklichkeit ohne ein Prinzip der Auswahl darstellen; es müsse aber *jede* wissen-

---

<sup>403</sup> Griechisch *nomothetein*: ein Gesetz / *nómos* geben / vorschreiben / feststellen / bestimmen.

<sup>404</sup> Griechisch *idios*: eigen, eigentümlich, persönlich, *gráphein*: schreiben, beschreiben.

<sup>405</sup> Zum Folgenden siehe insbesondere Rickert 1899: 38 f., 1929: 31-41, 266 f., 274-279, 295-297.

schaftliche Beschreibung mittels eines theoretischen Auswahlkriteriums in der extensiven Mannigfaltigkeit der Gegenstände und in der intensiven Mannigfaltigkeit der Eigenschaften jedes einzelnen Gegenstandes das Wesentliche vom Unwesentlichen scheiden; wissenschaftliche Methoden unterschieden sich in der Art des Auswahlkriteriums und damit im Prinzip der Begriffsbildung. Die so unterscheidbaren Methoden oder Arten der Begriffsbildung nennt Rickert *generalisierend* und *individualisierend*. Nach der Art von Gegenstand, zu dem die empirische Wirklichkeit durch sie werde, nennt er sie auch *naturwissenschaftlich* und *historisch*: Die stets individuelle Wirklichkeit werde „Natur ... mit Rücksicht auf das Allgemeine, ... Geschichte mit Rücksicht auf die Bedeutung, die das Individuelle durch seine Einzigartigkeit für wollende und handelnde Wesen besitzt“ (1929: 321; vgl. 1902: 255). Das grundlegende Prinzip individualisierender Begriffsbildung sei es, die Gegenstände auf Kulturwerte zu beziehen und so eine Vielheit zu einer Einheit zusammen zu schließen (1929: 277 f.); das Prinzip der generalisierenden Begriffsbildung sei es, bei der Bestimmung der Gegenstände von jeder Wertbeziehung abzusehen, wie dies die Subsumtion unter allgemeine Begriffe notwendig mit sich bringe (ebd.: 520).<sup>406</sup>

Rickerts Theorie reflektiert einerseits die übliche Trennung in Natur- und Geisteswissenschaften, denen unterschiedliche Gegenstandsbereiche 'zugewiesen' sind. Andererseits verdeutlicht sie, dass auch 'Geisteswissenschaft', nach dem Vorbild der Naturwissenschaften, mit generalisierender Methode betrieben werden kann, wie im Behaviorismus, und umgekehrt 'Naturwissenschaft', nach dem Vorbild der Geschichtswissenschaften, mit individualisierender Methode, wie in der

---

<sup>406</sup> Auch die generalisierende Begriffsbildung folgt allerdings Kulturwerten (vgl. Rickert 1899: 66), nämlich denen der Beherrschbarkeit, technischen Verwertbarkeit etc. (vgl. Habermas 1965).

klassischen Geographie,<sup>407</sup> in bestimmten synökologischen Theorien und im Rahmen der Auffassung, biologische Arten seien Individuen statt Klassen. Die Weise der Gegenstandskonstitution in diesen 'Naturwissenschaften' ist allerdings nicht gleichzusetzen mit der in den Geisteswissenschaften.

Die wohl wichtigste Differenz ist, dass kategorial verschiedene Auswahlkriterien verwendet werden: Bei Rickert sind, weil er die Geisteswissenschaften beschreiben will, Kulturwerte das Auswahlkriterium; in diesen 'Naturwissenschaften' dagegen wird die Bedeutung der Individuen füreinander aus bestimmten Kausalbeziehungen zwischen ihnen abgeleitet, insbesondere aus sogenannten funktionalen Beziehungen. Denn es liegt, zumindest primär, keineswegs eine Naturhermeneutik vor, sondern eine sinnfreie Beschreibung physischer Gegenstände (Trepl 2005: 136; vgl. Hesse 1997: 20).<sup>408</sup>

Die Perspektive, die Friederichs, Thienemann etc. einnehmen, ist der individualisierenden, die Perspektive von Peus der generalisierenden Methode zuzuordnen.<sup>409</sup> Man könnte dann interpretieren, dass Peus eine Theorie eines *Abhängigkeitssystems* in einer *generalisierenden Variante* vertritt, für die – analog zur Theorie organischer Systeme *sensu lato* – ein extremer Äquivalenzfunktionalismus charakteristisch ist; denn er nimmt an, dass häufig Organismen verschiedener Art und auch abiotische Gegenstände dieselbe dispositionale Funktion für einen Organismus erfüllen können.

---

<sup>407</sup> Vgl. Fußnote 121, S. 86.

<sup>408</sup> Ausführlicher zu Differenzen in der Gemeinsamkeit siehe Trepl 2005: 135 f.

<sup>409</sup> Zu beachten ist, dass die genannten Ökologen ihrem Selbstverständnis nach mit ihren Theorien ontische Eigenbestimmungen ökologischer Gegenstände abbilden, der Neukantianismus hingegen eine transzendentalphilosophische Position ist, die – wie ich dieser Arbeit – auf Weisen der Konstitution von Gegenständen reflektiert.

## Wiens: Unabhängige Koexistenz im Ungleichgewicht

John A. Wiens setzt sich kritisch mit der Konkurrenztheorie auseinander. Seine Kritik entwickelt er, indem er deren Prämissen infrage stellt (1977: 592).<sup>410</sup>

### *Prämissen der Konkurrenztheorie*

Die Konkurrenztheorie hat nach Wiens folgende Prämissen: (1) Es findet eine kontinuierliche und starke Selektion der Systemkomponenten und ihrer Eigenschaften statt, weil die Umweltbedingungen oder zumindest bestimmte Ressourcen permanent limitierend sind. (2) Populationen einer Art und ebenso ökologische Gesellschaften befinden sich in einem (Fließ-)Gleichgewichtszustand, der durch Ressourcen bestimmt ist: Die Dichten der einzelnen Populationen liegen nahe an ihrer Sättigungsgrenze, alle Habitate werden vollständig von Arten genutzt. Populationen sind mit Individuen, Gesellschaften mit Arten gesättigt. (3) Konkurrenz ist die entscheidende selektierende Kraft. (4) Die Populationen der einzelnen Arten können den für sie optimalen Zustand tatsächlich durch Evolution erreichen; adaptive Landschaften<sup>411</sup> weisen keine relativen Optima auf, von denen aus die Entwicklung zum absoluten Optimum schwer oder gar nicht möglich ist. Diese vier Prämissen der Konkurrenztheorie führen nach Wiens zu der Vorstellung, dass ökologische Gesellschaften aus optimalen Phänotypen und Artenkomplexen bestehen, die durch die Wirkungen von Konkurrenz zu erklären sind. (1977: 591 f.)

---

<sup>410</sup> Im Folgenden stütze ich mich auf Wiens 1974, 1977, 1983, 1984, 1984a, Wiens et al. 1986.

<sup>411</sup> Zur Theorie der adaptiven Landschaften von Wright siehe S. 288.

## *Ökologische Zusammenbrüche und ihre Folgen*

Im Gegensatz zur Konkurrenztheorie betont Wiens, Umweltbedingungen seien variabel. Das habe Konsequenzen, die den Prämissen der Konkurrenztheorie widersprüchen. Wiens' zentrales Argument ist, dass immer wieder, zu unvorhersagbaren Zeitpunkten, ungünstige Umweltbedingungen auftreten ('*bottleneck episode*'), unter denen die Populationsdichten stark reduziert werden ('*ecological crunch*'). Diese Reduktion werde entweder durch Umweltfaktoren verursacht, die außerhalb des Toleranzbereichs mancher Individuen liegen (*environmental stress*) oder aber durch Ressourcenknappheit (*resource limitation*). Dabei sei es relativ gleichgültig, ob Ressourcenknappheit durch intraspezifische oder durch interspezifische Konkurrenz verursacht werde. (1977: 592 f.)

Als Konsequenzen der 'ökologischen Zusammenbrüche', die im Widerspruch zu den Annahmen der Konkurrenztheorie stünden, nennt Wiens:

(1) Die meisten Populationen wiesen über lange Zeiträume hinweg Dichten weit unterhalb ihrer Sättigungsdichte auf: „(P)opulations may rather frequently be well below the equilibrium sizes determined by resource supplies, invalidating the equilibrium assumption that underlies much of the [competition] theory“ (ebd.: 593). Denn das Populationswachstum sei selten so schnell möglich, dass eine Population nach einem '*ecological crunch*' bald – gemessen am durchschnittlichen Abstand zwischen diesen 'Zusammenbrüchen' – wieder die größtmögliche Dichte erreiche, also die Tragfähigkeit ihrer Umwelt ausschöpfe. Das gelte sogar für viele Arten mit höheren Wachstumsraten, da bei ihnen aufgrund ihrer engeren Bindung an bestimmte Umweltbedingungen häufiger ein 'Zusammenbruch' vorkomme (ebd.). Die Annahme der Konkurrenztheorie, ökologische Gesellschaften befänden sich (zumindest annähernd) in einem Gleichgewichtszustand, trifft

demnach – in den von MacArthur und Wilson (1967: 203) geprägten Begriffen<sup>412</sup> – weder für *K*- noch für *r*-Strategen zu: „If a species' tracking rate is slow compared to the rate of environmental change, the entire concept of ecological equilibrium loses meaning“ (Wiens et al. 1986: 149). In gleicher Weise wie vorübergehende Zeiträume mit ungünstigen Umweltbedingungen ('Flaschenhalse') wirke sich Prädation auf das Verhältnis von tatsächlicher Dichte und maximaler Tragfähigkeit der Umwelt aus (Wiens 1977: 592 f.). Folglich seien Ressourcen in der Zeit nach einem 'Flaschenhals', und das heißt die meiste Zeit, nicht knapp. Zu erwarten sei also, dass die meiste Zeit keine starke intra- und interspezifische Konkurrenz herrsche: „The population responds to increasing resource levels with a lag, creating a 'tracking inertia'. When resources decline, the population may encounter resource limitation ... Much of the time ... the population size may not track resource variations closely“ (1984a: 420).

(2) Ein ökologischer 'Zusammenbruch' führe zu einer dauerhaften Reduktion der genetischen Vielfalt in der Population. Während eines 'Flaschenhals-Zeitraumes' finde nämlich eine starke Selektion zwischen den Individuen einer Population statt; es überlebten vor allem solche, die einem unter diesen Bedingungen optimalen Phänotyp recht nahe kämen. Diese Individuen wiesen in der Regel relativ ähnliche Genotypen auf. Nach einem 'Zusammenbruch' komme es zu Gründer-Effekten (*founder effects*),<sup>413</sup> wenn die Population auf eine

---

<sup>412</sup> Vgl. Pianka 1970; MacArthur 1972: 226-230.

<sup>413</sup> Mayr (1942: 237) hat folgendes Phänomen in Populationen geringer Größe als 'Gründer'-Prinzip bezeichnet: „The reduced variability of small populations is not always due to accidental gene loss, but sometimes to the fact that the entire population was started by a single pair or by a single fertilized female. These 'founders' of the population carried with them only a very small proportion of the variability of the parent population. This 'founder' principle sometimes explains even the uniformity of rather large populations, particularly if they are well isolated and near the borders of the range of the species.“ Vgl. Goodhart 1963.

sehr geringe Größe reduziert worden sei. Folglich seien die evolutionären Anpassungsmöglichkeiten einer Population nach einem 'Zusammenbruch' mehr oder weniger stark eingeschränkt. (1977: 593)

Die beiden Konsequenzen aus dem Auftreten von 'Flaschenhals-Zeiträumen', nämlich (1) geringe Konkurrenz um Ressourcen nach 'Flaschenhals-Zeiträumen' und (2) verringerte evolutionäre Anpassungsfähigkeit der Populationen, implizieren nach Wiens: Ökologische Gesellschaften werden nicht durch diejenigen Prinzipien strukturiert und Arten evoluierten nicht nach denjenigen Prinzipien, die in der Konkurrenztheorie angenommen werden. „Either increased species packing or ecological divergence within species, then, is likely to require considerable time to develop, and in the sort of variable environment I have depicted it is unlikely that benign conditions will persist long enough to permit such competitive conditions to reach equilibrium (Wiens 1974 ...)“ (1977: 593; vgl. ebd.: 595, 1984: insb. 448, 455 f.).

### *Diskussion möglicher konkurrenztheoretischer Einwände*

Wiens behandelt mögliche Einwände, die vom Standpunkt der Konkurrenztheorie aus gegen seine Theorie erhoben werden könnten (1977: 594-596).

Erstens könne man einwenden: Selbst dann, wenn zwischen 'Flaschenhals-Zeiträumen' keine Konkurrenz herrscht und diese somit auch keine Nischendifferenzierung induzieren kann, führt eben die von ihm selbst angenommene Selektion während 'Flaschenhals-Zeiträumen' zu Nischendifferenzierung durch interspezifische Konkurrenz. (So nimmt z. B. MacArthur (1972: 21<sup>414</sup>) an, dass auch Konkurrenz, die nur

---

<sup>414</sup> Diese Stelle zitiere ich auf S. 250.



im Abstand mehrerer Jahre auftritt, zu Konkurrenzausschluss führen könne.)

Wiens schließt solche Folgen von 'Flaschenhals-Zeiträumen' nicht aus, weist aber darauf hin, dass alternative Interpretationen zu berücksichtigen seien: „At such times of intense selective pressures, distinctive phenotypes will be favored. These differences may indeed be the products of competitive interactions during the period of resource limitation, but it is also possible that they portray [(1)] differential responses of the populations to a common selective regime (given populations with differing genetic compositions to begin with) or [(2)] responses to different selective agents associated with the ecological crunch. Thus, even at this time, species differences cannot be interpreted solely in terms of competition“ (1977: 594).

Wiens schlägt also zwei Interpretationen vor, die alternativ zur konkurrenztheoretischen Interpretation sind: Zwar möge für mehrere Arten derselbe Zeitraum ein 'Flaschenhals-Zeitraum' sein, aber sie könnten (2) durch verschiedene Umweltfaktoren selektiert werden oder (1) zwar durch dieselben Umweltfaktoren selektiert werden, ohne dass indessen ihre evolutionäre Divergenz die Folge interspezifischer Konkurrenz sei; vielmehr könne sie dadurch verursacht werden, dass für die verschiedenen Arten aufgrund ihrer unterschiedlichen evolutionären Vorgeschichte – unabhängig voneinander – unterschiedliche Anpassungen an dieselben Selektionsbedingungen optimal seien. (Dies zumindest scheint mir Wiens zu meinen.)

Zweitens könne man, um die Konkurrenztheorie gegen seine Theorie zu stützen, auf das Phänomen des *ecological release* verweisen: Es lasse sich beobachten, dass der Umfang des Habitats einer Art oder das Spektrum ihrer Ressourcen sich bei Abwesenheit einer bestimmten anderen Art vergrößert. Man könne dann fragen, wie sonst dieses Phänomen zu

erklären sei, wenn nicht als Vergrößerung der Realnische einer Art bei Abwesenheit einer konkurrierenden. (1977: 595)

Wiens hält dieser Interpretation entgegen: Bei einem solchen Vergleich von Habitat-Umfängen oder Ressourcen-Spektren seien häufig die vergangenen oder auch die aktuellen Randbedingungen nicht kontrolliert und es könne deshalb sein, dass die Ceteris-paribus-Klausel<sup>415</sup> nicht erfüllt sei: „(I)f the time since the last ecological crunch or the severity of the crunch differs between areas, the populations may be at different stages of population growth in relation to carrying capacity. It is also possible that the compared environments differ in features to which we are insensitive but which affect either or both species“ (ebd.). Insbesondere werde aber zu- meist nicht bemerkt, dass sich die betrachteten Populationen in unterschiedlichen Entwicklungsphasen befunden hätten, da solche Vergleiche meist im Rahmen von Kurzzeitunter- suchungen vorgenommen würden (ebd.).

### *Individualistische, nicht-interaktionistische Gesellschaften*

Wiens präzisiert seine Kritik an der Konkurrenztheorie, indem er klarstellt, dass keiner ihrer Vertreter behaupte, Konkurrenz präge unter allen Umständen die Struktur und Zusammensetzung ökologischer Gesellschaften (1977: 595). Es werde durchaus eingeräumt, dass sich ökologische Gesell- schaften aufgrund von Schwankungen der Umweltbedin- gungen in einem Ungleichgewichtszustand befinden könnten, in dem sie nicht durch interspezifische Konkurrenz bestimmt seien. „Even the most vigorous proponents of competition theory have noted that natural environments may indeed vary and that if resources *are* superabundant then the predictions of [competition] theory may not hold“ (ebd.). Während

---

<sup>415</sup> Zur Ceteris-paribus-Klausel siehe S. 32 dieser Arbeit.

jedoch die Vertreter der Konkurrenztheorie davon ausgingen, dass solche Ungleichgewichtszustände nur selten vorkämen (ebd.), sieht Wiens sie als häufig an: „I suggest that such conditions may be commonplace in many environments“ (ebd.). Diese Auffassung stützt er durch Verweis auf langfristige Klimamessungen, die für viele Regionen unregelmäßige, starke Schwankungen verschiedener Klimafaktoren zeigen (ebd.: 595 f.).

Wenn ein Ungleichgewicht zwischen der Dichte der verschiedenen Arten der Normalzustand sei, bedeute dies, dass die Organismen der verschiedenen Arten die meiste Zeit – auch wenn sie dieselben Ressourcen nutzten – unabhängig voneinander auf das Ressourcenangebot eines Habitats reagierten (1984a: 421 f.). Folglich sei es nicht zulässig, die fraglos existierenden Muster in der Verbreitung von Arten und die Unterschiede zwischen ihnen nur konkurrenztheoretisch zu interpretieren: „(A)lthough populations may at times be clearly limited by resource availability, resources may be superabundant at other times, and the patterns expected from the predictions of equilibrium-based [competition] theory will not materialize“ (ebd.: 420). „Patterns *do* exist in species interrelationships and community organization, but these patterns may be produced by species-specific preadaptations to different resources and varying mixtures of processes such as competition, predation, physical disturbance, or recurrent but unpredictable environmental fluctuations. ... Close study, of course, will always reveal different species to be, in fact, different. But it is wrong to attribute these differences indiscriminately to competitive pressures or to label them 'coexistence mechanisms'“ (1977: 595).

Zusammenfassend folgert Wiens aus seinen Untersuchungen und denen anderer Autoren:<sup>416</sup> „(T)he patterns of similarities and differences among species ... [are] more consistent with

---

<sup>416</sup> Wiens nennt u. a. Rathcke 1976, Cockburn 1981, Collins et al. 1982, Strong 1982.

an individualistic, noninteractive view than with the competition-based community paradigm“ (1984a: 422).

### *Interpretation*

Man kann sagen, dass Wiens mit seiner synökologischen Theorie diejenige populationsökologische Theorie, die insbesondere Andrewartha und Birch entwickelt haben, auf das Verhältnis verschiedener Populationen anwendet. Wiens bestimmt ökologische Gesellschaften zwar nicht als Systeme, die aus völlig unabhängig voneinander existierenden Organismen bestehen, und schließt auch Konkurrenzbeziehungen nicht aus; er nimmt aber an, dass Organismen die meiste Zeit unabhängig voneinander existieren und vorübergehende Abhängigkeiten weder ausschlaggebend für die Zusammensetzung ökologischer Gesellschaften sind noch zu einer evolutionären Divergenz der Arten führen. Seine Theorie ist also insgesamt der idealtypischen Theorie *aggregierter Systeme* bzw. *solitärer Individualität* zuzuordnen.

### **Walter: Reduktion von Synökologie auf Autökologie**

Auch G. Hugh Walter widerspricht insbesondere der Konkurrenztheorie, der zufolge im Wesentlichen Konkurrenzbeziehungen bestimmen, wie ökologische Gesellschaften zusammengesetzt sind und wie die Evolution von Arten verläuft. Er kritisiert aber auch alle anderen Theorien einer Strukturierung ökologischer Gesellschaften durch interspezifische Beziehungen. Er vertritt, so nennt er es später zusammen mit Hengeveld, das '*autökologische Paradigma*' und wendet sich damit gegen das '*demographische Paradigma*' in der Populationsökologie, der Synökologie und der

Evolutionstheorie, das er so charakterisiert: „Demographic ecology assumes that the environment is relatively stable and that biotic processes, governed predominantly by resource availability, are the most important of ecological and evolutionary influences. Moreover, ecological processes are assumed to translate into directional selection pressures that drive significant evolutionary change on a local scale through the process of optimisation“ (Walter & Hengeveld 2000: 15). Ich gehe zunächst auf Walters Theorie ökologischer Gesellschaften, danach auf seine Evolutionstheorie ein.<sup>417</sup>

### *Kritik der synökologischen Konkurrenztheorie*

Walter bestreitet nicht, dass es interspezifische Konkurrenz gibt, er meint aber, Populationen erreichten nur selten eine so hohe Dichte, dass Konkurrenz ein einflussreicher Faktor wird: „Although interspecific competition does undoubtedly occur, the evidence suggests it is usually too weak and intermittent a force to achieve competitive exclusion or any other ecologically-significant result, except perhaps rarely and on a minor scale“<sup>418</sup> (1988: 281). Immer mehr Feldstudien<sup>419</sup> zeigten: „interspecific competition is an occasional and isolated ecological influence“ (ebd.: 290; vgl. Hulley et al. 1988: 59 f., 63).

Interspezifische Konkurrenz und andere interspezifische Beziehungen beeinflussten die Verbreitung und Abundanz von Arten nicht wesentlich; vielmehr gelte: „Individual organisms are insular in their grappling with life“ (Walter & Hengeveld

---

<sup>417</sup> Bei der Darstellung stütze ich mich hauptsächlich auf Walter 1988, zudem auf Walter et al. 1984, Hulley, Walter & Craig 1988, Hengeveld & Walter 1999, Walter & Hengeveld 2000.

<sup>418</sup> Walter (1988: 284) verweist hier auf Andrewartha & Birch 1954, Cole 1960, Johnson 1910, Ross 1957.

<sup>419</sup> Walter nennt u. a. Andrewartha & Birch 1954, Connell 1978, 1980, 1983, Sale 1980, 1988, Sinclair 1985, Wiens 1977.

2000: 17), „no rules constrain the individuals that may use the same resources in the same place“ (ebd.). Es sei also nicht berechtigt, von strukturierten ökologischen Gesellschaften zu sprechen; „the whole concept of a structured community ... falls away“ (1988: 298 f.; vgl. ebd.: 294).

### *Autökologie statt Synökologie*

Walter widerspricht also nicht nur der Konkurrenztheorie, sondern auch synökologischen Theorien, die Konkurrenztheorien kritisieren, indem sie auf die Bedeutung anderer Formen biotischer Beziehungen hinweisen. Solche Theorien begründen für ihn (1988: 294) nur scheinbar eine andersartige Forschungsweise. Der erforderliche andersartige Ansatz müsse vielmehr darin bestehen, den bisher vorherrschenden vergleichenden aufzugeben: Das Vorkommen einer Art müsse als Resultat ihrer spezifischen Autökologie erklärt werden (ebd.: 293). „Rather than explain why a species is not subject to the anticipated ecological trauma of competitive exclusion, the situation may be approached from a different direction, one that is not inherently comparative, and which recognizes the unique ecological problems associated with the biology of each species“ (ebd.: 297). Statt von der Struktur einer Gesellschaft wäre dann nur von der Diversität von Organismen in einem Areal die Rede (ebd.: 299).

Walter fordert, anstelle von Synökologie oder Demographie, *Autökologie* zu betreiben, weil diese die tatsächlichen und einzigen Einheiten der Diversität untersuche: „Coexistence and community structure are ... not ecological conditions to be especially accounted for, especially since their inherently comparative methods generate information that is largely superficial. Alternative questions that relate directly to species, the units of diversity, are discussed [in this paper]

and they emphasize the primary habitat requirements of species, which are fixed during speciation“ (ebd.: 281).

Die Unterscheidung in abiotische und biotische Umwelt sei aufzugeben. Diese sei künstlich, weil sie in der Natur keine Entsprechung habe zu der Art und Weise, auf die Organismen auf ihre Umwelt reagieren. Zudem sei sie irreführend, weil sie die Existenz funktionaler Anpassungen zwischen Organismen suggeriere, die es aber nicht gebe. (Walter & Hengeveld 2000: 27)

### *Evolutionstheorie*

Walters Ablehnung von Theorien, die eine Strukturierung ökologischer Gesellschaften durch interspezifische Beziehungen annehmen, ist wechselseitig verknüpft mit einer Auffassung über die Evolution biologischer Arten, die der in solchen Theorien zumeist vertretenen widerspricht. Die Entstehung und die Veränderung einer Art seien Prozesse, die in der Regel unabhängig von koexistierenden Arten verliefen: „(S)pecies have evolutionary origins and post-speciation histories independent of those of other species with similar resource requirements“ (1988: 303).

Bei Speziationen habe Konkurrenz wahrscheinlich höchstens dann einen Einfluss, wenn Raum ein limitierender Faktor sei<sup>420</sup> (Walter et al. 1984: 247). Nach der Speziation seien durch Konkurrenz induzierte genetische Veränderungen noch unwahrscheinlicher, weil diese nur dort selektiv vorteilhaft seien, wo die jeweiligen Konkurrenten vorkämen, nicht aber im gesamten Verbreitungsgebiet einer Art (ebd.).<sup>421</sup> Zudem schränke die Notwendigkeit der funktionalen Integriertheit

---

<sup>420</sup> Das von Branch 1981 beschriebene Interferenz-Verhalten der Napfschnecke *Patella longicosta* sei eventuell so zu erklären.

<sup>421</sup> Dasselbe Argument wendet Hubbell gegen die Annahme, Konkurrenz führe zur Divergenz von Arten (siehe S. 340).

von Organismen die Möglichkeiten der Anpassung an lokale Bedingungen, und damit auch an dort vorkommende konkurrierende Arten, stark ein: „Populations of organisms are consequently not free to make any sort of swift, optimal, and adaptive adjustment to their local ecological setting“ (Walter & Hengeveld 2000: 25; vgl. ebd.: 22 f.). Genauer begründet Walter das mit der komplexen Einheit von Geno- bzw. Phänotypen und ihren individuellen Umweltbeziehungen: „The genetical system produces an individual organism that is extremely complex in its development, structure and functioning. For the organism to survive, it must develop and operate within particular environmental contexts. Thus, stringent requirements are imposed on the developmental system besides those that are inherent to the complexities of development itself. The genetical system therefore needs to be highly integrated and organised. This renders the operation and effects of individual alleles tightly interdependent“ (ebd.: 25). Walter begreift Genotypen demnach als organische Systeme;<sup>422</sup> Vertretern des 'demographischen Paradigmas', die sympatrische Nischendifferenzierung annehmen, unterstellt er (ebd.: 21, 25), was Mayr (1959, 1963: 263) metaphorisch als Bohnensack-Genetik (*beanbag genetics*) bezeichnet hat. Aus den genannten Gründen sei die Evolution von Arten, insbesondere die evolutionäre Ausbildung von *Unterschieden* (Divergenz), nicht durch *synökologische* Theorien erklärbar. Man dürfe nicht annehmen, dass evolutionäre Veränderungen von Phänotypen deshalb selektiert werden, *weil* sie zu einer Nischendifferenzierung geführt haben. „Speciation and adaptation do not mould species to fit them into any larger 'entity' such as a community“ (Walter et al. 1984: 248). Viel-

---

<sup>422</sup> Dieser Auffassung korrespondiert die Annahme, die Entwicklung von Genotypen sei ein 'wesentlich' qualitativ individueller Vorgang: „(I)t is important to work species-by-species since each speciation event is unique, and consequently each species presents a unique evolutionary and ecological challenge“ (1988: 303).



mehr sei es so, dass unabhängig voneinander erworbene Habitatansprüche festlegten, welche Arten zusammen vorkommen könnten (Hulley et al. 1988: 59 f.).

### *Interpretation*

Walter reduziert wie Peus die Synökologie auf Autökologie. Er sieht die Organismen in ihrer Existenz und die Evolution der Arten (und damit die Genese ihrer Dispositionen) als unabhängig voneinander an. Insofern ist seine Theorie klar der idealtypischen Theorie *aggregierter Systeme* bzw. *solitärer Individualität* zuzuordnen. Dies gilt aber keineswegs für seine gesamte Evolutionstheorie: Insofern er betont, dass die Möglichkeiten der Evolution von Arten stark durch interne Zwänge begrenzt sind, ist seine Evolutionstheorie der Theorie *organischer Systeme* zuzuordnen. Arten sind demnach in doppeltem Sinne individuell: Sie weisen eine einzigartige, von anderen Arten unabhängige Verbreitung auf und sie evolvieren als integrierte genetische Einheiten, als in-dividuelle Einheiten.

Diese Konzeption von Individualität hat Walter (zusammen mit Hengeveld) als das '*autökologische Paradigma*' bezeichnet. Das gegnerische '*demographische Paradigma*' konzipiert er als dessen 'Umkehrung': Den Arten werde eine voneinander abhängige Verbreitung zugeschrieben; ihre Evolution solle darin bestehen, sich aneinander anzupassen, wobei der äußeren ökologischen Bindung an andere Arten eine innere genetische Unverbundenheit, ein als Aggregat bestimmter Genotyp korrespondiere.

## 5.6 Neutralistische Theorien

„the world is a nondemanding and an open place to a neutralist“ (Amundson 1994: 571).

Seit einigen Jahren werden verstärkt sogenannte neutralistische Theorien ökologischer Gesellschaften vertreten. Im Folgenden stelle ich beispielhaft eine solche Theorie vor und diskutiere, welcher Individualitäts- bzw. Systemauffassung sie zuzuordnen ist.

Das erste neutralistische Modell ökologischer Gesellschaften hat wohl Caswell (1976) entwickelt, der sich explizit auf neutralistische Theorien in der Genetik<sup>423</sup> bezieht. Dessen Theorie stelle ich hier jedoch nicht vor, da er diese Modell vor allem als Maßstab für nischentheoretische Auffassungen und eher nicht als Beschreibung der Realität versteht. Ich schildere statt dessen die neutralistische Theorie von Hubbell, die wohl die zur Zeit einflussreichste Theorie dieses Typs ist.<sup>424</sup>

Stephen P. Hubbell hat seine neutralistische Theorie<sup>425</sup> erstmals 1979 vorgestellt, und zwar für die Baumgesellschaften eines tropischen Trockenwaldes in Costa Rica. In den Grundzügen ist diese Theorie bis heute unverändert geblieben.

---

<sup>423</sup> Siehe Kimura 1968, King & Jukes 1969.

<sup>424</sup> Als weitere Vertreter neutralistischer Theorien seien Bell 2000, 2001, 2005, Chave & Leigh 2002, Chave 2004, He 2005 genannt. Zur Kontroverse um die neutralistische Theorie siehe Chase 2005, Gaston & Chown 2005, Purves & Pacala 2005 sowie die Beiträge in *Ecology* 87 (6) 2006.

<sup>425</sup> Meine Darstellung basiert hauptsächlich auf Hubbell & Foster 1986, Hubbell 2001, 2006 und zwei zusammenfassenden Aufsätzen (2001a, 2005), in denen Hubbell auch auf Einwände bzw. Missverständnisse reagiert. Auf seine Theorie der Speciation und seinen Artbegriff gehe ich nicht genauer ein. Die mathematischen Modellierungen, mit denen er seine Theorie stützt, behandle ich nicht.

In dem Buch *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography* (Hubbell 2001) bezieht er allerdings den evolutionären Prozess der Speziation ein (ebd.: XI f.; vgl. Hubbell 1997). Zudem hat er den Geltungsbereich seiner Theorie im Laufe der Zeit über artenreiche tropische Baumgesellschaften hinaus tendenziell auf alle Orte bzw. alle ökologischen Gesellschaften erweitert. So meinen schon Hubbell und Foster (1986: 315), ihre neutralistische Theorie gelte für alle Pflanzengesellschaften mit hoher Diversität und vermutlich auch für komplexe Tiergesellschaften (vgl. Hubbell 1997: S10). Später schränkt Hubbell jedoch ein: „I suspect it<sup>426</sup> will be less often true in communities of mobile animals“ (2005: 171). Das heißt aber auch, dass seine Theorie für zumindest manche solche Gesellschaften gelten soll.

Grundsätzlich zu beachten ist für die folgende Darstellung, dass der Gegenstand von Hubbells neutralistischer Theorie – wenngleich manche seiner Formulierungen anderes nahelegen<sup>427</sup> – nicht alle Organismen eines Gebietes zugleich (also Biozöosen<sup>428</sup>) sind und auch nicht ausgewählte Arten mehrerer trophischer Ebenen zugleich (multitrophische Gesellschaften); Gegenstand sind vielmehr immer nur ausgewählte Arten einer einzigen trophischen Stufe: „Although this purports to be a general theory of biodiversity, in fact it is a theory of within-trophic-level diversity“ (2001: 4 f.).<sup>429</sup>

---

<sup>426</sup> 'It' bezieht sich in Hubbells Text zwar nicht auf seine neutralistische Theorie, sondern auf seine These funktionaler Äquivalenz, diese ist aber *die* Basis seiner neutralistischen Theorie (siehe S. 332).

<sup>427</sup> Z. B. schreibt Hubbell (2001: 7): „(T)he essential defining characteristic of a neutral theory in ecology is ... the complete identity of the ecological interaction rules affecting *all* organisms on a per capita basis“ (im Original vollständig kursiv).

<sup>428</sup> Siehe Möbius 1877, vgl. Heger 2004: 127, Fußnote 73.

<sup>429</sup> Vgl. die allgemeine Charakterisierung neutralistischer Theorien durch Gaston & Chown (2005: 1): „The neutral theory concerns groups of trophically similar species typically occurring in sympatry and potentially competing for similar resources.“

Die Begriffe 'ökologische Gesellschaft' und 'ökologische Metagesellschaft'<sup>430</sup> definiert Hubbell entsprechend dieser Gegenstandsbestimmung wie folgt: „By *ecological community* I refer to co-occurring assemblages of trophically similar species“ (2005: 166; vgl. 2001a: 394). „The *metacommunity* consists of all trophically similar individuals and species in a regional collection of local communities“ (2001: 5; vgl. 2001a: 394).

Der Anspruch auf Allgemeingültigkeit seiner neutralistischen Theorie besteht dann darin, dass sie tendenziell *für alle* so definierten Gesellschaften, *jeweils für sich* gesehen, gelten soll (und nicht darin, dass sie für die eine Gesellschaft gelten soll, die alle Organismenarten eines Gebietes umfasst).

### *Prämisse 1: Individuensättigung*

Hubbells neutralistische Theorie beruht vor allem auf zwei Prämissen. Die erste lautet, dass größere Gebiete mit *Individuen* gesättigt sind: „We can state ... as an important general principle ... that large landscapes are essentially always biotically saturated with individuals of a specified metacommunity or taxon. No significant amount of space or other limiting resource goes unused for long“ (2001: 53<sup>431</sup>; vgl. ebd.: 322, 327).

Die Annahme von Individuensättigung impliziert folgendes Theorem: „(T)he dynamics of ecological communities are a zero-sum game“ (ebd.: 54; vgl. ebd.: 74). Für das Verhältnis verschiedener Arten bedeutet dies: „No species can increase except at the expense of another species, since there is a finite limit on the total [number of] individuals of all species in the community“ (Hubbell & Foster 1986: 320). Eine Regel für

---

<sup>430</sup> Diesen Begriff definiert Hubbell analog zum Begriff der Metapopulation (siehe S. 146 dieser Arbeit).

<sup>431</sup> Im Original hervorgehoben von 'large' bis 'individuals'.

dieses Nullsummenspiel sei, dass etablierte Individuen nicht durch andere verdrängt würden und deshalb ein neues Individuum nur in eine Gesellschaft eintreten könne, wenn zuvor ein anderes gestorben sei (Hubbell 2001: 56).

Die These der Individuensättigung ist – das ist entscheidend – nicht verbunden mit der Behauptung, Gebiete seien mit *Arten* gesättigt, wie es nischentheoretische Konkurrenztheorien für den Gleichgewichtszustand ökologischer Gesellschaften annehmen. Gleichgewichtsgesellschaften, die Hubbell als solche Gesellschaften definiert, in denen bei konstanten Umweltbedingungen eine bestimmte Artenzusammensetzung durch innere biotische Interaktionen aufrechterhalten wird (ebd.: 322), existieren seines Erachtens nicht. (Vgl. Hubbells Charakterisierung und Kritik der *niche-assembly perspective*; siehe S. 334 dieser Arbeit).

### *Prämisse 2: Funktionale Äquivalenz (Neutralismus)*

Mit der zweiten Prämisse seiner neutralistischen Theorie, der Annahme *funktionaler* oder auch *ökologischer Äquivalenz*, knüpft Hubbell an die Theorie der Insel-Biogeographie von MacArthur und Wilson (1963, 1967) an, als deren Weiterentwicklung er seine neutralistische Theorie versteht:<sup>432</sup> Alle Individuen einer Gilde<sup>433</sup> oder sogar mehrerer Gilden derselben trophischen Stufe<sup>434</sup> werden von Hubbell – in bewusster

---

<sup>432</sup> „The principal aim of this book has been to show that a powerful, formal neutral theory of biodiversity and biogeography can be constructed on the foundation of the original theory of island biogeography“ (Hubbell 2001: 319; vgl. ebd.: 6 f., 28).

<sup>433</sup> Zum Begriff der Gilde siehe Fußnote 378 auf S. 285.

<sup>434</sup> In früheren Texten (Hubbell 1979, Hubbell & Foster 1986) hat Hubbell funktionale Äquivalenz nur für alle Arten *einer* ökologischen Gilde angenommen, aber bereits angemerkt: „Biotic interactions are important as selective agents shaping the major life history guilds for tree species. However, these guilds appear to be broad adaptive zones rather than highly specialized niches“ (Hubbell & Foster 1986: 327).

Opposition zum verbreiteten nischentheoretischen Forschungsprogramm<sup>435</sup> – als identisch angesehen hinsichtlich derjenigen Eigenschaften, welche für die Zusammensetzung ökologischer Gesellschaften relevant seien (2001: 5 f.). „The hypothesis of *functional equivalence* is the cornerstone of neutral theory. It states that trophically similar species are, at least to a first approximation, demographically identical on a per capita basis in terms of their vital rates, of birth, death, dispersal – and even speciation“ (2005: 166; vgl. ebd.: 5, 57, 2001a: 394, 2004: 3176 f.). Das heißt, alle *Individuen*, die zu irgendeiner dieser Arten gehören, haben identische Wahrscheinlichkeiten für ihre Lebensprozesse (2001: 319).

Differenzen zwischen trophisch ähnlichen Arten sind damit keinesfalls ausgeschlossen: „Under the hypothesis of functional equivalence, species can still differ in a great many ways – including characters that enable taxonomists to recognize them as good species<sup>436</sup> – so long as species do not differ in their per capita vital rates“ (2005: 166).

Aufgrund dieser zentralen Annahme funktionaler Äquivalenz bezeichnet Hubbell seine Theorie als *neutralistisch* (2001: 6).

---

In Hubbell (2001: 5) heißt es dann: „I believe that the theory will often apply more generally to species that are in a particular trophic level but would otherwise be classified in different ecological guilds.“

<sup>435</sup> „The traditional strategy has been to assume that ecological communities are inherently high-dimensional *sensu* Hutchinson's (1957) niche hypervolume for each species, and then to build rather complex models from the outset, incorporating as many of the details of the growth and interactions of each and every species and with their physical environment as possible. Neutral theory, however, adopts a fundamentally different strategy, taking virtually the opposite tack“ (Hubbell 2005: 166).

<sup>436</sup> Ökologisch funktional äquivalente Individuen können z. B. voneinander reproduktiv isolierten Populationen und also verschiedenen Biospezies (siehe S. 26) zugehören.

### *Konklusion: Gesellschaftskomposition durch ökologische Drift*

Aus der zweiten Prämisse folgert Hubbell, dass die Entwicklung der Artenzusammensetzung und der Abundanzen in ökologischen Gesellschaften – verstanden im Sinne seiner Definition – ein stochastischer Prozess ist, ein Zufallsverlauf (*random walk, stochastic drift*). Analog zur Theorie der Insel-Biogeographie gelte: „(O)n uniform substrates and within guilds the composition of tree species is determined largely by historical accident, and the number of species is determined by the balance between immigration<sup>437</sup> and extinction (Hubbell 1984)“ (Hubbell & Foster 1986: 322).

Die Gesamtheit der stochastischen demographischen Prozesse, die für die Zusammensetzung ökologischer Gesellschaften relevant sind (also Geburt, Tod, Migration und Speziation), bezeichnet Hubbell als demographische Stochastizität (*demographic stochasticity*) bzw., in Anlehnung an den Begriff der genetischen Drift,<sup>438</sup> als *ökologische Drift (ecological drift)* (1979: 1299, 1306 f., 2001: 6, 57).

Diese Drift erfolge sowohl innerhalb lokaler Gesellschaften als auch zwischen den verschiedenen lokalen Gesellschaften von Metagesellschaften.

Da die Entwicklung ökologischer Gesellschaften, gemäß der ersten Prämisse seiner Theorie, zudem ein Nullsummenspiel ist, müsse die ökologische Drift, genauso wie die genetische, in einer Hinsicht restringiert sein: „The random walk is constrained by the fact that all species abundances must sum up to a constant“ (2001: 57); das heißt, die Gesamtindividuenzahl in einem bestimmten Gebiet muss konstant bleiben, auch

---

<sup>437</sup> Später führt Hubbell neben Immigration auch Speziation als Biodiversität erhaltenden Faktor ein (siehe S. 346 f.).

<sup>438</sup> Als 'genetische Drift' oder 'Sewall Wright Effekt' wird eine Zufallsauswahl von Genen in kleinen Populationen bezeichnet, die ohne Selektionsdruck zu einer Allelkonvergenz führt (vgl. Wright 1931a, 1948, 1951, Fisher & Ford 1950, Goodhart 1963, Lande 1976).

wenn die Artenzusammensetzung (in beliebiger Weise) variiert. Entsprechend fasst Hubbell (ebd.: 319) zusammen: „The theory's key assumptions are, first, that the dynamics of ecological communities are a stochastic, zero-sum game, and second, that this game is neutral and played by individuals that are identical in their probabilities of giving birth, dying, and dispersing – and even of speciating.“

Der Prozess, durch den somit die Artenzahl ökologischer Gesellschaften bzw. die Anzahl trophisch ähnlicher Arten in einem bestimmten Gebiet erklärt werden muss, ist „*zero-sum ecological drift*“ (ebd.: 7, Herv. T. K.).<sup>439</sup>

### *Erläuterungen zur Prämisse funktionaler Äquivalenz*

Nach Hubbell gibt es in der Ökologie zwei widerstreitende grundsätzliche Anschauungen über die Natur ökologischer Gesellschaften, die er als *niche-assembly perspective* und *dispersal-assembly perspective* bezeichnet (1997, 1998, 2001, 2001a).

Mit der Prämisse funktionaler Äquivalenz will Hubbell den Kern der *niche-assembly perspective* infrage stellen, die er so charakterisiert: „This view holds that communities are groups of interacting species whose presence or absence and even their relative abundance can be deduced from 'assembly rules' that are based on the ecological niches or functional roles of each species (e. g., MacArthur 1970, Levin 1970, Diamond 1975, Weiher and Keddy 1999). According to this view, species coexist in interactive equilibrium with the other species in the community. The stability of the community and its resistance to perturbation derive from the adaptive equilibrium of member species, each of which has evolved to be the

---

<sup>439</sup> Als dritte Voraussetzung dafür, dass dies gilt, nennt Hubbell (2001: 329), dass das betrachtete Gebiet ein Habitat mit homogenen Standortbedingungen ist.



best competitor in its own ecological niche (Pontin 1982). Niche-assembled communities are limited-membership assemblages in which interspecific competition for limited resources and other biotic interactions determine which species are present or absent from the community“ (2001: 8; vgl. 2001a: 393).

Hubbell nimmt mit seiner neutralistischen Theorie grundsätzlich die gegnerische *dispersal-assembly perspective* ein,<sup>440</sup> die er so beschreibt: „It asserts that communities are open, nonequilibrium assemblages of species largely thrown together by chance, history, and random dispersal. Species come and go, their presence or absence is dictated by random dispersal and stochastic local extinction“ (2001: 8 f.; vgl. 2001a: 393). Beispiele für diese Perspektive seien (1998: 17) die Theorien von Willis (1922), Gleason (1922, 1926, 1939) sowie MacArthur und Wilson (1963, 1967).

Um als Ausgangspunkt für eine Kritik der nischentheoretischen Perspektive dienen zu können, muss die Prämisse funktionaler Äquivalenz nicht als vollständig zutreffend behauptet werden. Vielmehr genügt es zu behaupten, sie beschreibe die Realität besser als die grundlegende Prämisse nischentheoretischer Konkurrenztheorien, dass in jedem Habitat – in Abhängigkeit von dessen Beschaffenheit – bestimmte Arten durch interspezifische Konkurrenz ausgeschlossen werden und die konkurrierenden Arten also gerade nicht funktional äquivalent im Sinne von Hubbell sind. Deshalb kann Hubbell konstatieren: „All species in all trophically defined communities violate this assumption [of functional equivalence] to some degree, but the question is, how good an approximation is it?“ (2005: 166; vgl. 2001: 6)

Als kontrafaktische Idealisierung hat die Prämisse funktionaler Äquivalenz die heuristische Funktion, die Formulierung

---

<sup>440</sup> Vgl. aber Hubbell 2001: 24. Außerdem meint Hubbell (ebd.: 26, 29, 319 ff.), seine Theorie verbinde die gegnerischen Perspektiven.

von Theorien über die Entstehung, die Auswirkungen und die Erhaltung von Nischendifferenzen anzustoßen, die an die Stelle der (verbreiteten und dominierenden) Theorie treten können, dass Nischendifferenzen durch interspezifische Konkurrenz induzierte (Ko-)Adaptationen sind<sup>441</sup> und ökologische Gesellschaften strukturieren: „Probably no ecologist in the world with even a modicum of field experience would seriously question the existence of niche differences among competing species on the same trophic level. The real question, however, is how did these niche differences evolve, how are they maintained ecologically, and what niche differences, if any, matter to the assembly of ecological communities?“ (2005: 166)

So gehen Hubbell und Foster (1986: 315<sup>442</sup>) für tropische Regenwälder der Frage nach: „How are we to account for the maintenance of so many tree species in sympatry or close peripatry?“ Sie kritisieren die klassische nischentheoretische Konkurrenztheorie, in der generell Ressourcenteilung bzw. Spezialisierung bzw. Nischendifferenzierung als Voraussetzung für Koexistenz angesehen wird und speziell die hohe Artenzahl tropischer Wälder damit erklärt wird, dass aufgrund der in den Tropen besonders konstanten Umweltbedingungen dort ein besonders hoher Grad der Ressourcenteilung möglich sei (Ashton 1969, Connell 1971, Hartshorn 1978, Denslow 1980<sup>443</sup>).<sup>444</sup> Sie stellen folgende alternative Hypothese auf: „(M)any tropical tree species coexist not in spite of, but because of being functionally equivalent generalists.

---

<sup>441</sup> Dies nimmt z. B. MacArthur an; siehe S. 258 ff.

<sup>442</sup> Vgl. Hubbell 1998, Hubbell et al. 2001: 859.

<sup>443</sup> „I suggest that the coexistence of many rainforest tree species is at least partially due to their partitioning of canopy gaps by size.“ (Denslow 1980: 47).

<sup>444</sup> Hubbell & Foster 1986 nennen Ashton, Hubbell et al. (2001: 860) die anderen drei Autoren als Vertreter dieser Theorie. Vgl. auch die Theorie von MacArthur, dass Artenzahl und Konstanz der Umweltbedingungen positiv korrelieren (siehe S. 256).

Once they have solved the basic physiological problems of survival within the broad adaptive zone<sup>445</sup> of their life history guild, there are few *ecological* forces that can lead to their systematic elimination from the community“ (Hubbell & Foster 1986: 319; Herv. T. K.); „biotic interactions between species in tropical tree communities may be intense, but they are not very effective in stabilizing particular taxonomic assemblages of tree species, in causing competitive exclusion, or in preventing invasion of additional species“ (ebd.: 327).

Entsprechend behauptet Hubbell (2001: 10) allgemein: „As I will repeatedly demonstrate in this book ... niche differences are not essential to coexistence, if by 'coexistence' we mean the persistence in sympatry of species for geologically significant lengths of time.“ Für die ökologische Zeit gelte dasselbe wie für die geologische oder evolutionäre: „Although there is undeniable evidence for niche differentiation among real species in many trophic guilds, this differentiation is not at all essential for coexistence on the timescales usually discussed by ecologists“ (ebd.).

Aus der Prämisse funktionaler Äquivalenz folgt nicht, dass ökologische Beziehungen zwischen trophisch ähnlichen Organismen(arten) ausgeschlossen werden. Ganz im Gegenteil nimmt Hubbell solche Beziehungen und insbesondere auch Konkurrenz an; das impliziert schon seine Prämisse der Individuensättigung. Seine Äquivalenzannahme ist vielmehr

---

<sup>445</sup> Simpson (1944, 1953) hat den Begriff *adaptive Zone* eingeführt für eine Gruppe ähnlicher ökologischer Nischen, die eine Art bzw. evolutionäre Linie aufgrund von Präadaptationen oder durch die Ausbildung von 'Schlüsseladaptationen' besetzen kann (Futuyma 1990: 402-404, vgl. Polly 2006: 3, Ricklefs 1973: 367 f.). „Hat eine Linie einmal die Merkmale erworben, aufgrund deren sie eine neue adaptive Zone betreten kann, dann können sich die weiteren, durch Artbildung aus dieser Linie entstandenen Arten diversifizieren und eine Vielzahl von Nischen innerhalb dieser Zone besetzen“ (Futuyma 1990: 402).

gleichbedeutend mit der Annahme, dass die in ökologischen Gesellschaften bestehenden Beziehungen und deren Wirkungen unabhängig davon sind, zwischen Organismen welcher Art sie bestehen, und insofern 'neutral' sind: „I use *neutral* to describe the assumption of per capita ecological equivalence of all individuals of all species in a trophically defined community. This ... definition ... does not preclude ... complex ecological interactions from taking place among individuals. All that is required is that all individuals of every species obey exactly the same rules of ecological engagement“ (2001: 6 f.).

So stellt auch Bell (2001: 2418) klar: „There are very strong interactions among organisms in neutral models, generated by the finite capacity of sites and the competition that this generates. ... The defining feature of neutral models is not that they lack interactions, but rather that these interactions occur among individuals with identical properties.“

'Neutral' sind die ökologischen Beziehungen zwischen funktional äquivalenten Organismen, da sie – außer aus statistischen Gründen – keine Auswirkung auf die Artenzusammensetzung ökologischer Gesellschaften haben. Sie haben nicht die selektierenden Wirkungen, die ihnen in der *niche-assembly perspective* zugeschrieben werden.

Schließlich ist herauszustellen, dass die Äquivalenzannahme sich auf einzelne Organismen bezieht, nicht aber auf Arten oder Populationen (Hubbell 2001: 18). Hubbell betont, dass verschiedene (Meta-)Populationen unterschiedliche Abundanzen und damit auch unterschiedliche *absolute* Zahlen von Geburt, Tod, Ausbreitung, Speziation etc. aufweisen könnten; das könne eine stark unterschiedliche Entwicklung von (Meta-)Populationen trotz funktionaler Äquivalenz der Einzelorganismen zur Folge haben: „The equilibrium fate of a species in such a community [mit Individuensättigung und funktionaler Äquivalenz] is either extinction or complete

dominance. Extinction is the more probable outcome for any species having a starting abundance of less than half the total individuals in the community“ (Hubbell & Foster 1986: 320).

„Rare species become more rare and common species more common. This is not an effect predicted by niche-assembly theory“ (Hubbell 1998: 34).

Wenngleich Hubbell bestreitet, dass ökologische Beziehungen oder Ursachen *für sich allein* genommen zum Erlöschen von (Meta-)Populationen einer ökologischen (Meta-)Gesellschaft führen, so nimmt er doch an: Ihr Erlöschen infolge dieser Beziehungen *in Verbindung mit* statistischen 'Gründen' ist möglich, unter bestimmten Voraussetzungen sogar wahrscheinlich und statistisch zwangsläufig.

### *Ursachen funktionaler Äquivalenz: Konvergenz als Evolutionsprinzip*

Wie erklärt Hubbell, dass die Arten einer trophischen Ebene funktional äquivalent sind? Diese Frage stellt sich insbesondere, da seine eigene Vorstellung von Individuensättigung die Annahme von Konkurrenzsituationen impliziert und gute Argumente dafür bestehen, dass Konkurrenz zu Nischendifferenzierung und damit funktionaler In-Äquivalenz führt. Hubbell erklärt die funktionale Äquivalenz vieler Arten (1) mit einer Theorie *diffuser Koevolution* und (2) mit einer These über *evolutionäre Strategien*.<sup>446</sup>

(Zu 1) Natürliche Selektion führe nicht zu Spezialisierung bzw. Divergenz, sondern zu *Generalisierung* bzw. *Konver-*

---

<sup>446</sup> Hubbell (2001: 319-327) vertritt zudem die These (die ich hier nicht genauer darstellen möchte), dass die Evolution zwar zu Nischendifferenzierungen führt, diese aber nicht mit der Ausbildung funktionaler Inäquivalenzen verbunden ist, weil durch *life history trade-offs* der Fitnesszuwachs, den eine Spezialisierung mit sich bringt, wieder zunichte gemacht wird.

genz zwischen den Arten einer Gilde oder sogar mehrerer Gilden. Die Gültigkeit dieser Annahme sei gebunden an Situationen, die Hubbell (2005: 170) als heterogenes Selektionsregime bezeichnet und so charakterisiert: Erstens konkurriert jeder Organismus zugleich mit Organismen vieler verschiedener Arten, so dass diffuse Konkurrenz vorliegt; zweitens konkurrieren verschiedene Organismen einer Art mit Sets von Organismen, die unterschiedliche Artenzusammensetzungen haben, so dass die diffuse Konkurrenz von Organismus zu Organismus differiert und also bezogen auf die Art uneinheitlich ist.<sup>447</sup> Diese Situation sei zumindest in artenreichen Gesellschaften zumeist gegeben, wie beispielsweise seine eigenen empirischen Untersuchungen (Hubbell & Foster 1983, 1986, 1992) zeigten: „We found in the BCI [Barro Colorado Island] ... that conspecific trees shared, on average, only 20% of the species in their 20-individual neighbourhoods“ (2005: 170<sup>448</sup>).

Wenn ein heterogenes Selektionsregime vorliege, komme es statt zu Nischendifferenzierung zu *diffuser Koevolution* (ebd.). Diese bestehe darin, dass sich alle Arten einer ökologischen Gesellschaft (im Sinne von Hubbell) an dieselben Durchschnittsbedingungen anpassen: „(I)nterspecific competition does not invariably lead to specialization and may more often lead to greater generalization (and similarity) among guild members, particularly if interspecific competition is diffuse and the direction of selection is the result of smoothing of erratic and unpredictable local competitive effects“ (Hubbell & Foster 1986: 319). „Neighborhood biotic uncertainty may ... often lead to convergent generalization in

---

<sup>447</sup> Vgl. Walter, der mit der Uneinheitlichkeit der Konkurrenzbedingungen für verschiedene Organismen einer Population gegen die Annahme konkurrenzbedingter genetischer Veränderung von Arten argumentiert (siehe S. 325).

<sup>448</sup> Zu den Untersuchungen der Wälder auf dieser Insel siehe Hubbell & Foster 1983, 1986, 1992, Hubbell et al. 1999, Hubbell et al. 2001. Zu weiteren Untersuchungen siehe Hubbell 2005.

response to the time average of the diffuse selective forces imposed by the sum of all competitors“ (ebd.: 317). „Thus, in species-rich tree communities the dominant evolutionary consequence of unpredictability in the biotic environment may be a kind of diffuse coevolution resulting in large guilds of competitively coequal or nearly coequal species, rather than in competitive niche differentiation (character displacement)“ (ebd.: 319; vgl. Hubbell 2005: 170).

Ein Indiz für diffuse Koevolution sei, dass der Baumbestand des Waldes, den er auf dem Barro Colorado Island in Panama untersucht habe, größere innerartliche als interspezifische Variabilität besitze (ebd.: 170 f.).

(Zu 2) Natürliche Selektion führe dazu, dass alle Arten sich – unabhängig von Konkurrenzbedingungen – an diejenigen Umweltbedingungen anpassten, welche die häufigsten seien. Auch deshalb konvergierten ihre Lebensläufe (*life history convergence*): „I believe that species are selected to exhibit the syndrome of traits that adapt them for growth and survival under the commonest environmental conditions, regardless of how many other species are doing the same thing. This evolutionary process has the incidental effect of causing species to converge on similar trait syndromes, given whatever constraints are imposed by their different phylogenetic histories (Chazdon *et al.* 2003)“ (Hubbell 2005: 169; vgl. 2001: 346).

Eine entsprechende Konvergenz leitet Hubbell (2001: 322 f.) daraus ab, dass es Zielkonflikte (*trade-offs*) zwischen Überlebensstrategien gebe, bei Bäumen zum Beispiel zwischen Schattentoleranz und Wachstumsrate, *und* die evolutionäre Tendenz bestehe, eine einzige Strategie konsequent zu verfolgen; so ergäben sich im Nischenraum Häufungen einiger weniger, optimaler Strategien. Über dieses Phänomen, das Hubbell als das der '*life history manifolds*' bezeichnet, sagt er: „It represents a series of unavoidable or nearly unavoidable

life history design or constraint functions that every species in the trophically defined community must obey in order to stay in the game“ (ebd.: 323).

Auf der Basis dieser beiden Thesen über natürliche Selektion lasse sich gut erklären, warum es zum Beispiel in jenem tropischen Wald auf dem Barro Colorado Island weniger lichtbedürftige Pionierarten als schattenertragende Arten gebe: „From this evolutionary perspective, what really determines the species richness of shade-tolerant and gap species in a particular local tree community is the richness of the regional species pool and the abundance of shady and gap habitats in the metacommunity over long periods of time“ (2005: 169).

Wolle man dagegen dieses Verhältnis der Artenzahlen mit einer Theorie konkurrenzinduzierter Nischendifferenzierung erklären, erfordere das zumindest eine zusätzliche Hypothese, die erst noch entwickelt werden müsste: „If this clustering of species at the shade end is to be explained by niche theory, then one must come up with a plausible argument for why niches are more finely partitioned under low-light conditions than under high-light conditions“ (ebd.).

*Zusammenfassend* meint Hubbell (ebd.: 168; vgl. 2006), er könne – entgegen zum Beispiel Loreaus (2004) Behauptung, funktionale Äquivalenz gebe es nicht – zeigen, dass sich insbesondere in artenreichen Gesellschaften häufig Selektionsbedingungen vorfinden, unter denen Evolution leicht und häufig zu Konvergenz statt zu Divergenz führt.<sup>449</sup> Damit sei dort die Existenz funktional äquivalenter Arten wahrscheinlich. Entsprechend konstatieren Hubbell und Foster (1986: 315, 318), dass es in dem von ihnen untersuchten tropischen Wald zwar über 300 Gehölzarten gibt, aber nichts dafür spreche, dass diese mehr als etwa einem Dutzend Gilden zu-

---

<sup>449</sup> Vgl. zu dieser Auffassung Scheffer & van Nes 2006.



gehörten<sup>450</sup> (vgl. Hubbell 2001: 321 f., Hubbell et al. 2001: 859 f.).

*Artenvielfalt trotz funktionaler Inäquivalenz durch Ungleichgewicht und Speziation*

Als Reaktion auf (potenzielle) Kritik an der ursprünglichen Fassung seiner neutralistischen Theorie hat Hubbell Zusatzhypothesen aufgestellt. Auf zwei möchte ich im Folgenden eingehen.

Nach Hubbell sind größere Gebiete mit Individuen gesättigt (Prämisse 1) und die Arten einer trophischen Ebene tendenziell, aber nicht genau funktional äquivalent (Prämisse 2). Aus der Perspektive der nischentheoretischen Konkurrenztheorie liegt da folgender Einwand nahe (vgl. Hubbell 2005: 169): Bei Individuensättigung herrscht Konkurrenz. Diese führt dazu, dass selbst dann, wenn nur geringe ökologische Inäquivalenzen zwischen trophisch ähnlichen Arten bestehen, von diesen auf die Dauer nur die jeweils konkurrenzstärkste Art überlebt. Dies gilt insbesondere, da die von Hubbell angenommene Konvergenz der Arten bzw. ihrer Lebenszyklen (*life histories*) die interspezifische Konkurrenz und damit den Konkurrenzausschluss fördert. Die neutralistische Theorie müsste also, kontrafaktisch, gerade für die Tropen mit ihren seit langer Zeit relativ konstanten Umweltbedingungen, die konstante Konkurrenzverhältnisse implizieren, eine geringe Artenvielfalt prognostizieren.

Auf diesen (potenziellen) Einwand reagiert Hubbell (1) mit einer *Ungleichgewichtsannahme* über ökologische Gesell-

---

<sup>450</sup> Hubbell & Foster (1986: 317 f.) nennen als gut unterscheidbare Gilden von Baumarten: schattentolerante Arten, Pionierarten, edaphische und topographische Spezialisten sowie Spezialisten für die Regeneration von Lückenrändern.

schaften und (2) mit einer Theorie zur *Bedeutung von Speziationen*.

(Zu 1) Hubbell schließt nicht aus, dass es zu Konkurrenzausschluss kommen kann. Er behauptet aber, dieser Prozess habe allenfalls einen sehr begrenzten Einfluss auf die Zusammensetzung und Artenzahl ökologischer Gesellschaften. Dazu argumentiert er nicht wie Hutchinson (1961; siehe S. 295 dieser Arbeit), dass fluktuierende Umweltbedingungen Konkurrenzausschluss verhindern, weil sie eine Fluktuation der Konkurrenzkoeffizienten verursachen. Er argumentiert auch nicht wie Andrewartha und Birch (siehe S. 300) oder Walter (siehe S. 322), Konkurrenz sei ein seltenes Phänomen. Vielmehr gebraucht er folgendes Argument: Konkurrenzausschluss ist, zumindest sofern die ökologischen Eigenschaften der konkurrierenden Arten (infolge von Konvergenz) ähnlich sind, ein extrem langsam verlaufenden Prozess; ökologische Gesellschaften befinden sich deshalb im Hinblick auf Konkurrenz im *Ungleichgewicht* und enthalten folglich mehr Arten als sie im Gleichgewicht enthalten würden.

(1a) Hubbell begründet diese Ungleichgewichtsannahme mit Modellierungen von sogenannten Markov-Prozessen. Diese hätten gezeigt, dass der Zeitraum, innerhalb dessen von zwei ökologisch identischen Arten eine Aussterbe, aus rein statistischen Gründen sehr lang sei im Verhältnis zur Generationsdauer der Arten (2001: 76-112, Hubbell & Foster 1986: 319 f.). Das gelte oft schon für lokale Gesellschaften, erst recht aber für überregionale Metagesellschaften; denn diese bestehen aus miteinander durch Migrationsprozesse verbundenen lokalen Populationen, weshalb sich in Habitaten, deren lokale Population ausgestorben sei, relativ schnell eine neue Populationen etablieren könne.<sup>451</sup> „Thus, Gause's (1934)

---

<sup>451</sup> Vgl. meine Ausführungen zur Theorie von Andrewartha & Birch über die Erhaltung vielteiliger Populationen (S. 146 f.) sowie zu Cas-

'axiom' that no two species with identical niche requirements can coexist for long is false – if by 'for long' we mean hundreds of generations“ (Hubbell & Foster 1986: 319).

(1b) Dass es nicht zu Konkurrenzausschluss komme, begründet Hubbell (2005: 169, 2001: 344) zudem und vor allem mit einer Theorie der „*dispersal and recruitment limitation*“<sup>452</sup>. Dabei beruft er sich auf Hurtt und Pacala (1995), die mit diesen Begrenzungen Folgendes gemeint hätten: „(T)he failure of species to reach and / or establish in all sites favourable for their growth and survival“<sup>453</sup> (Hubbell 2005: 167). Diese Begrenzungen seien, zumindest in dem von ihm untersuchten tropischen Wald, für nahezu alle Baumarten anzutreffen (ebd.: 169 f.).<sup>454</sup>

Infolge dieser Begrenzungen hätten Arteigenschaften wie Konkurrenzstärke relativ geringen Einfluss darauf, welcher Art der Organismus sei, der sich an einem bestimmten Ort jeweils etabliert: Es etabliert sich nicht unbedingt und sogar zumeist nicht die konkurrenzstärkste Art, da deren Diasporen den besiedelbaren Ort nicht (rechtzeitig) erreichen (ebd.: 167); vielmehr etabliert sich diejenige Art, von der eine Diaspore den Ort zufälligerweise zum richtigen Zeitpunkt erreicht. „Any factor which limits seedling recruitment ... will increase the tendency of species to win sites by default, irrespective of species specificity“ (ebd.: 170). Konkurrenzausschluss sei unter solchen Bedingungen zwar nicht ausgeschlossen, aber gegebenenfalls ein sehr langsamer Prozess (ebd.: 167).<sup>455</sup>

---

wells Modellierungen von deren Aussterbewahrscheinlichkeit (Fußnote 147 auf S. 206).

<sup>452</sup> Hervorhebung T. K.

<sup>453</sup> Bei Hurtt & Pacalla (1995: 2) heißt es: „Following Sale (1977), the key to our hypothesis is recruitment limitation, which we define as the failure to have any viable juveniles at an available site.“

<sup>454</sup> Als Belege hierfür nennt Hubbell empirische Untersuchungen von Hubbell et al. 1999 sowie Harms et al. 2000.

<sup>455</sup> Hubbell scheint mir *zirkulär* zu argumentieren: Die hohe Artenzahl soll die geringe Abundanz einzelner Arten erklären. Diese soll die

(1c) Konkurrenzausschluss werde außerdem verhindert durch die Heterogenität der biotischen und abiotischen Mikroumwelten der verschiedenen Organismen innerhalb einer Art (ebd.: 170). (Was genau hier Hubbells These ist und wie er sie begründet, ist unklar. So enthält die Begründung zum Beispiel sowohl den Hinweis auf die Inhomogenität der Umwelt *eines* Organismus als auch auf die Unterschiedlichkeit der Umwelten *verschiedener* Organismen derselben Art.)

(Zu 2) Nun führt allerdings, wie Hubbell selbst einräumt, auch ein sehr langsam verlaufender Konkurrenzausschluss langfristig zu einer Verringerung der Artendiversität. Zudem bewirke allein schon die ökologische Drift ein Aussterben von Arten: „Sooner or later, every species in the metacommunity suffers a final global extinction“ (2001: 113).

Dass sich die Artendiversität dennoch langfristig nicht verringert, erklärt Hubbell damit, dass die Wirkung von Konkurrenzausschluss und ökologischer Drift ausgeglichen werde durch *Speziationen* in der Metapopulation: „Because all species ultimately go extinct, diversity is maintained, in the last analysis, solely by the origination of new species in the metacommunity“ (ebd.; vgl. 1998: 32, 2005: 167).

Die Artenvielfalt einer Metagesellschaft und damit auch in deren lokalen Gesellschaften ist demnach letztlich abhängig von den Raten zweier gegenläufiger Prozesse, die beide

---

geringe absolute Rate der Ausbreitung (*dispersal*) und Etablierung (*recruitment*) erklären. Diese wiederum soll die Erhaltung der hohen Artenzahl erklären. Wenn mein Einwand zutreffend ist, dann ist Hubbells Theorie höchstens eine Theorie der *Erhaltung* hoher Artenvielfalt, welche der Ergänzung durch eine kompatible, also nicht konkurrenztheoretische Erklärung der *Entstehung* hoher Artenvielfalt bedürfte. Hubbells Theorie der Speziation scheint mir diese Erklärung nicht liefern zu können: Wenn bei geringer Artenzahl eine zusätzliche Art entsteht, wird diese Art zunächst eine sehr geringe Abundanz im Verhältnis zu den bereits existierenden Arten haben; folglich wird ihre Abundanz – wie Hubbell selbst sagt (Hubbell & Foster 1986: 320, zitiert auf S. 338) – mit hoher Wahrscheinlichkeit weiter sinken, so dass sie bald wieder aussterben wird.

stochastischen Charakter haben sollen: *Aussterben und Speziation*. Da Speziationen, wie meist angenommen wird, sich in Zeiträumen von Millionen Jahren vollziehen,<sup>456</sup> sei Entsprechendes für das Aussterben anzunehmen, was Hubbell mit den unter (1) genannten Argumenten begründet.<sup>457</sup>

Mit dieser Theorie der Bedeutung von Speziation für die Erhaltung von Artenvielfalt reagiert Hubbell (2001) auf folgendes Argument von Chesson und Huntly (1997: 536) gegen seine neutralistische Theorie: „The suggestion that migration from outside the system (i. e.], from 'regional species pools'; Hubbell 1984 ... ) will maintain diversity indefinitely can only be the case if diversity is maintained in the areas from which the migrants originate. If there are truly no niche differences anywhere, there can be no greater expectation that diversity is maintained in areas outside the system than within it.“

Um dieses Argument zu entkräften, ersetzt Hubbell seine ursprüngliche Theorie eines Gleichgewichts zwischen Aussterben (in lokalen Populationen) und Einwanderung (aus Metapopulationen) (siehe S. 333) durch die Theorie einer Metapopulation, innerhalb derer ein Gleichgewicht besteht zwischen Aussterben und Speziation.

### *Interpretation*

Welcher idealtypischen Individualitäts- bzw. Systemauffassung ist Hubbells neutralistische Theorie zuzuordnen? Um diese Frage richtig zu beantworten, muss man berücksichtigen, was genau der Gegenstand seiner Theorie ist. Dazu ist es sinnvoll sich zu vergegenwärtigen, was Hubbell unter einer 'ökologischen Gesellschaft' versteht.

---

<sup>456</sup> Siehe z. B. Magallón & Sanderson 2001.

<sup>457</sup> Nach den Modellierungen von Zhang & Lin 1997 ergibt schon eine geringe Abweichung von der Annahme ökologischer Äquivalenz derart verkürzte Zeiträume für Konkurrenzausschluss, dass ein Gleichgewicht zwischen diesem Prozess und Speziation nicht zu erwarten sei.

Den Kern von Hubbells Theorie bildet die Annahme, dass ein mehr oder weniger großer Teil der Arten einer trophischen Stufe – bezogen auf das einzelne Individuum – demographisch identisch ist; die Individuen aller dieser Arten sollen, statistisch gesehen, funktional oder ökologisch äquivalent sein; zwischen ihnen bestehende genetische, morphologische, physiologische usw. Differenzen sollen ohne Einfluss auf die Verbreitung der Arten und damit darauf sein, welche Arten in welchem Mengenverhältnis koexistieren.

Als *eine* ökologische Gesellschaft und als den Gegenstand seiner Theorie definiert Hubbell eben die Gesamtheit aller funktional äquivalenten Individuen bzw. Arten in einem bestimmten Areal. Demnach hat seine Theorie einen anderen Gegenstand als die zuvor in dieser Arbeit behandelten synökologischen Theorien, welche Biozönosen (z. B. Thiene-  
mann, Remane, Peus), das Verhältnis von Arten mehrerer trophischer Stufen (z. B. Elton, Whittaker) oder zumindest das Verhältnis trophisch verschiedener Arten einer einzigen trophischen Stufe (z. B. Gleason, Clements, Hutchinson, MacArthur) untersuchen.

Es ist also bei der Zuordnung von Hubbells Theorie zu den Idealtypen zu unterscheiden, ob das charakterisierte System eine ökologische Gesellschaft (1) im Sinne Hubbells oder (2) in einem umfassenderen Sinne sein soll.

(Zu 1) Sind ökologische Gesellschaften im Sinne seiner eigenen Definition die charakterisierten Systeme, so ist Hubbells neutralistische Theorie der idealtypischen Theorie *aggregierter Systeme* und *solitärer Individualität* zuzuordnen. Denn nach Hubbell sind die Verbreitung und die Evolution trophisch ähnlicher Arten im Wesentlichen unabhängig voneinander: Erstere werde bestimmt durch ökologische Drift, letztere sei ein Prozess, in dem sich jede Art, unabhängig von den anderen Arten, an die häufigsten Umweltbedingungen anpasse.

Damit ist Hubbells neutralistische Theorie genauso zugeordnet wie die Theorien von Gleason, Andrewartha und Birch sowie Walter. Sie unterscheidet sich aber wesentlich von deren Theorien. Dass ökologische Gesellschaften aus voneinander unabhängigen Organismen(arten) bestehen sollen, begründet Hubbell mit einer andersartigen Argumentation.

Jene Autoren bestreiten, dass es normalerweise nennenswerte intra- und interspezifische Konkurrenz gibt, wobei sie argumentieren: Populationsdichten werden immer wieder durch die fluktuierenden, temporär ungünstigen Standortbedingungen begrenzt, so dass potenziell limitierende Ressourcen zu- meist nicht tatsächlich knapp sind;<sup>458</sup> außerdem besitzt jede Art (ohne dass dies durch Konkurrenz induziert wäre) eine qualitativ individuelle Umwelt bzw. Fundamentalnische, so dass es in den konkreten, wirklichen Habitaten relativ wenige Ressourcen gibt, um die Populationen verschiedener Arten konkurrieren könnten. Hubbell dagegen nimmt für größere Gebiete Individuensättigung und damit (starke) Konkurrenz an; er bestreitet aber, dass interspezifische Konkurrenz einen Arten selektierenden Effekt hat, was er damit begründet, dass die Individuen der verschiedenen Arten ökologisch äquivalent seien. Für jene Autoren sind die Fundamental- und Realnischen (weitgehend) identisch, weil es (praktisch) keine Konkurrenz gibt. Für Hubbell sind sie es, weil interspezifische Konkurrenz zwischen ökologische äquivalenten Organismen keinen anderen Effekt hat als intraspezifische.<sup>459</sup>

Zusammenfassend lässt sich sagen: Während nach Hubbell die Arten im Hinblick auf ihre Verbreitung und Evolution trotz Konkurrenz unabhängig voneinander sind, weil sie sich

---

<sup>458</sup> Andrewartha & Birch sowie Walter vertreten dies explizit, in Gleasons Theorie ist es eher implizit.

<sup>459</sup> Das gilt, genau genommen, nur für Arten, deren Populationen dieselbe Abundanz (und Verteilung) besitzen. Denn die Überlebenswahrscheinlichkeit einer Art korreliert nach Hubbell positiv mit ihrer Abundanz und die Wirkung interspezifischer Konkurrenz insofern negativ mit dieser.

in ihren Konkurrenzkoeffizienten nicht unterscheiden und Konkurrenz nicht das Prinzip außer Kraft setzt, dass die Arten evolutionäre Konvergenz zeigen,<sup>460</sup> gilt gemäß den anderen Autoren, dass die Arten wegen des Fehlens von (kontinuierlicher) Konkurrenz unabhängig voneinander existieren.

(Zu 2) Betrachtet man als die charakterisierten Systeme ökologische Gesellschaften, die umfassender sind als die von Hubbell definierten, so ist seine Theorie *zudem* der idealtypischen Theorie von *Zulassungssystemen* zuzuordnen. Denn er nimmt – das ist quasi die Kehrseite seiner These der funktionalen Äquivalenz trophisch ähnlicher Arten – die Koexistenz trophisch verschiedener Arten an und interpretiert deren Unterschiede im Sinne von Hutchinsons Nischentheorie.<sup>461</sup>

Entgegen den Vertretern nischentheoretischer Konkurrenztheorien nimmt Hubbell jedoch an, dass sich Realnischen dauerhaft überschneiden können. Außerdem geht er davon aus, dass die Arten einer trophischen Stufe insgesamt nur relativ wenige unterschiedliche Fundamentalnischen besitzen: Die Artdiversität eines Gebietes übersteigt bei weitem die Diversität der Fundamental- bzw. Realnischen; mehrere hundert Baumarten gruppieren sich in zirka einem Dutzend Gilden; der Nischenraum ist diskontinuierlich mit Arten gefüllt ('*life history manifolds*'). In nischentheoretischen Konkurrenztheorien wird dagegen angenommen, dass – sofern sich eine Gesellschaft im Gleichgewicht befindet – die Arten-

---

<sup>460</sup> Diese Konvergenz ist nach Hubbell – abgesehen vom Einfluss diffuser Konkurrenz – nicht durch Konkurrenz induziert, sondern sie ergibt sich, weil für alle trophisch ähnlichen Arten, unabhängig voneinander, dieselbe Anpassung optimal ist und selektiert wird. (Im Hinblick auf die enthaltene Theorie diffuser Koevolution ist Hubbells Theorie eine von Ko-Individualität.)

<sup>461</sup> Zudem versteht Hubbell umfassender definierte ökologische Gesellschaften wohl als *Abhängigkeitssysteme* (mit Nischen im Sinne von Elton). Dafür sprechen die synökologischen Fragestellungen, die er (2001: 5) als sinnvoll aber nicht zum Gegenstand seiner neutralistischen Theorie zählend benennt. Vgl. auch 2005: 168.



zahl identisch ist mit der Anzahl der Realnischen; der Nischenraum soll, entsprechend dem Prinzip der limitierenden Ähnlichkeit (*'limiting similarity'*), tendenziell gleichmäßig unter den Arten aufgeteilt sein.<sup>462</sup>

Zu Beginn dieses Kapitels habe ich Amundson (1994: 571) zitiert, der für die Genetik sagt: „the world is a nondemanding and an open place to a neutralist“. Meine Darstellung von Hubbells Theorie zeigt, dass diese Charakterisierung zumindest für dessen Theorie nicht unbedingt zutrifft.

Zwar ist nach Hubbell die Verbreitung der Arten innerhalb einer ökologischen Gesellschaft (im Sinne seiner Definition) durch ökologische Drift zu erklären, weil alle ihr zugehörigen Arten ökologisch äquivalent sind. Aber dass eine Art einer ökologischen Gesellschaft zugehören kann, hat nach Hubbell 'strenge' Voraussetzungen. Er sagt nämlich über die *life history manifold*, die die trophisch ähnlichen, ökologisch äquivalenten Arten einer Gesellschaft umfasst: „It represents a series of unavoidable or nearly unavoidable life history design or constraint functions that every species in the trophically defined community must obey in order to stay in the game“ (2001: 323). 'Anspruchlosigkeit' ist demnach ein Phänomen, dass sich auf das Verhältnis derjenigen Arten beschränkt, welche bereits bestimmte Ansprüche erfüllt haben. Arten, die diese nicht erfüllen konnten, sind bereits ausgestorben.

Ökologische Drift erweist sich somit als ein Prinzip der Verbreitung positiv selektierter Arten; sie ist kein universelles Prinzip, welches für alle für sich gesehen existenzmöglichen Arten gilt. Entsprechendes könnte auf Theorien genetischer Drift zutreffen.

---

<sup>462</sup> Ob Hubbells Theorie (wie die von z. B. MacArthur) der idealtypischen Theorie von *Ko-Individualität* zuzuordnen ist oder aber (wie die von z. B. Grant) der *solitärer Individualität*, möchte ich hier nicht diskutieren. Um diese Frage zu beantworten, müsste man klären, ob er die Evolution der verschiedenen *life history manifolds* als abhängig oder als unabhängig voneinander ansieht.

## 6 Resümee

Im zweiten Teil meiner Arbeit habe ich populationsökologische Theorien, Nischenbegriffe und synökologische Theorien vorgestellt und interpretiert. Es dürfte deutlich geworden sein, dass – wie eingangs behauptet – innerhalb der Populations- und Synökologie grundsätzlich verschiedene, konkurrierende Theorien existieren, die jeweils universelle Gültigkeit und paradigmatischen Charakter beanspruchen.

Zum einen behaupten Vertreter konkurrierender Theorien eine unterschiedliche Beschaffenheit der Wirklichkeit: Populationen sehen sie entweder als eher persistierend (Nicholson) oder aber als eher ephemer (Andrewartha & Birch) an, Organismen sind für sie entweder primär durch abiotische (Gleason, Andrewartha & Birch, Peus, Walter) oder aber durch biotische Umweltfaktoren (Clements, MacArthur, Thienemann) beeinflusst etc. Zum anderen versuchen sie, übereinstimmend anerkannte Phänomene auf grundsätzlich unterschiedliche Weise zu erklären: Beispielsweise erklären Nicholson sowie Allee et al. die Persistenz von Populationen durch Selbstregulation, dagegen den Boer sowie Andrewartha und Birch durch Risikostreuung; Nicholson führt negative Korrelationen zwischen Populationsdichte und Vermehrungsrate auf die Dichteabhängigkeit von Konkurrenz zurück, Andrewartha und Birch dagegen sehen als Ursache solcher Korrelationen an, dass die Nahrung weniger effektiv genutzt wird. Diesen Differenzen korrelieren Differenzen in den zentralen Begriffen, zum Beispiel die zwischen den Nischenbegriffen von Elton und Hutchinson.

Gestützt ist durch meine Analysen auch meine These, Populations- und Synökologie seien, wenngleich in ihnen grundlegende Kontroversen bestehen, durchaus reife wissen-

schaftliche Teildisziplinen im Sinne von Lakatos.<sup>463</sup> Die von mir behandelten biologischen Theorien – und die ähnlichen, auf die ich hingewiesen habe – sind Teile von Forschungsprogrammen, in denen der Gegenstandsbereich systematisch auf der Basis bestimmter allgemeiner theoretischer Grundannahmen metaphysischer und methodologischer Art untersucht wird. Nur wegen dieser unterschiedlichen Grundannahmen gibt es überhaupt die grundlegenden und andauernden Kontroversen.

In der Erläuterung meiner Methode (Kapitel 3.1) habe ich gesagt, die Bildung von Idealtypen diene der Heuristik und ihre Bedeutung zeige sich nachträglich dann, wenn sie am Gegenstand der Untersuchung etwas auffindbar machten. Meine Darstellungen und Interpretationen, die von den in Kapitel 3.3 gebildeten idealtypischen System- und Individualitätsauffassungen geleitet wurden, konnten die betrachteten populations- und synökologischen Theorien in ihren grundsätzlich unterschiedlichen Gegenstandsauffassungen bzw. Weisen der Gegenstandskonstitution und in ihrem jeweiligen inneren Zusammenhang verständlich machen. Meine Analysen demonstrieren, dass und wie die metaphysischen Grundannahmen im 'harten Kern' des jeweiligen Forschungsprogramms die empirische Beweisführung leiten und empirische Widerlegungseinsichten blockieren, so dass der *context of discovery* mächtiger ist als der *context of justification*.

Geht man zum Beispiel davon aus, dass der 'harte Kern' des Forschungsprogramms von Andrewartha und Birch der idealtypischen Theorie aggregierter Systeme bzw. solitärer Individualität zuzuordnen ist, so wird verstehbar, dass diese Autoren den Einfluss von abiotischen Umweltfaktoren betonen und den Begriff der Knappheit von Ressourcen vom Begriff der Konkurrenz zu lösen suchen. Da sie Knappheit zwar als

---

<sup>463</sup> Siehe Fußnote 16, S. 7.

seltenes Phänomen einstufen, ihre Existenz aber nicht gänzlich leugnen können, müssen sie eine Theorie der Knappheit entwickeln, die mit diesem 'harten Kern' kompatibel ist. Diese Theorie beinhaltet erstens die These, Knappheit sei – wenn sie tatsächlich einmal vorliege – zumeist '*extrinsic shortage*', das heißt auf Klimaschwankungen etc. zurückzuführen, und nur selten '*intrinsic shortage*', das heißt durch Konsumtion der Organismen verursacht (siehe S. 141). Ihre Theorie der Knappheit beinhaltet zweitens die These, Knappheit sei häufig relative Knappheit: Sie bestehe nämlich (nur) relativ zu den Fähigkeiten *eines* Organismus, für den die vorhandenen Ressourcen infolge ihrer geringen Dichte oder ihrer Verborgenheit unzugänglich seien (siehe S. 142). Beide Thesen dienen dazu, Knappheit als weder gesellschaftlich verursachtes noch eine Gesellschaft begründendes Phänomen zu erweisen und so den 'harten Kern' ihres Forschungsprogramms – dass Individuen unabhängig voneinander und insofern ungesellschaftlich existieren – vor einer Falsifikation durch empirische Belege für Ressourcenknappheit zu schützen. Eine entsprechende Funktion hat Andrewarthas und Birchs Theorie der effektiven Nahrung: Mit dieser erklären sie das empirische Phänomen der negativen Korrelation von Populationsdichte und Vermehrungsrate, ohne auf den Begriff der Konkurrenz zurückzugreifen (siehe S. 145).

Die Heuristik der Idealtypen hat auch, eben weil sie nur grundlegende Denkfiguren berücksichtigt, die Kontinuität von System- und Individualitätsauffassungen in Theorien erkennbar gemacht, die zu sehr verschiedenen Zeitpunkten formuliert wurden, und die sich zudem ansonsten deutlich unterscheiden. Beispielsweise hat sich gezeigt, dass die Theorie organischer Systeme den Theorien von Thienemann, E. P. Odum und Kay gemeinsam ist. (Eine wichtige Differenz besteht darin, dass Biosysteme für Thienemann primär Gegenstand 'anschauender' Naturbetrachtung morphologischer

Art sind (vgl. S. 212), wohingegen Odum und Kay die Funktionsweise von Ökosysteme analysieren.)

Wenngleich ich nur einen kleinen Ausschnitt aus der Vielzahl populations- und synökologischer Theorien behandeln konnte, dürfte meine Hauptthese also bestätigt worden sein: Es sind konkurrierende Individualitätskonzeptionen, denen konkurrierende Systemauffassungen entsprechen, die für einen Großteil der andauernden Kontroversen in der Biologie verantwortlich sind, und ebenso für die Existenz analoger Forschungsprogramme in verschiedenen biologischen Disziplinen.

Durch die präzise Definition der Idealtypen ist es außerdem möglich gewesen, übliche Interpretationen biologischer Theorien kritisch zu überprüfen. Das inhaltlich für mich überraschendste Ergebnis ist die Tatsache, dass die Theorie von Clements – entgegen seiner Terminologie und der üblichen Interpretation – nicht der Theorie organischer Systeme zuzuordnen ist, sondern der von Zulassungssystemen; als Paradigmata (im Sinne von Musterbeispielen) für die Theorie organischer Systeme im Bereich der Synökologie, für eine organismische Synökologie, haben sich die Theorien von Thienemann und, in verwissenschaftlichter Form, von E. P. Odum erwiesen. Für die Theorie von Whittaker hat es sich gezeigt, dass diese systematische Verbindung von Aspekten verschiedener Idealtypen und nicht eklektisch ist.

Ferner haben die präzisen Definitionen idealtypischer Systemauffassungen deutlich erkennbar gemacht, dass dichotomische Charakterisierungen biologischer Theorien (wie Reduktionismus / Individualismus versus Holismus / Organismus) problematisch sein können. Denn beispielsweise fallen unter den Begriff Holismus – zumindest entsprechend der üblichen Definition – Systemauffassungen, die sich in wesentlichen Punkten unterscheiden: nämlich nicht nur alle Theorien organischer Systeme, sondern auch bestimmte

Theorien interaktionistischer Systeme (vgl. S. 113) wie zum Beispiel der '*Holistic Darwinism*' von Corning, der der idealtypischen Theorie kooperativer Systeme zuzuordnen ist (vgl. S. 110), oder MacArthurs Theorie ökologischer Gesellschaften, insofern dieser zufolge die Evolution der Arten abhängig voneinander ist, zu konkurrenzinduzierter Nischendifferenzierung führt. Damit erweist es sich, dass die Begriffe Holismus und Organizismus nicht synonym sind bzw. nicht synonym verwendet werden sollten.

Meine Darstellungen haben schließlich auch eine Gemeinsamkeit zwischen Theorien deutlich gemacht, denen ansonsten konkurrierende System- und Individualitätsauffassungen zugrunde liegen: Gleason, Andrewartha und Birch, Peus sowie Walter (deren Theorien der idealtypischen Theorie aggregierter Systeme zuzuordnen sind), ebenso wie MacArthur und Whittaker (Theorien interaktionistischer Systeme), ebenso wie Friederichs und Thienemann (Theorien organischer Systeme) betonen gleichermaßen die qualitative Individualität von Organismenarten.

Die Differenz zwischen den Theorien dieser Autoren liegt 'nur' in der Auffassung darüber, wie diese Individualität bzw. wie das Verhältnis der qualitativ individuellen Organismenarten interpretiert wird: Gemäß der Theorie aggregierter Systeme bzw. solitärer Individualität ist deren qualitative Individualität Ausdruck bzw. Folge ihrer voneinander unabhängigen Existenzweise bzw. Evolution. Gemäß der Theorie organischer Systeme bzw. systemischer Individualität ist sie dagegen Ausdruck und Voraussetzung ihrer wechselseitig notwendig voneinander abhängigen Existenz. Gemäß der Theorie interaktionistischer Systeme bzw. von Ko-Individualität wiederum ist sie Ausdruck bzw. Folge der Tatsache, (a) dass Organismenarten bestimmte andere Arten als Ressource nutzen und dazu zu diesen passen müssen (Abhängigkeits-/ Dependenzsystemen) oder (b) dass diejenigen Organismen-

arten koexistieren, welche unter den gegebenen Randbedingungen jeweils eine bestimmte Ressource effektiver zu nutzen vermögen als die andere Arten der Gesellschaft und ihrer Umwelt (Zulassungs- / Permittenssystemen).

Die Kontroverse, ob bzw. wie weit in synökologischen Theorien von der qualitativen Individualität von Organismenarten abstrahiert werden kann,<sup>464</sup> liegt also 'quer' zur Kontroverse zwischen den verschiedenen System- bzw. Individualitätsauffassungen, die ich in dieser Arbeit an zahlreichen Theorien erörtert habe. Um eine Vermischung dieser beiden Kontroversen zu vermeiden, habe ich keinen der von mir gebildeten Idealtypen als 'individualistisch' bezeichnet, obwohl in der Ökologie viel von individualistischen Theorien etc. die Rede ist.

Im nun folgenden, dritten Teil der Arbeit gehe ich der Herkunft der beiden konträren System- bzw. Individualitätsauffassungen nach. Dabei wird sich auch zeigen, dass es sich um geistesgeschichtliche Positionen handelt, in denen gleichermaßen die qualitative Individualität betont wird – aber aus ganz unterschiedlichen Gründen und im Rahmen einer gegensätzlichen Auffassung über das Verhältnis der Individuen zueinander.

---

<sup>464</sup> Diese Kontroverse bildet z. B. den Kern der Diskussion, ob es in ökologischen Systemen redundante Arten gibt. Vgl. Walker 1992, Schulze & Mooney (Hrsg.) 1993, Lawton 1994, Gindele 1999.





**Teil III:**  
**Zur Herkunft der Theorie**  
**solitärer und systemischer**  
**Individualität**



Im ersten Teil dieser Arbeit habe ich idealtypische System- bzw. Individualitätsauffassungen gebildet, im zweiten Teil konkurrierende biologische Theorien im Hinblick auf diese beschrieben und interpretiert. Damit wollte ich insbesondere die schon eingangs formulierte These stützen: Eine wesentliche Ursache für die andauernden grundsätzlichen Kontroversen in der Biologie sind unterschiedliche Konstitutionsideen, die den 'harten Kern' konkurrierender Forschungsprogramme bilden.

In diesem *dritten Teil der Arbeit* will ich zeigen, dass die konträren System- bzw. Individualitätsauffassungen, das heißt die Theorie aggregierter Systeme bzw. solitärer Individualität einerseits und die Theorie organischer Systeme bzw. systemischer Individualität andererseits, sich in einem ganz anderen Kontext als dem der Biologie in der Ideengeschichte finden lassen. Die ideengeschichtlichen Orte, an denen ich sie aufsuche, sind die Philosophie von *Ockham* einerseits (Kapitel 7) und die von *Leibniz* andererseits (Kapitel 8).

Durch diese ideengeschichtliche Betrachtung möchte ich die andere eingangs aufgestellte These stützen: Die verschiedenen System- und Individualitätsauffassungen, die die Theoriebildung in der Biologie prägen, haben ihren Ursprung nicht in der Biologie und bilden vor allem nicht, wie Vertreter eines ontologischen Realismus meinen, eine an sich gegebene ontische Beschaffenheit biologischer Gegenstände ab; vielmehr besitzen sie den Status eines 'kulturellen Apriori'. Durch die folgenden Darstellungen soll erkennbar werden, dass diese verschiedenen System- und Individualitätsauffassungen geistesgeschichtliche Bestandteile der Konstitution biologischer Gegenstände und insbesondere von Theorien über ökologische Einheiten sind.

Die Relevanz einer solchen Betrachtung für die Theorie der Theoriebildung in der Biologie gründet darin, dass die Biologie mit ihren Theorien – ohne dies zu intendieren – den Raum ausfüllt, der nicht nur durch die logischen, sondern

auch durch die kulturellen Denkmöglichkeiten vorgegeben ist. Die Kenntnis der grundlegenden, konkurrierenden Theorien unserer Kultur über Individualität und Systeme, über Teile und Ganzheiten macht verständlich, warum es eine bestimmte Vielfalt konkurrierender biologischer Theorien gibt. So findet sich zum Beispiel in der Biologie ein Spektrum synökologischer Theorien, das dem Spektrum der in der Ideengeschichte formulierten Theorien über das Verhältnis von Teil und Ganzem korrespondiert. Zwei Auffassungen dieses Verhältnisses, die in vielerlei Hinsicht konträr sind, stelle ich mit den Philosophien von Ockham und Leibniz vor. Dass ich weder annehme, die Theorien von Ockham und Leibniz seien die unmittelbaren geistesgeschichtlichen Quellen bestimmter System- und Individualitätsauffassungen in der Biologie, noch bestreiten will, es seien erhebliche Transformationen erfolgt, bevor und indem die bei Ockham und Leibniz formulierten System- und Individualitätsauffassungen Bestandteile biologischer Theorien geworden sind, habe ich schon einleitend angemerkt (siehe S. 12).

## 7 Ockham: Die Welt als kontingente Vielheit wesentlich individueller Einzelner

Von der Philosophie des Franziskanermönchs Wilhelm von Ockham behandle ich nur seine *Kosmologie*, die Folgerungen, die er aus dieser für die *Ontologie* zieht, sowie einige Kernthesen seiner *Erkenntnistheorie*. Deutlich werden soll vor allem seine Auffassung vom Wesen und von der Stellung des Einzelnen im Ganzen der Welt.

Philosophie- und ideengeschichtlich steht Ockhams Kosmologie im Kontext des mittelalterlichen Universalienstreits (siehe S. 71) und vor allem der scholastischen Diskussion um die Deutung des Verhältnisses von göttlichem Verstand und göttlichem Willen. Während nach der intellektualistischen Deutung des Dominikaners Thomas von Aquin der Wille an die Vernunft gebunden ist, betont die voluntaristische des Franziskaners Johannes Duns Scotus die Freiheit des göttlichen Willens.<sup>465</sup> Ockham radikalisiert die scotistische Deutung. Er geht aus von dem christlichen Glaubenssatz „Credo in Deum Patrem omnipotentem“<sup>466</sup> und setzt die Allmacht Gottes und seine Willensfreiheit absolut. Aus der Betonung der göttlichen Willensfreiheit ergibt sich bei Ockham die grundsätzliche Ablehnung *jeglicher* Form von rationalistischer<sup>467</sup> Kosmologie: Er lehnt sowohl die zu seiner Zeit

---

<sup>465</sup> Vgl. Arendt 1979: 108-140, Hochstetter 1927: 12, Müller & Halder 1971: 295, Rombach 1965: 81 f.

<sup>466</sup> Vgl. Ockham, QL VI, q. 6 / OTh IX: 604.

<sup>467</sup> Den Begriff *rationalistisch* verwende ich hier in weiterer Bedeutung: zur Bezeichnung der Auffassung, dass der Entstehung des Kosmos vernünftige Prinzipien zugrunde gelegen haben, an denen der Mensch Anteil hat, so dass der Kosmos eine vernünftige Ordnung aufweist, die für den Menschen grundsätzlich erkennbar ist. Als rationalistisch im engen Sinne werden die Ausprägungen bezeichnet,

vorherrschende universalienrealistische Auffassung ab, Universalien gehörten zum Wesen des Einzelnen und alles Einzelne sei somit ein Exemplar natürlicher Arten, als auch die verbreitete Annahme, die Welt sei ein rationales System, in dem jede natürliche Art oder gar jedes einzelne Geschöpf einen von Gott bestimmten, auf vernünftige Gründe zurückzuführenden 'Ort' hat. (Bekannt ist Ockham vor allem für seine Kritik am Universalienrealismus.)

Ich werde herausarbeiten, wie Ockham zu der Ansicht gelangt, die Welt sei von Gott erschaffen worden als eine beliebig große Menge beliebig beschaffener einzelner Geschöpfe, die in ihren wesentlichen Eigenschaften unabhängig voneinander sind und deren Wesen je qualitativ individuell ist. Die Welt ist nach dieser Ansicht – im Hinblick auf das Wesen und die Existenzgründe der Geschöpfe – ein aggregiertes System und Individualität ist solitär. (Als physisches System sieht Ockham die Welt als ein kausal determiniertes, interaktionistisches System an.)

## **7.1 Kritik rationalistischer Kosmologien**

### *'Unvollständigkeit' der Schöpfung*

Gemäß der zu Ockhams Zeit vorherrschenden christlichen Schöpfungslehre hat Gott aufgrund seiner Güte alles in der Welt gedanklich Mögliche verwirklichen wollen und aufgrund seiner Allmacht auch verwirklichen können. Diese Auffassung, die Lovejoy (1936/1993: 69) als „Prinzip der

---

die diese Auffassung beginnend mit Descartes' Theorie der Selbstgewissheit im Denken erhalten hat (neuzeitlicher Rationalismus).

Fülle“ bezeichnet und durch die Ideengeschichte verfolgt hat, geht wohl auf Platon zurück (vgl. ebd.: 37 ff.).<sup>468</sup> Dieser argumentiert im *Timaios*: Wenn das absolute, gute Wesen überhaupt etwas schaffen musste, unbegrenzte Schöpferkraft besitzt und als höchste Idee alle anderen Ideen umfasst, dann muss es als Demiurg von sämtlichen in der idealen Realität existierenden Ideen Abbilder in der sinnweltlichen Realität erschaffen haben. Die Sinnenwelt müsse also eine quantitativ vollständige, wenngleich qualitativ unvollkommene, Nachbildung der Ideenwelt sein. Das All müsse neben den unbelebten Dingen „die Gesamtheit der Gattungen des Lebendigen ... in sich schließen, wenn es vollkommen sein soll“ (Timaios 41).

Für Ockham steht die Annahme, Gott habe alles überhaupt Mögliche verwirklichen müssen, im Widerspruch zur göttlichen Willensfreiheit. Er fragt, „ob Gott irgend etwas machen kann, das er nicht macht und auch nicht machen wird“ (Sent.<sup>469</sup> I, d. 43, q. 1<sup>470</sup>), ob er also *nicht* alles das gemacht hat, was ihm möglich gewesen ist. Diese Frage könne man nur mit ja beantworten. Sonst würde man unterstellen, Gott habe die Totalität seiner Möglichkeiten ausgeschöpft. Dann sähe man ihn aber als eine nicht hinderbare Naturursache an,<sup>471</sup> „weil die nicht hinderbare Naturursache nur das machen kann, was sie macht oder machen wird“ (ebd.<sup>472</sup>). Die Schöpfung der Welt wäre dann ein Vor-

---

<sup>468</sup> Maula 1967 argumentiert dagegen, dass gemäß Platon nicht alle Ideen in der Sinnenwelt realisiert sind.

<sup>469</sup> Für den Nachweis der Zitate von Ockham verwende Abkürzungen. Bei wörtlichen Zitaten gebe ich als Quellenangabe hinter dem lateinischen Originaltext den Band und die Seite der von mir verwendeten Gesamtausgabe an, hinter der deutschen Übersetzung Namen, Kapitel usw. des zitierten Werks.

<sup>470</sup> „utrum Deus possit facere aliqua quae non facit nec faciet“ (OTh IV: 622).

<sup>471</sup> Spinoza vertritt später diese Ansicht.

<sup>472</sup> „Quia causa naturalis non impedibilis non potest facere nisi quod facit vel faciet“ (OTh IV: 622).

gang, der allein auf natürlicher Kausalität beruht und in dem die Gesamtheit der möglichen Wirkungen gesetzt wird, weil die nicht hinderbare Naturursache in ihren Wirkungen nicht durch andere Ursachen beschränkt wird.

Gott wegen seiner Allmacht als Naturursache zu interpretieren widerspricht für Ockham aber Gottes absoluter Freiheit, denn er definiert: „Ich nenne die Freiheit ein Vermögen, durch das ich in gleicher Weise gültig und zufällig eine Wirkung setzen kann, in dem Sinne, dass ich dieselbe Wirkung verursachen und auch nicht verursachen kann“ (QL I, q. 16<sup>473</sup>). Also folge aus seiner Willensfreiheit, „dass Gott etwas machen kann, das er nicht macht, weil eine freie Ursache als zufällig handelnde anders handeln kann, als sie handelt“ (Sent. I, d. 43, q. 1<sup>474</sup>). Die Willensfreiheit Gottes schließt also aus, dass er alles machen *musste*, was in seiner Macht lag.

Ockham folgert aus der Freiheit Gottes, dass er keine Naturursache sei kann und auch nur einen Teil seiner unendlichen Möglichkeiten realisiert hat: „Wenn er [Gott] eine Naturursache wäre, würde er entweder alles zugleich oder nichts hervorbringen; und von beidem ist klar, dass es offensichtlich falsch ist. Und somit ist es offensichtlich falsch, dass Gott Naturursache von dem ist, was von ihm verschieden ist“ (Sent. I, d. 43, q. 1<sup>475</sup>). „Vieles kann Gott machen, das er [aber] nicht machen will“ (QL VI, q. 1<sup>476</sup>). Ockham schließt also, dass Gott, da er nicht alles Mögliche verwirklichen musste, auch nicht alles Mögliche verwirklicht hat.

---

<sup>473</sup> „voco libertatem potestatem qua possum indifferenter et contingenter diversa ponere, ita quod possum eundem effectum causare et non causare“ (OTh IX: 87).

<sup>474</sup> „quod Deus potest facere aliqua quae non facit, quia causa libera contingenter agens potest facere aliter quam facit“ (OTh IV: 636 f.).

<sup>475</sup> „Sed si esset causa naturalis, vel omnia produceret simul vel nulla, quorum utrumque patet esse manifeste falsum. Et ideo manifeste falsum est Deus esse causam naturalem aliorum a se“ (OTh IV: 636).

<sup>476</sup> „multa potest Deus facere quae non vult facere“ (OTh IX: 586).



## *Grundlosigkeit der göttlichen Wahl*

Den Willen Gottes (und auch des Menschen) interpretiert Ockham als absolut autonomes Vermögen. Jede Beeinflussung durch ein anderes Vermögen schließt er aus. Willenshandlungen könnten, gleichgültig, aus welcher Perspektive man sie beurteile, nur als zufällig bezeichnet werden: „Man muss anerkennen, dass der Wille, wenn er verursacht, zufällig verursacht“ (Sent. I, d. 38, q. 1<sup>477</sup>). Gott besitze nicht nur einen freien, sondern auch einen allmächtigen Willen; seine Möglichkeiten seien also (anders als die des Menschen) nicht von Umständen abhängig, so dass Gottes Wille absolute, unbedingte Verfügungsgewalt besitze: „Alles Beliebige muss der göttlichen Macht zugeschrieben werden“ (QL VI, q. 6<sup>478</sup>). Der allmächtige Wille Gottes ist also vollständig ungebunden, *potentia absoluta*; die Schöpfung ist demnach das Ergebnis des unbeschränkten, unbegründeten göttlichen Willens, in dem alles gründet (Blumenberg 1974: 176 f.). Gottes Schöpfung sei somit nicht nur 'unvollständig', sondern die Auswahl der Möglichkeiten, die er realisiert habe; sie sei auch eine beliebige, denn für etwas willkürlich Entstandenes lasse sich kein Grund finden. Ockham bestreitet damit die Anwendbarkeit des *Prinzips des zureichenden Grundes* auf die Existenz und die Eigenschaften der einzelnen Geschöpfe und auf die Beschaffenheit der Schöpfung insgesamt – gleichgültig welche Art von Gründen geltend gemacht werden soll: „Alles das, was allein von Gottes Willen abhängt, der zufällig verursacht, kann weder bewiesen noch widerlegt werden, weder durch natürliche Vernunft noch durch die Autorität der Bibel“ (Sent. IV, q. 2 G<sup>479</sup>).

---

<sup>477</sup> „concedendum est quod voluntas, quando causat, contingenter causat“ (OTh IV: 579).

<sup>478</sup> „quodlibet est divinae potentiae attribuendum“ (OTh IX: 604).

<sup>479</sup> „illud quod solum dependet ex voluntate divina contingenter causante non potest probari vel improbari nec ratione naturali nec

Damit wendet Ockham sich sowohl gegen die Annahme, in der Welt herrsche eine logisch notwendige Ordnung (Averroisten, später Spinoza), als auch gegen die Annahme, Gott habe in der Welt aus moralischen Gründen eine bestimmte Ordnung und bestimmte Geschöpfe verwirklicht (Thomas von Aquin, später Leibniz). Ockham schließt im Hinblick auf die Schöpfung eine logisch notwendige Ordnung aus und hält es auch nicht für gerechtfertigt, eine, wie Leibniz es später nennt (siehe S. 413), hypothetisch notwendige Ordnung anzunehmen, die sich aus der göttlichen Güte ergibt. „Es kann nicht bewiesen werden, dass das Universum geordnet wird in Abhängigkeit von einem einzigen Prinzip“ (QLIV, q.2<sup>480</sup>). Vielmehr lege Gottes Allmacht das Gegenteil nahe.

Ockham widerspricht, als Konsequenz seiner voluntaristischen Gottesauffassung, der Annahme, die der Metaphysik von Platon über Aristoteles bis Thomas von Aquin zugrunde liegt: dass die Ordnung der Wirklichkeit und die Form des vernünftigen Denkens des Menschen aufeinander abgestimmt seien. Wie schon für Duns Scotus ist Gott auch für Ockham nicht „der Vollstrecker eines in sich konsistenten, die Evidenz seiner Einzigkeit vermittelnden idealen Weltplanes, dessen Idealität gerade bedeutet, daß jede Vernunft in ihm die verbindlichen Charaktere einer Welt überhaupt anerkennen und nachvollziehen muß, so daß produktive und theoretische Einsicht auf dieses Modell konvergieren“ (Blumenberg 1966: 108 f.).

Nach Ockham muss man annehmen, dass die Wirklichkeit nichts als derjenige beliebige, kontingente Ausschnitt voneinander unabhängiger Möglichkeiten ist, den Gott realisieren wollte. Gott habe erschaffen, was er erschaffen wollte. Jede

---

autoritate Bibliae“ (OTh VII: 28). Vgl. QL V, 15 / OTh IX: 540 f., SL III-2, c. 5.

<sup>480</sup> „non potest demonstrari quod universum ordinatur ad unum principem in dependendo“ (OTh IX: 308).

beliebige andere Welt wäre ebenso gut möglich gewesen: Weder lege Gott über seine Wahl Rechenschaft ab, noch stehe dem Menschen irgendein Kriterium zur Verfügung, anhand dessen er den Akt der Schöpfung beurteilen könnte.<sup>481</sup> Der Mensch könne folglich über die Erschaffung der Welt positiv nur aussagen, dass der göttliche Wille die reale Ursache der existierenden Dinge gewesen sein müsse. Gott habe zwar die Welt erlöst, indem er Jesus geopfert habe, aber dennoch könne nicht behauptet werden, dass Gott die Welt zum Wohle der Menschen eingerichtet hat; er könnte auch etwas anderes im Sinn gehabt haben. Gott ist nach Ockham nicht einmal an seine kontingente Wahl gebunden. Es sei nicht gewiss, dass die Welt bis zum Jüngsten Gericht existiere. Dass Gott die Welt erschaffen habe, schließe nicht aus, dass er sie zu einem beliebigen Zeitpunkt vernichten wolle: „Was auch immer Gott zufällig erschafft, das kann er zufällig vernichten, wann immer es ihm gefällt“ (Sent. I, d. 17, q. 1<sup>482</sup>). So wird „die Zeit zur Dimension schlechthinniger Ungewißheit ... der Identität des Subjekts, dem der Augenblick seiner Gegenwart keine Zukunft verbürgt“ (Blumenberg 1966: 121).

Mit dieser Kosmologie vollzieht Ockham die *Trennung von Glaube und Wissen*: Ein verstandesmäßiger Zugang zu Gott und eine verstandesmäßige Begründung des Glaubens sind ausgeschlossen. Neugier auf die Welt ist *theologisch* sinnlos, da das Wesen Gottes nicht aus den Eigenschaften der von ihm geschaffenen Welt abgeleitet werden kann. Die Wissenschaft kann in den Angelegenheiten der Religion nichts beitragen; das theologische Denken gründet allein im Glauben (*sola fide*): An Gottes Liebe kann nur geglaubt werden. Zugleich folgt, dass die Gewinnung von Wissen über die Welt von allen theologischen Bindungen befreit ist.

---

<sup>481</sup> Vgl. Duhem 1958: 389-391.

<sup>482</sup> „quidquid Deus contingenter creat, potest contingenter illud ad nihilare quandocumque placet sibi“ (OTh III: 453 f.).

## *Zweiwertige Logik: einzige Grenze göttlicher Willensfreiheit*

Gebunden sei Gott in seiner Willensfreiheit allerdings an das *Prinzip des ausgeschlossenen Widerspruchs*. Alles sei ihm möglich, außer dem, was eine Kontradiktion impliziere, wie zum Beispiel konträre substantielle oder akzidentelle Formen in demselben Individuum: „Alles jenes kann Gott machen, in Bezug auf dessen kennzeichnende Proposition jenem Sein und Werden kein Widerspruch folgt, und keine sich gegenseitig widersprechenden Prädikate eines und desselben Bezeichneten“ (Centiloquium 5, concl. C<sup>483</sup>). Genauso wenig könne Gottes Willensfreiheit bewirken, dass er in ein und demselben Augenblick etwas erschafft und nicht erschafft, denn dann widerspräche er sich selbst (Sent. I, d. 38, q. 1 / OTh IV, 580).

So ist das Prinzip des ausgeschlossenen Widerspruchs bei Ockham, wie schon bei Anselm von Canterbury und Duns Scotus, die unüberschreitbare Schranke der göttlichen Allmacht und die einzige Abgrenzung des Spielraums der Variabilität der möglichen Welten.<sup>484</sup>

## *Jedes Geschöpf ist einzeln gewollt, die Welt ein bloßes Aggregat*

Wenn Gott sich bei der Schöpfung nicht an irgendeiner universellen Ordnung ausgerichtet hat, dann hat er die Geschöpfe unabhängig voneinander erschaffen. Bei der Auswahl eines Geschöpfes kann es keine Rolle gespielt haben, zumindest keine Einschränkung der Wahlmöglichkeit bedeutet haben, welche Geschöpfe schon erschaffen waren oder

---

<sup>483</sup> „omne illud Deus potest facere, ad cuius propositionem significantem illud esse et fieri, non sequitur contradictio et praedicata sibi invicem contradicentia unius et eiusdem significati“ (lateinisch zitiert nach Hochstetter 1927: 15). Vgl. Baudry 1958: 116 f.

<sup>484</sup> Vgl. Blumenberg 1966: 120, Hochstetter 1927: 16, Knuuttila 1997: 474.

später noch erschaffen werden sollten. Man kann also annehmen, dass Gott die Existenz jedes Geschöpfes unabhängig von allen anderen beschlossen hat. Das heißt aber: Er hat jedes Geschöpf *einzel*n gewollt. Insofern ist jedes Geschöpf im Verhältnis zu allen anderen Geschöpfen absolut, eine *res absoluta*.<sup>485</sup>

Die Welt ist für Ockham zwar eine Einheit, aber diese Einheit besteht nur in der Koexistenz dieser absoluten Dinge; „außer diesen absoluten Teilen gibt es nichts“ (Sent. I, d. 30, q. 1<sup>486</sup>). Die Welt ist kein zweckhaftes Ganzes, keine individuelle Mannigfaltigkeit bestimmter Geschöpfe, die nach einem Prinzip ausgewählt wurden, sondern eine beliebig zusammengesetzte Menge von Einzeldingen, die in ihrem Existenzgrund und ihrem Wesen unabhängig voneinander sind. Die Ordnung der Welt besteht in den wechselseitigen (veränderlichen) Lagebeziehungen der Einzeldinge, in nichts sonst: „Ich sage, dass die Ordnung und die Einheit des Universums kein [zusätzlich zu den absoluten Dingen] zu berücksichtigender Aspekt ist, gewissermaßen ein Band, das die im Universum angeordneten Dinge miteinander verbindet, als wenn jene Körper nicht geordnet wären und das Universum in Wirklichkeit nicht eines wäre ohne diesen Aspekt ... Sondern die Ordnung enthält allein die absoluten Dinge selbst, die zahlenmäßig nicht ein einziges Ding ausmachen, bei denen eines von demselben Ding mehr entfernt ist und ein anderes weniger ... , so, dass zwischen einigen Dingen ein Zwischending ist und zwischen anderen nicht“ (QL VII, q. 8<sup>487</sup>).

---

<sup>485</sup> QL VI, q. 15 / OTh IX: 636, QL VII, q. 877 / OTh IX: 726-730.

<sup>486</sup> „praeter illas partes absolutas nulla res est“ (OTh IV: 317).

<sup>487</sup> „dico quod ordo et unitas universi non est quidam respectus, quasi quoddam ligamen ligans corpora ordinata in universo ad invicem, quasi illa corpora non essent ordinata nec universum vere esset unum sine tali respectu... Sed ille ordo importat solum ipsa absoluta quae non faciunt unam rem numero, inter quae unum ab eodem plus distat et aliud minus ... , ita quod inter aliqua sit medium et inter aliqua non“ (OTh IX: 728 f.). Vgl. Baudry 1958: 163.

Vielheiten von Einzelnen, die mehr sind als Aggregate, kommen in Ockhams Ontologie nicht vor: Alle Dinge seien entweder einfach oder zusammengesetzt, und ein zusammengesetztes Ding (*res composita*) sei eins durch Aggregation (*unum aggregatione*) (Sent. I, d. 2, q. VI / OTh II, 196).

### *Theologische begründeter Ausschluss universeller Urbilder*

Ockhams theologisch begründete Kosmologie verbietet es zu meinen, Gott sei bei der Erschaffung der Dinge an Urbilder oder Ideen gebunden gewesen. Daraus ergibt sich Ockhams Position im Universalienstreit. Sein entscheidendes Argument gegen den Universalienrealismus ist ein theologisches: Die Annahme von Universalien sei unvereinbar mit dem strikten Begriff einer Schöpfung aus dem Nichts, die aufgrund von Gottes Allmacht angenommen werden müsse.

Die Annahme der *creatio ex nihilo* gehört zu den Grundfassungen der christlichen Theologie. Dass die Schöpfung der Welt als Werk Gottes absolut voraussetzungslos gewesen sei, hat die christliche Theologie den griechischen Kosmologien entgegengestellt, die von dem Grundsatz des Melissos' ausgehen, aus nichts könne unmöglich etws werden (*ex nihilo nihil fit*). Die Theorie der *creatio ex nihilo* bedeutet, dass Gott für seine Schöpfung keines präexistierenden Materials bedurfte. Von Augustinus wird der „biblische Schöpfergott ... zum allmächtigen Wesen gesteigert, und die Ausschaltung der Gnosis erforderte, der Materie ihre dualistische Vorgegebenheit zu nehmen und sie in die Einheit der Schöpfung aus dem Nichts einzubeziehen“<sup>488</sup> (Blumenberg 1974: 152).

---

<sup>488</sup> Zur Theorie der *creatio ex nihilo* in der jüdischen bzw. christlichen Theologie vgl. Scholem 1970: 53-89, Stubenrauch 2001, Tillich 1956: 291 f. u. vor allem May 1978.

Für Ockham ergibt sich aber eine noch weitergehende Konsequenz aus dem Begriff der *creatio ex nihilo*: Gott konnte in seiner Allmacht bei der Schöpfung auch deswegen nicht an universelle Ideen gebunden gewesen sein, die als Urbilder vor den Dingen existiert haben, weil er dadurch auf die Erschaffung bestimmter Typen von Dingen eingeschränkt gewesen wäre. Ebenso wenig könne angenommen werden, Gott habe *mehrere* Dinge als Abbilder *einer* von ihm selbst erzeugten Idee<sup>489</sup> erschaffen: „Wenn diese Meinung [dass der Schöpfung ideale Urbilder zugrunde liegen] wahr wäre, dann könnte kein Individuum (b) erschaffen werden, wenn ein anderes (a) bereits existierte, denn (b) würde nicht aus dem Nichts erschaffen, wenn das Universale, das in ihm ist, zuerst in anderem (a) war“ (SL I, c. 15 / OPh I: 51<sup>490</sup>). Es gebe also im Denken Gottes „nur Ideen von Einzeldingen ('*ideae ... sunt singularium et non specierum*')“ (Eisler 1912: 511).

Weil die absolute Macht bei der Hervorbringung jedes Geschöpfes originär gewesen sein muss, können der Erschaffung der Dinge keine allgemeinen Ideen zugrunde gelegen haben, gleichgültig, ob man diese als Gott vorgegeben oder als von ihm selbst erschaffen ansieht. Nur so ist für Ockham ausgeschlossen, dass Gott durch die Erschaffung eines bestimmten Geschöpfes seine Macht einschränkt, weil das, was an den weiteren Geschöpfen mit diesem spezifisch identisch ist, nur noch Wiederholung wäre. „Im Begriff der *potentia absoluta* ist aber die Unendlichkeit des Möglichen impliziert, und das macht die Deutung des Individuellen als Wieder-

---

<sup>489</sup> Ockham schreibt Gott das Vermögen zu, Ideen selbst zu erschaffen: „Ideen sind in Gott nicht in subjektiver und in wirklicher Weise, sondern sie sind in ihm selbst nur in objektiver Weise [das heißt als Vorstellungen], so wie von ihm selbst Erkanntes, weil selbst die Ideen von Gott produzierbare Dinge sind“ / „*ideae non sunt in Deo subiective et realiter, sed tantum sunt in ipso obiective tamquam quaedam cognita ab ipso, quia ipsae ideae sunt ipsaemet res a Deo producibiles*“ (Sent. I: d. 35, q. 5 / OTh IV: 493).

<sup>490</sup> Zitiert nach Texte: 69.

holung eines Universellen sinnlos. Schöpfung soll nun bedeuten, jedes Seiende entstehe so aus dem Nichts, daß es auch hinsichtlich seiner begrifflichen Bestimmtheit noch nicht da war“ (Blumenberg 1974: 177).

Die Erschaffung mehrerer Abbilder eines Urbildes war für Thomas von Aquin denkbar und als gegeben anzunehmen, auch wenn dadurch nichts zur Vollkommenheit der Welt beigetragen werden konnte;<sup>491</sup> für Ockham aber steht sie im Widerspruch zur göttlichen Allmacht. Ockhams Begriff der göttlichen Allmacht ist demnach insofern 'normativ', als sie den göttlichen Willen verpflichtet, immer Neues zu schaffen.

Wenngleich Ockham meint, der Erschaffung der Welt könnten keine allgemeinen Ideen zugrunde gelegen haben, schließt er nicht aus, dass sich an den erschaffenen Dingen Eigenschaften wiederholen. Er nimmt durchaus an, dass es reale Ähnlichkeiten zwischen verschiedenen Individuen gibt und somit Dinge, die im Denken Allgemeinbegriffen subsumiert werden können. (Zu Ockhams Theorie der Ähnlichkeit siehe S. 380, zu seiner Suppositionstheorie der Allgemeinbegriffe siehe S. 384.)

Aber dass Wiederholungen aufträten, folge nicht aus der Ableitung des Einzelnen von ideellen Urbildern, sondern nur daraus, dass Ähnlichkeiten nicht ausgeschlossen seien, wenn Gott jedes Ding unabhängig von allen anderen erschafft: „Ein Individuum irgendeiner Art (species) kann von Neuem geschaffen werden, in welchem Maße auch immer Individuen derselben Art fortbestehen, die früher geschaffen oder

---

<sup>491</sup> „Obgleich nun ein Engel, für sich betrachtet, mehr ist als ein Stein, so sind dennoch zwei Wesen verschiedener Art besser als von nur einer Art; und daher ist eine Welt, die Engel und andere Dinge enthält, besser als eine, in der es nur Engel gibt; denn die Vollkommenheit der Welt wird durch die Mannigfaltigkeit der Arten erreicht, welche die verschiedenen Stufen des Guten einnehmen, und nicht durch die Vervielfältigung von Einzelwesen einer einzigen Art“ (Thomas, SgH III: 71 zitiert nach Lovejoy 1993: 98).



hervorgebracht worden sind; aber die Erschaffung geschieht absolut aus dem Nichts, so, dass nichts Wesentliches und Innerliches der Sache im realen Sein absolut vorhergeht; also gibt es keine unveränderte Sache, die in irgendeinem Individuum vorher schon da ist vor der Essenz dieses neu geschaffenen Individuums, denn wenn das so wäre, ginge irgend etwas Wesentliches dieser Sache voraus, und [das Wesentliche] würde folglich nicht geschaffen. Also gibt es kein Allgemeines in Bezug auf das Sein dieser Individuen, denn wenn das so wäre, würde jenes [Allgemeine] vor jedem Individuum existieren, nachdem das erste [Individuum] hervorgebracht wurde, und folglich würde alles Hervorgebrachte nach dem ersten Hervorgebrachten nicht geschaffen, weil es nicht aus Nichts wäre“ (Sent. I, d. 2, q. 4<sup>492</sup>).

### *Logische begründeter Ausschluss von Universalien*

Die Position des Universalienrealismus ist für Ockham nicht nur theologisch, sondern auch logisch ausgeschlossen: „Es kann mit Evidenz aufgewiesen werden, daß kein Universale eine extramentale Substanz ist“ (SL I, c. 15 / OPh I: 50<sup>493</sup>). Seine Beweisführung mit Mitteln der Logik hat deshalb eine große Bedeutung für Ockham, weil die theologische Argumentation gegen den Universalienrealismus eine unbeweis-

---

<sup>492</sup> „individuum alicuius speciei potest creari de novo quantumcumque maneat alia individua eiusdem speciei prius creata vel producta; sed creatio est simpliciter de nihilo, ita quod nihil essenziale et intrinsecum rei simpliciter praecedat in esse reali; igitur nulla res non variata praesistens in quocumque individuo est de essentia istius individui de novo creati, quia si sic, aliquid essenziale isti rei praecederet, et per consequens non crearetur. Igitur non est aliqua res universalis de essentia istorum individuorum, quia si sic, illa praesisteret omni individuo post primum productum, et per consequens omnia producta post primum productum non crearentur, quia non essent de nihilo“ (OTh II: 115 f.).

<sup>493</sup> Zitiert nach Texte: 67.

bare Prämisse habe: „Ich sage, dass nicht bewiesen werden kann, dass Gott allmächtig ist, sondern es wird allein durch den Glauben festgehalten“ (QL I, q. 1<sup>494</sup>).

In seiner logischen Kritik konzentriert sich Ockham auf den gemäßigten Universalienrealismus, da ein radikaler Universalienrealismus kaum noch vertreten werde (Sent. I, d. 2, q. 7 / OTh II: 225). Auf seine sehr diffizile, verschiedene Varianten des gemäßigten Universalienrealismus berücksichtigende Argumentation möchte ich hier nicht im Einzelnen eingehen,<sup>495</sup> sondern nur ihr Prinzip deutlich machen.

Für Ockham führt die Annahme real existierender Universalien zu einem logischen Widerspruch: Die Vertreter eines gemäßigten Universalienrealismus sehen Universalien wie Art- und Gattungsbegriffe als metaphysische Bestandteile der Einzeldinge an. Weil es verschiedene Einzeldinge einer Art geben soll, folgern sie, dass für Einzeldinge ein allgemeines Prinzip und zugleich ein individuierendes Prinzip konstitutiv sind, wobei darüber gestritten wird, was das individuierende Prinzip sei<sup>496</sup> und in welchem Verhältnis das universelle und das individuierende Prinzip zueinander stünden.<sup>497</sup> (Adams 1987: 14-16)

---

<sup>494</sup> „dico quod non potest demonstrari quod Deus sit omnipotens, sed sola fide tenetur“ (OTh IX: 11).

<sup>495</sup> Das hat zwei Gründe: Erstens erscheint mir die Wiedergabe der relativ komplizierten Argumentation (siehe Adams 1987: 13-69) zu speziell für diese Arbeit. Zweitens ist Ockhams Argumentation logisch nicht schlüssig (Adams 1987: 64, Loux 2005: 55), so dass zudem noch zu erläutern wäre, wie sie gerade deshalb signifikant für Ockhams Position ist.

<sup>496</sup> Manche sehen wie Aristoteles eine völlig unbestimmte Materie (*materia prima*) als individuierendes Prinzip an, andere, z. B. Thomas von Aquin, eine quantitativ bestimmte Materie (*materia quantitate signata*) und Duns Scotus ein formales Prinzip: die Dieseinzigkeit (*haecceitas*).

<sup>497</sup> Ockham unterscheidet die Annahme wirklicher, formaler und nur im Denken bestehender Unterschiedenheit von allgemeinem und individuierendem Prinzip (Sent. I: d. 2, q. 7 / OTh II: 225 f.).

Ockhams Kritik aller konkurrierenden Varianten des gemäßigten Universalienrealismus mündet darin, dass er einen Verstoß gegen das Prinzip des ausgeschlossenen Widerspruchs konstatiert: Es würden *einem* Ding kontradiktorische Eigenschaften zugeschrieben (ebd.: 68).

## 7.2 Ontologische Folgerungen

### *Das Einzelne als Einheit von partikularer Form und partikularer Materie*

Seine logische Kritik am gemäßigten Universalienrealismus führt Ockham zu derselben These wie seine theologische Kritik rationalistischer Kosmologien: Die Annahme, dass der Existenz irgendeines Geschöpfes Universalien zugrunde liegen, sei unzulässig. Aus theologischen Gründen könne nicht angenommen werden, dass Universalien existieren, aus logischen Gründen sei es ausgeschlossen, dass *ein* Ding durch ein allgemeines *und* durch ein individuierendes Prinzip konstituiert ist. Folglich müsse jedes extramentale sinnliche Seiende in seinem Wesen *ausschließlich oder vollständig singular* sein: „Ich sage ... , dass kein Ding außerhalb der Seele universell ist, weder durch sich selbst noch durch etwas Hinzugefügtes – sei dieses real oder rational –, noch durch irgendeine Art und Weise, durch die es betrachtet oder erkannt wird“ (Sent. I, d. 2, q. 7<sup>498</sup>). Alle Dinge seien nicht nur numerisch, sondern in jeder Hinsicht singular: „Es muss also

---

<sup>498</sup> „dico ... quod nulla res extra animam, nec per se nec per aliquid additum, reale vel rationis, nec qualitercumque consideretur vel intelligatur, est universalis“ (OTh II: 248 f.).

unbezweifelbar festgehalten werden, dass jede beliebige vorstellbare Sache, die existiert, aus sich heraus, ohne dass irgend etwas hinzugefügt ist, singular und zahlenmäßig eine ist“ (Expos. Porphyrii, Prooem.<sup>499</sup>).

Da jedes Ding aus sich heraus einzeln sei, brauche kein dem Wesen der Dinge äußerliches individuierendes Prinzip angenommen zu werden, um ihre qualitative Individualität zu erklären: „Auch muss keine Ursache der Individuation gesucht werden ... , sondern vielmehr müßte ein Grund gesucht werden, wie es möglich ist, dass etwas gemeinsam und allgemein ist“ (Sent. I, d. 2, q. 6 Q<sup>500</sup>).

Alles materielle Einzelne bestimmt Ockham als Verbindung einer *partikularen* Form mit einer *partikularen* Materie: „Was auch immer als vorstellbares Substanzielles in Sokrates existiert, ist entweder eine partikulare Materie oder eine partikulare Form oder etwas aus diesen Zusammengesetztes. Und deshalb kann man sich nicht vorstellen, dass es in Sokrates Menschentum oder menschliche Natur gibt, die unterschieden ist von Sokrates – auf welche Weise auch immer –, und der eine individuelle Unterscheidung hinzugefügt würde, die jene Natur beschränkt“ (SL I, c. 16<sup>501</sup>). Entsprechend heißt es später beim neuzeitlichen Empiristen John Locke: „All things that exist being particulars“ (Essay, III, 3, § 1).

---

<sup>499</sup> „Est autem tenendum indubitanter, quod quaelibet res imaginabilis existens est de se sine omni addito res singularis et una numero“ (OPh II: 11, lateinisch zitiert nach Imbach 1984c: 169). Vgl. Ockham, Sent. I: d. 2, q. 6 P / OTh II: 196, SL I, c. 66 / OPh I: 204. Vgl. auch Eisler 1904: 505 f., Prantl 1997: III, 359 f.

<sup>500</sup> „nec est quaerenda aliqua causa individuationis ... , sed magis esset quaerenda causa quomodo possibile est aliquid esse commune et universale“ (OTh II: 197).

<sup>501</sup> „in substantia particulari nihil est substantiale penitus nisi forma particularis et materia particularis vel aliquid compositum ex talibus. Et ideo non est imaginandum quod in Sorte sit humanitas vel natura humana distincta a Sorte quocumque modo, cui addatur una differentia individualis, contrahens illam naturam“ (OPh I: 56 f.).

## *Das Einzelne als kontingentes Aggregat von Eigenschaften*

Die Beliebigkeit der göttlichen Wahl bezieht Ockham auch auf die Kombinationen von Eigenschaften, die Gott mit der Erschaffung der einzelnen Dinge realisiert habe. Er hält zwar an der traditionellen Auffassung fest, dass natürlicherweise eine Substanz die Trägerin von Eigenschaften sein müsse, aber es gibt seines Erachtens kein Prinzip in den Dingen, das den Zusammenhang der Eigenschaften bedinge, und auch die Eigenschaften selbst erforderten sich nicht gegenseitig. Gott sei durch keine Gründe auf bestimmte Kombinationen von Eigenschaften festgelegt, er könne Akzidenzien beliebig miteinander kombinieren: „Gott kann ein Akzidens verwirklichen, ohne eine vermittelnde Substanz. Also kann er jederzeit ein Akzidens ohne ein anderes verwirklichen“ (Sent. II, q. 4<sup>502</sup>). Die verschiedenen Eigenschaften eines Einzelnen hätten im Verhältnis zueinander ebenso absoluten Charakter wie die verschiedenen Einzeldinge. Das 'Wesen' eines Dinges sei – wie die Einheit der Welt – nichts weiter als das faktische Beisammensein von Eigenschaften, das allein aus Gottes absoluter Willensentscheidung resultiere. Die Akzidenzien bildeten eine Einheit nur, weil Gott zufällig gewollt habe, dass sie an *einer* Substanz vorkämen, nicht aber, weil sie in einem inneren Zusammenhang miteinander stünden.<sup>503</sup> Die einzige Einschränkung der göttlichen Wahl von Eigenschaftskombinationen bzw. der Unabhängigkeit der Eigenschaften sei, dass kontradiktorische Eigenschaften als gleichzeitige Eigenschaften *eines* Dinges ausgeschlossen seien.

---

<sup>502</sup> „Deus potest facere accidens sine substantia media in ratione effectus. Igitur potest facere quodcunque accidens sine alio in ratione effectus“ (OTh V: 66).

<sup>503</sup> Ockham (SL I: c. 35, p. 62) nimmt aber unter den natürlichen Dingen Ganzheiten (*totum*) an, die mehrere Teile einschließen, ohne die sie nicht existieren können. Zum Beispiel könne ein Mensch nicht ohne intellektuelle Seele existieren. (Baudry 1958: 272)

Entsprechend interpretiert Ockham die Veränderung von Dingen als Prozess der Entfernung oder Hinzufügung von Teilen.<sup>504</sup> An die Stelle der aristotelischen Auffassung, jedes natürliche Ding sei wesentlich bestimmt durch ein im Wandel beharrendes und den Wandel bewirkendes teleologisches Formprinzip, tritt bei Ockham die Auffassung, jedes Ding sei nicht durch mehr als die jeweilige Kombination seiner Eigenschaften charakterisiert, die sich nach kausalen Prinzipien verändere und sich grundsätzlich beliebig verändern könne.<sup>505</sup>

### *Ähnlichkeit als reale, aber nur zweistellige Relation*

Wenngleich Ockham die Existenz von Universalien außerhalb des Denkens leugnet, stimmt er mit seinen universalienrealistischen Gegnern darin überein, dass bestimmte Dinge reale Ähnlichkeit aufweisen. Er lehnt zwar die Auffassung der Vertreter eines gemäßigten Universalienrealismus ab, die im Anschluss an Boethius der Ansicht sind, zwei Sachen könnten nur wirklich ähnlich sein, wenn sie eine (metaphysische) Komponente gemeinsam hätten. Doch folgt für ihn aus dem Ausschluss der extramentalen Existenz von Universalien nicht, dass Ähnlichkeit eine verstandesmäßige subjektive Relation sein müsse, die beliebig im Denken festgesetzt wird. Eine verstandesmäßige Relation (*relatio rationis*) liegt nach Ockham vor, wenn zwei Dinge nur dann in einer Relation stehen, wenn irgendeine Aktivität des Verstandes sie in diese Relation setzt (Sent. I, d. 30, q. 5 / OTh IV, 385 f.).<sup>506</sup> Ockham kann diese Position vertreten, weil er Ähnlichkeit *nicht* als dreistellige Relation zwischen zwei Dingen und einem Dritten interpretiert, wobei das Dritte in einer

---

<sup>504</sup> Vgl. Adams 1987: 697-740.

<sup>505</sup> Vgl. Hochstetter 1927: 179.

<sup>506</sup> Zu Ockhams Unterscheidung zwischen realen, verstandesmäßigen und potenziellen Relationen (*relatio realis*, *rationis* und *potentialis*) siehe Adams 1987: 112 f., Baudry 1958: 230-233.

allgemeinen Natur bestehen soll, die beiden gemeinsam sein und die Ähnlichkeit begründen soll. Vielmehr interpretiert er Ähnlichkeit als *zweistellige* oder, in Duns Scotus' Terminologie, als *intrinsische Relation*, weil sie unmittelbar durch zwei Dinge gegeben sei: Die Existenz der Relata sei logisch hinreichend dafür, dass die reale Relation der Ähnlichkeit besteht.<sup>507</sup> Wenn beispielsweise Sokrates und Platon beide weiß sind, dann sei Sokrates Platon ähnlich, weil Sokrates weiß ist und Platon weiß ist; ein Platon und Sokrates gemeinsames Drittes, die Universalie 'Weißheit', lehnt Ockham als Grund für die Ähnlichkeit ab. Redet man genau im Sinne von Ockham, darf man deshalb nicht sagen, Sokrates und Platon stimmten in irgendeiner *anderen* Sache überein, sondern man muss sagen, sie stimmten in und durch *sich selbst* überein (*seipsis*) (Adams 1987: 111).

Genauso wenig wie die Existenz einer Universalie hält Ockham eine Tätigkeit des Verstandes für erforderlich, damit Ähnlichkeit zwischen zwei Dingen bestehe; dann wäre Ähnlichkeit keine reale, sondern eine verstandesmäßige Relation: „Ich sage, ... 'Ähnlichkeit' wird gleichsam eine wirklich vorhandene Beziehung deswegen genannt, weil ein Weißes aus der Natur der Sache heraus einem zweiten Weißen ähnlich ist; und dazu, dass eines einem anderen ähnlich ist, trägt der Intellekt nicht mehr bei, als er dazu beiträgt, dass Sokrates weiß ist oder dass Platon weiß ist ... Die Ähnlichkeit wird gleichsam eine wirkliche Beziehung genannt, nicht, weil sie irgendeine einzelne Sache ist und verschieden von anderen, sondern weil sie wahre Sachen einführt, in Bezug auf die der Intellekt nichts dazu beiträgt,

---

<sup>507</sup> „In this way, Ockham removes all need for entities in seven of the traditional Aristotelian ten categories; all that remain are entities in the categories of substance and quality, and a few entities in the category of relation, which Ockham thinks are required for theological reasons pertaining to the Trinity, the Incarnation and the Eucharist, even though our natural cognitive powers would see no reason for them at all“ (Spade 2002a).

dass eine [Sache] der anderen ähnlich ist und umgekehrt“ (Sent. I, d. 30, q. 5<sup>508</sup>). Die Ähnlichkeit bestehe unabhängig davon, ob die Dinge im Denken verglichen oder bezeichnet würden. Deshalb sei es eine logische Notwendigkeit, dass mit zwei weißen Dingen zugleich Ähnlichkeit existiere. An diese Logik der Ähnlichkeit sei auch Gott gebunden, da auch absolut freies, allmächtiges Erschaffen nicht logisch widersprüchlich sein könne: „[Der Ausdruck] Ähnlichkeit benennt nichts anderes als zwei weiße [Individuen] oder er bezeichnet ein Weiß-Sein, indem es das andere [Weiß-Sein] mit kennzeichnet. Und daraus folgt, dass Gott nicht zwei weiße Dinge erzeugen kann, wenn sie nicht ähnlich sind, weil Ähnlichkeit als eben diese zwei [Individuen] da ist“ (Sent. II, q. 1<sup>509</sup>). Ähnlichkeit könne also nicht einmal durch Gottes allmächtigen Willen negiert werden, da sie, solange die Relata existierten, logisch zwingenden Charakter besitze.

---

<sup>508</sup> „dico ... sicut 'similitudo' dicitur relatio realis propter hoc quod unum album ex natura rei est simile alteri albo, et ad hoc quod unum sit simile alteri non plus facit intellectus quam facit ad hoc quod Sortes sit albus vel quod Plato sit albus ... Sicut similitudo dicitur relatio realis, non quia sit aliqua una res alia ab aliis, sed quia importat veras res circa quas nihil facit intellectus ad hoc quod una sit similis alteri et e converso“ (OTh IV: 384 f.).

<sup>509</sup> „Exemplum: similitudo non dicit aliud nisi duo alba vel significat unam albedinem connotando aliam. Et ex hoc sequitur quod Deus non potest facere duo alba nisi sint similia, quia similitudo est ipsa duo alba“ (OTh V: 9; vgl. ebd.: 35).



### 7.3 Erkenntnistheorie

Welche Erkenntnismöglichkeit hat der Mensch, wenn die Welt kontingent ist und nicht angenommen werden kann, dass sie mit der Struktur des menschlichen Verstandes übereinstimmt? Welchen ontologischen Status haben Allgemeinbegriffe, wenn alles seinem Wesen nach absolut einzeln ist? Wie Ockham diese beiden Fragen beantwortet, möchte ich im Folgenden darlegen.

#### *Intuitive Erkenntnis des Einzelnen*

Als die Grundlage aller Erkenntnis der Außenwelt sieht Ockham die Sinneswahrnehmung an. Darin stimmt er mit den gemäßigten Universalienrealisten überein. Das einzelne Ding ist für ihn ein äußerer Reiz, der kausal die Sinneswahrnehmung eben dieses Dinges in seiner Singularität hervorbringt. Der Sinneswahrnehmung folgt aber nicht die Erkenntnis des Artbegriffs durch Abstraktion, wie die gemäßigten Universalienrealisten behaupten. Vielmehr folgt ihr die Erkenntnis des Einzelnen in seiner qualitativen Individualität durch intellektuelle Intuition: „Dasselbe Einzelne, das zuerst vom Sinne erfaßt (*sentitur*) [und dann vom inneren Sinn vorgestellt] wird, wird als solches und unter der gleichen Bestimmtheit zuerst vom Intellekt intuitiv erkannt ... , denn es gehört zum Wesen einander zugeordneter Vermögen, daß alles, was ein niedrigeres Vermögen kann – und unter der gleichen Bestimmtheit –, auch in der Macht des höheren steht“ (Sent. I, d. 3, q. 6<sup>510</sup>). In einem Einzelbegriff, dem Eigennamen (*conceptus proprius*) des Dinges, werde dieses in seiner qualitativen Individualität repräsentiert: „Deshalb

---

<sup>510</sup> Zitiert nach Texte: 177.

sage ich, dass der Intellekt das Singuläre intuitiv erkennt, wie es hier und jetzt ist“ (Sent. II, q. 13<sup>511</sup>). Der Mensch könne also die Einzeldinge nicht bloß sinnlich, sondern ebenso auch mit dem Verstand erkennen.

Durch die Intuition seien dem Menschen evidente Urteile über die Welt möglich, obwohl alle Dinge kontingent seien. Eine von Gott erschaffene Übereinstimmung von Weltordnung und menschlichem Verstand könne nicht als Grundlage für Erkenntnis angesehen werden, wohl aber die Wahrnehmbarkeit der Einzeldinge und die Angemessenheit der mentalen Begriffe für die Erkenntnis der kontingenten Vielzahl der Einzelnen und ihrer Eigenschaften. Ockham vertritt, wenn gleich er die ontologische Differenz zwischen Sein und Denken betont, einen *Realismus intellektueller und sinnlicher Erkenntnis*. Diesen gründet er in der Annahme einer Kausalbeziehung zwischen dem Objekt und seiner intuitiven Erkenntnis.

### *Suppositionstheorie des Allgemeinbegriffs*

In welchem Verhältnis stehen nun die allgemeinen Begriffe des Denkens zu den Einzeldingen, bzw. wie gelangt man von der intuitiven Erkenntnis einzelner Dinge zu den allgemeinen Begriffen des Denkens? Um diese Frage zu beantworten, entwickelt Ockham – da die universalienrealistische Abbildtheorie für die Erklärung ausgeschlossen ist – eine neuartige Theorie: die Theorie der konfusen Erkenntnis und der Supposition von Begriffen.

Die menschliche Wahrnehmung erfasse ein Ding nicht mit allen seinen Merkmalen. Jedes Ding – Ockham nennt Gifte als Beispiel – besitze Merkmale, die der Sinneswahrnehmung entzogen seien. Sei die sinnliche Wahrnehmung unvollstän-

---

<sup>511</sup> „Ideo dico, quod intellectus cognoscit intuitive singulare ut hic et nunc“ (OTh V: 284). Vgl. Sent. I: Prol., q. 1, art. 1 / OTh I: 31.

dig, dann sei es auch die intuitive Erkenntnis, weil diese auf jener basiere: „Man muß allerdings beachten, daß es manchmal wegen der Unvollkommenheit der intuitiven Erkenntnis ... vorkommen kann, daß keine oder wenige kontingente Wahrheiten eines derart intuitiv erkannten Dinges erkannt werden können“ (Sent. I, Prol., q. 1, art. 1 / OTh I: 33<sup>512</sup>). Eine unvollständige intuitive Erkenntnis des Intellekts nennt Ockham *konfuse Erkenntnis (intellectio confusa)*.

Er sagt nun, dass „durch solche konfuse Erkenntnis die *singulären* Dinge erkannt werden, die außerhalb [des Verstandes] sind“ (Expos. Periherm. I, Prooem., § 6,<sup>513</sup> Herv. T. K.), aber „gleichsam bedeutet eine konfuse Erkenntnis von einem Menschen zu haben nichts anderes als ein Denkvermögen zu haben, durch das der eine Mensch nicht besser als der andere begriffen wird und dennoch [bedeutet es], dass durch solches Denken besser ein Mensch als ein Esel erkannt oder begriffen wird. Und dies bedeutet nichts anderes, als dass solches Denken durch irgendeine Art von Gleichstellung (*assimilatio*) mehr einem Menschen gleichkommt als einem Esel, und nicht mehr diesem Menschen als jenem. Und demgemäß scheint man folgerichtig sagen zu müssen, dass durch solch konfuses Denken unendlich vieles [Einzelnes] erkannt werden kann. ... So könnte also gesagt werden, dass dieselbe Erkenntnis von unendlich vielem sein kann, doch wird sie nicht eine Erkenntnis sein, die eigentümlich für irgendeines von jenen [unendlich vielen Einzelnen] ist, und durch jene Erkenntnis kann auch nicht eines vom anderen unterschieden werden, und das [ist so] wegen irgendeiner speziellen Ähnlichkeit dieser Erkenntnis mit jenen Individuen und nicht mit anderen“ (ebd.<sup>514</sup>). Konfuse Erkenntnis treffe also auf mehrere Einzel-

---

<sup>512</sup> Zitiert nach Texte: 151.

<sup>513</sup> „tali intellectione confusa intelliguntur res singulares extra“ (OPh II: 355).

<sup>514</sup> „sicut habere intellectionem hominis confusam non est aliud quam habere unam cogitationem qua non magis intelligitur unus homo quam alius, et tamen quod tali cogitatione magis cognoscitur sive intelligitur

dinge zu, nämlich auf alle diejenigen, die sich in den erkannten Merkmalen ähnlich seien. Sie sei deshalb eine allgemeine Erkenntnis, weil sie sich auf mehrere Einzeldinge beziehe, und ihre Begriffe seien Allgemeinbegriffe, da sie für mehrere Dinge supponieren könnten.

Mit seiner Theorie der Supposition und der Allgemeinbegriffe widerspricht Ockham nicht nur den Vertretern eines (gemäßigten) Universalienrealismus, sondern auch den Vertretern eines radikalen Nominalismus wie Roscelin und Abelard. Während diese eine bloß laut- (*flatus vocis*) und schriftsprachliche Existenz von Universalien behaupten, nimmt Ockham an, dass Universalien auch als Inhalte des Denkens vorhanden sind: Das Allgemeine sei ein „Begriff des Verstandes, der univok<sup>515</sup> mehrere Einzeldinge bezeichnet“ (o. O.<sup>516</sup>). Deshalb wird Ockhams Position manchmal auch als *Konzeptualismus* statt als Nominalismus bezeichnet (oder aber es wird innerhalb des Nominalismus zwischen Konzeptualismus und Vokalismus unterschieden). Da nach Ockham „die Allgemeinbegriffe ohne Mitwirkung von Intellekt und Willen auf natürliche Weise durch die ihrerseits vom äußeren Gegenstand bewirkte intuitive Einzelerkenntnis verursacht werden<sup>517</sup> ... [und] das substantielle Wesen der

---

homo quam asinus. Et hoc non est aliud quam quod talis cogitatio aliquo modo assimilationis magis assimilatur homini quam asino, et non magis isti homo quam illi. Et secundum illud videtur consequenter dicendum quod tali cogitatione confusa possunt infinita cognosci. ... Sic igitur posset dici quod eadem cognitio potest esse infinitorum, non tamen erit cognitio propria alicui illorum, nec ista cognitione potest unum distingui ab alio, et hoc propter aliquam similitudinem specialem istius cognitionis ad individua illa et non alia“ (OPh II: 355).

<sup>515</sup> Der Begriff *univok* bezeichnet die Eigenschaft eines Artikulators, in Verwendungssituationen unterschiedlicher Art dieselbe Bedeutung aufzuweisen (lateinisch *univocus*: einsinnig) (Lorenz 2004f: 420 f.).

<sup>516</sup> „conceptus mentis significans univoce plura singularia“ (lateinisch zitiert nach Eisler 1912: 510, dort ohne Quellenangabe; vgl. Eisler 1904: 25 f.). Entsprechend heißt es SL I: 33: „Jedes Universale bedeutet also mehrere“ (zitiert nach Texte: 79).

<sup>517</sup> Vgl. Eisler 1904: 25 f.

Einzelndinge ausdrücken“ (Hübener 1976: 1088), hat Boehner (1946) von einem realistischen Konzeptualismus gesprochen.

*Selbstbehauptung durch intuitive Erkenntnis und instrumentelle Vernunft*

Für Ockham hat sich in der Welt keine Rationalität verwirklicht, alles in ihr ist kontingent. Deshalb vermag der Mensch nicht durch rationales Denken die Welt zu erkennen. Er kann nur durch intuitive Erkenntnis die kontingenten Einzelndinge erkennen: „Die intuitive Erkenntnis ist eine solche, kraft derer gewußt werden kann, ob ein Ding ist oder nicht“ (Sent. I, Prolog., q. 1, art. 1 / OThI: 31<sup>518</sup>), und welche Eigenschaften ihm zukommen. Aussagen über Existenz und Eigenschaften von Dingen werden „evident durch Erfahrung, die mittels intuitiver Erkenntnis gewonnen wird“ (Sent. I, Prolog., q. 2, art. 1<sup>519</sup>). So sichert die Annahme intuitiver Erkenntnis die Möglichkeit, angesichts einer kontingenten Welt Aussagen über die Existenz und die Eigenschaften von Dingen zu machen.<sup>520</sup>

Die Aussagen, die so gewonnen würden, ordne der menschliche Verstand in einem System von Sätzen mit Allgemeinbegriffen. Dieses System bilde aber keine Ordnung der extramentalen Welt ab, sondern existiere nur im menschlichen Verstand.<sup>521</sup> „Man muss bemerken, dass die Aussage-Ordnung nicht gebildet wird aus außerhalb befindlichen Dingen, sondern sie wird gebildet aus Begriffen und Intentionen

---

<sup>518</sup> Zitiert nach Texte: 147.

<sup>519</sup> „fit evidens per experientiam sumptam ex notitia intuitiva“ (OThI: 78).

<sup>520</sup> Vgl. Imbach 1984: 131 f.

<sup>521</sup> Ockham unterscheidet zwischen Begriffen erster Intention, die allein sich auf extramentale Dinge und reale Eigenschaften beziehen und *objektsprachliche Aussagen* bilden, und Begriffen zweiter, dritter usw. Intention, die sich auf andere Begriffe und nicht auf Extramentales beziehen, also in *metasprachlichen Aussagen* gebraucht werden.

in der Seele“ (Expos. Porphyrii, c. 2, § 5<sup>522</sup>); „die Naturwissenschaft (handelt) im eigentlichen Sinne von den solchen [sinnlichen] Dingen gemeinsamen Intentionen der Seele, die in vielen Aussagen genau für diese Dinge supponieren“ (Expos. Phys. Aristotelis, Prol.<sup>523</sup>). Allgemeine Aussagen seien nicht Spiegel einer in der Natur existierenden Ordnung, sondern vom Menschen selbst produziert: Ausgehend von der intuitiven Erkenntnis einzelner Dinge, Eigenschaften und Ereignisse erfolge eine Hierarchiebildung der Begriffe im Denken, welche die denkökonomisch unerlässliche Reduktion der unübersehbaren Vielzahl kontingenter Singularitäten auf eine überschaubare Anzahl von Mengen (Klassifikation) und Regeln (Naturgesetze) leiste. So verliert mit Ockhams Philosophie zwar das Allgemeine und Universelle seinen für die Realität konstitutiven Charakter und das Einzelne wird in seiner eigenständigen Singularität gewürdigt, „aber das Reich des Konkreten wurde dadurch keineswegs aufgewertet, sondern zum amorphen Meer der Einzelheiten, auf dem der Begriffe schaffende Verstand sich Kennmarken der Orientierung setzen mußte“ (Blumenberg 1966: 487).<sup>524</sup>

Wenngleich die Ordnung der Begriffe für Ockham das Ergebnis des instrumentell-logischen Gebrauchs der Vernunft durch den Menschen ist und nicht Abbild der (denknotwendigen) Hierarchie des Seienden, wie es die aristotelisch-thomistische Philosophie annahm, denkt er dennoch die Extension der Allgemeinbegriffe nicht als beliebig, weil die Supposition auf realen Merkmalen und auf realen Ähnlichkeiten beruhe. Aber ist es unmöglich, aus den Ähnlichkeiten der Dinge abzuleiten, welche ihrer Eigenschaften zur Klassifikation, zur Bildung von Spezies herangezogen werden

---

<sup>522</sup> „*Notandum* est quod ordo praedicamentalis non componitur ex rebus extra, sed componitur ex conceptibus sive intentionibus in anima“ (OPh II: 36). Vgl. auch QL III: q. 12 / OTh IX: 246-250.

<sup>523</sup> Zitiert nach Texte: 207.

<sup>524</sup> Vgl. Hochstetter 1927: 89, Imbach 1984b: 184, Rombach 1965: 87, Schulz 1989: 94.

sollen; es gibt, weil Universalien nicht real existieren, keine natürlichen Ordnungssysteme.<sup>525</sup>

Zusammenfassen lässt sich Ockhams erkenntnistheoretische Position so: Weil der Mensch die kontingenten empirischen Einzeldinge und Einzelereignisse intuitiv erkennen und auf dieser Grundlage mit seinem Verstand ein für ihn nützliches System allgemeiner Sätze entwickeln kann, kann er sich in der Welt behaupten. *Selbstbehauptung* tritt an die Stelle von Heilsgewissheit, die auf der Annahme beruht, in einer Welt zu leben, die von Gott zum Wohle des Menschen geordnet und deren göttliche Ordnung für den Menschen erkennbar ist.

---

<sup>525</sup> Hochstetter (1927: 64) interpretiert Ockham allerdings so, dass dieser nicht nur die intuitive Erkenntnis und damit die Unterscheidung einzelner Eigenschaften, sondern auch bestimmter Eigenschaftskombinationen behauptete: „Wenn Ockham auch die alte aristotelische Hypostasierung des Begriffs verwirft, so hat er doch daran festgehalten, in den Arten konstante Objekttypen zu sehen, deren Besonderheit auch der erstmaligen Wahrnehmung sich unmittelbar offenbart.“ Adams (1987: 110, 304) gibt eine entsprechende Interpretation.

## 8 Leibniz: Die Welt als System individueller Repräsentanten

Der ideengeschichtliche Ort, an dem ich die Theorie organischer Systeme bzw. systemischer Individualität außerhalb der modernen Biologie aufzeigen möchte, ist die neuzeitliche rationalistische Philosophie von Gottfried Wilhelm Leibniz. Von dieser stelle ich nur so viel dar, dass Leibniz' Auffassung vom Wesen und von der Stellung des Einzelnen im Ganzen der Welt deutlich wird. Dazu greife ich aus dem komplexen Gesamtsystem seiner Philosophie bestimmte kosmologische und ontologische Theorien heraus.<sup>526</sup>

In Kapitel 8.1 gehe ich auf seine *Kosmologie* ein. Dieser zufolge ist die Welt, in der wir leben, ein rationales System, das Gott in Existenz gesetzt hat, nachdem er jedes mögliche Geschöpf in seiner Einzigartigkeit betrachtet und diejenigen Geschöpfe ausgewählt hat, die zusammen die vielfältigste Ganzheit kompossibler Geschöpfe – also die beste aller möglichen Welten – bilden. Zudem zeige ich, wie Leibniz diese rationalistische Kosmologie, derzufolge alles seinen zureichenden Grund hat, mit der Annahme eines freien göttlichen Willens in Einklang bringt.

In Kapitel 8.2 über Leibniz' *Ontologie* arbeite ich insbesondere zwei Punkte heraus: (a) Wie gelingt es Leibniz mit der Theorie der Perzeption, alle Geschöpfe – entsprechend seiner Kosmologie – als miteinander in einem universellen System wesentlich verbunden und zugleich jedes Geschöpf als individuelle, einzigartige Substanz zu bestimmen. (b) Wie ergibt

---

<sup>526</sup> Als aufschlussreiche umfassendere Darstellungen seien Adams 1994, Cassirer 1902, Gurwitsch 1974, Holz 1992, König 1946, McRae 1976, Rescher 1967, 2003, Robinet 1986 genannt.



sich im Rahmen seiner Philosophie die Theorie, Lebewesen seien funktionale, hierarchisch organisierte Systeme, und die These, *alles* Substanzielle habe organischen Charakter?

Insgesamt soll deutlich werden: Für Leibniz sind wie für Ockham alle Geschöpfe in ihrem Wesen individuell. Wesentliche Individualität ist für ihn aber nicht wie für Ockham qualitativ kontingent und nur die faktische Eigenschaft aller Geschöpfe (die aufgrund von Gottes Allmacht anzunehmen ist); vielmehr ist sie in ihrer einzigartigen qualitativen Ausprägung konstitutiv dafür bzw. Ausdruck der Tatsache, dass die bestehende Welt ein rationales, in-dividuelles, harmonisches Gesamtsystem ist (das Gott aufgrund seiner Allmacht und Weisheit erschaffen wollte und konnte). Damit erweisen sich die Geschöpfe in ihrer einzigartigen Individualität wechselseitig als ihre Existenzvoraussetzung.

Diese Individualitäts- und Systemauffassung ist im Rahmen des übergeordneten Ziels zu sehen, das Leibniz mit seiner Philosophie verfolgt (welches ich allerdings nicht an sich behandeln werde): Er will eine Theorie der Substanz entwickeln, die einerseits die Freiheit des Menschen, das heißt für ihn das Reich der *Zweckursachen* und die Annahme individueller Existenz, und die andererseits die neuzeitliche Naturwissenschaft, das heißt für ihn das Reich der *Kausalursachen* und die Annahme intersubjektiv gültiger Erkenntnis, miteinander zu vereinbaren erlaubt.

Das bedeutet, unter den kulturgeschichtlichen Rahmenbedingungen eines prinzipiell christlichen Selbstverständnisses, zugleich den Versuch, den „Gottesbegriff mit dem Naturbegriff zu versöhnen“ (Cassirer 1918: 371) und „die Relevanz der Objektivität des Transzendenten mit der Relevanz der Objektivität der Naturgesetze zu vermitteln“ (Eisel 1991: 169) sowie Gottes Allmacht, Willen und Verstand als Einheit zu denken.

## 8.1 Rationalistische Kosmologie

### Die Welt als rationales System einzigartiger Individuen

#### *Theologischer Idealismus*

Leibniz bleibt mit seiner Kosmologie zunächst im Rahmen der traditionellen christlichen Theologie und Philosophie: Die Ideen der einzelnen Geschöpfe sind für ihn echte Gründe, die ihrer Existenz vorausgehen und sie ermöglichen (UdD<sup>527</sup>, 39). Diese Ideen verortet er im Verstand Gottes: Ihre Stätte „ist in der idealen Region der Möglichkeiten, d. h. im göttlichen Verstande“ (T, § 335). Leibniz hält also am theologischen Idealismus fest, in den Platons ontologischer Idealismus von Augustinus transformiert worden ist.

Für Leibniz ist Gottes unendlicher Verstand der Inbegriff aller Ideen oder Wesenheiten und damit aller möglichen Formen von Geschöpfen. Diese Ideen habe Gott aber nicht selbst erschaffen: Da „er nicht der Schöpfer seines eigenen Verstandes ist“ (T, § 380), ist er „also keineswegs der Schöpfer der Wesenheiten, solange sie bloße Möglichkeiten sind“ (T, § 335). Die idealen Möglichkeiten seien Gottes Willen und Handeln vorgängig, und sie seien unveränderlich.

---

<sup>527</sup> Für den Nachweis der Zitate von Leibniz verwende ich, wie es in der philosophischen Literatur zu Leibniz üblich ist, Abkürzungen. Bei Zitaten aus Briefen seinen gebe ich den Korrespondenzpartner und das Datum an, um den Kontext anzudeuten und eine Zuordnung zu den Entwicklungsphasen von Leibniz' Philosophie (vgl. Fußnote 582, S. 424) zu ermöglichen.

## *Kompossibilität als Existenzvoraussetzung des Einzelnen*

Anders als in den traditionellen Kosmologien angenommen wird (siehe S. 364), sind für Leibniz in der bestehenden Welt nicht alle denkmöglichen Geschöpfe realisiert,<sup>528</sup> allerdings nicht deswegen, weil Gott nicht alle denkmöglichen Individuen erschaffen *wollte*, sondern weil er nicht alle diese erschaffen *konnte*.

Grund dafür sei jedoch nicht, dass Gottes Macht begrenzt ist; von dieser sagt Leibniz, „daß sie sich *ad maximum, ad omnium* erstreckt, auf alles keinen Widerspruch Einschließende“ (T, § 227). Der Grund sei vielmehr der, dass nicht alles Denkmögliche miteinander existieren könne, kompossibel sei (T, § 8). Die Existenz von etwas setzt nach Leibniz voraus, dass es nicht nur für sich allein möglich ist, sondern auch im Hinblick auf alles andere, das ebenfalls existieren soll. Was existieren solle, müsse nicht nur für sich denkmöglich, sondern auch *kompossibel* sein. Jedes Geschöpf müsse so beschaffen sein, dass es zu jedem Zeitpunkt seiner Existenz in einem harmonischen Zusammenhang mit allen anderen Geschöpfen stehe (G III: 573 / an Bourguet, Jan. 1714). Jede mögliche Welt bildet, wie Leibniz es nennt, eine *universelle Harmonie* (T, Vorr. / G VI: 27; T, Einl. Abh., § 23).

Da nicht alles Denkmögliche kompossibel sei, könne nicht alles Denkmögliche in derselben Welt existieren:<sup>529</sup> „Aber da sich alle Möglichkeiten untereinander in ein und derselben Weltverknüpfung nicht vertragen, so kann eben aus dem Grunde nicht alles Mögliche hervorgebracht worden sein“ (T, § 201). „Ich habe Gründe zu glauben, daß nicht alle möglichen Arten im Weltall, so groß es ist, kompossibel sind, und

---

<sup>528</sup> G III: 573 / an Bourguet, Jan. 1714, G IV: 283 / an Philippi, Jan. 1680.

<sup>529</sup> Zu Leibniz' These denkmöglicher Substanzen, die nicht aktual, aber dennoch der Möglichkeit nach existieren, vgl. Copp 1973. Zur Theorie möglicher Welten vgl. Kripke 1993: 23-28, Knuuttila 1997.

zwar nicht nur im Hinblick auf die Dinge, die zur gleichen Zeit zusammen sind, sondern auch im Hinblick auf die ganze Abfolge der Dinge. Das heißt, ich glaube, daß es notwendigerweise Arten gibt, die niemals existiert haben und niemals existieren werden, weil sie mit jener Reihe von Geschöpfen nicht verträglich sind, die Gott gewählt hat“ (NE III, 6, § 13; vgl. G VII: 290 f.).

Wie aber erkennt Gott, ob Geschöpfe kompossibel sind? Jedes mögliche Geschöpf ist, so Leibniz, durch einen *vollständigen Begriff* (*notio completa, notion complete*) charakterisiert, der *alle* Prädikate enthält, die von ihm im Laufe seiner Existenz wahr aussagbar sind, sofern es erschaffen wird: „Wenn irgendein Begriff vollständig ist oder so beschaffen, dass aus ihm heraus der Grund zum Vorschein kommt für alle Prädikate desselben Subjekts, dem dieser Begriff beigelegt werden kann, dann wird er der Begriff einer individuellen Substanz sein; und umgekehrt“ (C 403<sup>530</sup>).

Das Entwicklungsgesetz (siehe S. 439 ff.) jedes Geschöpfes lege fest, in welcher Reihenfolge sich die Eigenschaften realisieren.<sup>531</sup> Leibniz nimmt also an, dass die möglichen Geschöpfe in ihrer qualitativen Individualität vollständig begrifflich bestimmt sind. (Zum relationalen Charakter dieser Bestimmungen siehe S. 446 ff.)

---

<sup>530</sup> „Si qua notio sit completa, seu talis ut ex ea ratio [reddi] possit omnium praedicatorum ejusdem subjecti cui tribui potest haec notio, erit notio Substantiae individualis; et contra“ (im Original kursiv). ; Vgl. DM, §§ 8 u. 13, GI, § 74.

<sup>531</sup> Nachtomy (2002: 31) erläutert Leibniz' Theorie der vollständigen oder individuellen Begriffe so: „Ein individueller Begriff sollte nicht als eine Menge von Prädikaten betrachtet werden, sondern vielmehr als eine einzigartige Struktur von Prädikaten, in der die Reihenfolge der Prädikate eine essentielle Rolle spielt. ... Ein individueller Begriff sollte nicht nur mit einer einzigartigen Struktur in Verbindung gebracht werden, sondern auch mit einer kombinatorischen Regel, die eine solche einzigartige Struktur von Prädikaten im Verstand Gottes *erzeugt*.“

Die göttliche Prüfung der Kompossibilität basiere auf der Kenntnis der vollständigen Begriffe und Entwicklungsgesetze aller möglichen Geschöpfe: „So bildeten die Qualitäten der Objekte, in ihren Ideen begriffen, den Grund für seine Wahl“ (T, Hobbes' Werk, § 21).

*Die bestehende Welt als maximale kompossibile Vielheit von Geschöpfen*

Die Menge möglicher Welten sei unendlich groß. Im Gegensatz zu Hobbes und Spinoza<sup>532</sup> meint Leibniz, Gott habe die logische Möglichkeit gehabt, die Welt auf eine unendliche Vielzahl von Weisen zu erschaffen.<sup>533</sup> Aber er habe aufgrund seiner Güte und Weisheit, die zu seinem Wesen gehörten, nur eine Welt auswählen und erschaffen können, nämlich *die beste* aller möglichen Welten. Gott habe also die bestehende Welt weder zufällig noch aus beliebigen Gründen ausgewählt wie Ockham<sup>534</sup> und Descartes<sup>535</sup> sagen, sondern, wie Leibniz es nennt, mit 'hypothetischer Notwendigkeit'. (Zu diesem Begriff und dem der 'logischen Notwendigkeit' vgl. S. 413.)

Die bestmögliche Welt sei diejenige, welche Gutes im größtmöglichen Umfang enthalte, und das heiße: die höchst-

---

<sup>532</sup> Vgl. Hobbes, Vom Körper, II: 10, § 4 bzw. Spinoza, Ethik, I: 33. Lehrsatz.

<sup>533</sup> G IV: 283 f. / an Philippi, Jan. 1680, Mon., § 53, T, §§ 21 u. 42.

<sup>534</sup> Siehe S. 363 ff.

<sup>535</sup> So schreibt Descartes z. B. in den *Meditationen*: „Es wäre widersprechend, anzunehmen, daß Gott nicht stets in Beziehung auf alles, was geschehen ist oder je geschehen wird, indifferent gewesen sei. ... Und ... ich behaupte, daß auch keine Priorität der Ordnung oder der Natur oder der 'ratio ratiocinata' nach, wie man in den Schulen sagt, vorhanden ist, so nämlich, daß diese Idee des Guten Gott dazu veranlaßt hat, das eine eher als ein anderes zu wählen“ (Meditationen, 580 f. / 6. Einw., 6). Gottes Allmacht schließt für Descartes wie für Ockham jegliche Bindung aus, bzw. sie erweist sich in der Beliebigkeit seiner Handlungen: „So ist die höchste Indifferenz in Gott der höchste Beweis für seine Allmacht“ (ebd.: 581 f.).

mögliche Vielfalt von Geschöpfen. Leibniz hält am 'Prinzip der Fülle' als Konsequenz der göttlichen Vollkommenheit fest; aber Gottes Vollkommenheit kann sich aufgrund der Bedingung der Kompossibilität nicht darin erweisen, dass die Realität mit dem Denkmöglichen identisch ist, sondern nur darin, dass die Realität eine maximale Vielfalt aufweist.<sup>536</sup>

„Das Mögliche ist das, was nicht gleichzeitig einen Widerspruch enthält. Das Tatsächliche ist nichts anderes als (nach einem Vergleich von allem) das Beste des Möglichen“ (GM III: 574<sup>537</sup>). „Und wie die Möglichkeit das Prinzip der Wesenheit ist, so ist die Vollkommenheit oder der Grad der Wesenheit (durch welchen möglichst vieles zugleich möglich ist) das Prinzip des Daseins“ (UdD: 39). „Ich glaube ... , daß alle Dinge existieren, die die vollkommene Harmonie des Weltalls in sich aufnehmen kann“ (NE III, 6, § 13).

Um das Beste erschaffen zu können, muss Gott demnach nicht nur allmächtig sein, sondern auch einen unendlichen und mathematischen Verstand besitzen. Er muss nämlich die unendlich vielen kompossiblen Kombinationen der unendlich vielen für sich denkmöglichen Geschöpfe zu allen Zeitpunkten ihrer Existenz anhand ihrer vollständigen Begriffe und Entwicklungsgesetze miteinander verglichen haben. Gott verfuhr nach Leibniz bei der Erschaffung der Welt *synthetisch-kombinatorisch* wie ein Mathematiker: „Wenn Gott rechnet und denkt, entsteht die Welt“ (G VII: 191<sup>538</sup>). Und zwar habe Gott eine Kombinatorik des Unendlichen ausgeführt, die auf die Optimierung eines universellen, ganzheitlichen Systems gezielt habe: „Gott begnügt sich in seiner Weisheit nicht

---

<sup>536</sup> Siehe Fußnote 576 auf S. 419 zu der Frage, warum, trotz Gottes Vollkommenheit, die beste aller möglichen Welten nicht frei von Übeln sein kann.

<sup>537</sup> „Possibilia sunt quae non implicant contradictionem. Actualia nihil aliud sunt, quam possibilium (omnibus comparatis) optima“ (an Bernoulli, Feb. 1699).

<sup>538</sup> „Cum DEUS calculat et cogitationem exercet, fit mundus“ (Randbem. zu seinem *Dialogus*). Vgl. UdD: 38.

damit, alle Möglichkeiten zu umfassen, vielmehr durchdringt er sie, vergleicht sie und wägt sie gegeneinander ab ... [Es] verteilt die göttliche Weisheit alle Möglichkeiten, die sie getrennt schon erkannt hatte, zu universellen Systemen, die sie nun ihrerseits untereinander vergleicht: und das Resultat all dieser Vergleiche und Reflexionen ist die Auswahl des besten dieser möglichen Systeme, welche die Weisheit trifft, um ihrer Güte ganz Genüge zu leisten, und dies ist nun der Plan des wirklich vorhandenen Universums“ (T, § 225).<sup>539</sup>

Es war, so interpretiert Holz, Leibniz, der „als erster die umfassende Gestalt einer Logik der Kompossibilitäten, die über die traditionelle aristotelische und mathematische Logik hinausgeht, unter einem übergreifenden Rationalitätsbegriff konzipierte“ (Holz 1997: 36; vgl. Gurwitsch 1974: 216-219).

Mit seiner Kosmologie geht einher, dass Leibniz eine differenzierte Betrachtung des Willens in die Ideengeschichte einführen muss. Den Willen definiert er zunächst als Neigung zum Guten: „(G)anz allgemein besteht der *Wille* in der Neigung, irgend etwas entsprechend dem darin enthaltenen Gut (*à proportion du bien*) zu tun“ (T, § 22). Gottes Wille unterliegt demnach nicht nur dem Prinzip des ausgeschlossenen Widerspruchs, sondern hat stets ein inhaltlich bestimmtes Ziel. Der Wille habe nun verschiedene Grade (*degrés*) (ebd.), je nachdem, ob er jedes Ding für sich oder im Zusammenhang mit allen anderen Dingen betrachte, und das heißt, je nachdem, ob er 'für sich allein' sei oder mit dem Verstand verbunden sei: Vermöge seines *antizipierenden Willens* werde von Gott jedes Gut, das heißt jedes mögliche Geschöpf, getrennt betrachtet. Dieser Wille, der nur von seiner Gnade und unendlichen Güte abhängt, suche jede denkmögliche Idee zu verwirklichen, strebe nach jedem Gut. Da aber nicht alle denkmöglichen Geschöpfe kompossibel seien und damit

---

<sup>539</sup> Vgl. G VII: 290 f., Mon., § 54, T, § 52, UdD: 37.

nicht alles Gute realisierbar sei, wäge Gott mit seinem *nachfolgenden Willen* die Ziele seines antizipierenden Willens mit Hilfe der vergleichenden und konstruktiven Vermögen des Verstandes gegeneinander ab, integriere sie zu einem Gesamtwillen und richte so seinen Willen auf das *insgesamt Beste* aus: „Man darf allgemein behaupten, daß der antizipierende göttliche Wille auf die Erzeugung des Guten und die Verhinderung des Bösen gerichtet ist ...; daß jedoch der nachfolgende göttliche Wille, der zielstrebende und vollständige, auf die Erzeugung so vieler Güter geht, wie man davon zusammenfassen kann“ (T, KA, IV. Einw.; vgl. T, § 22).

Leibniz hält also an der rationalistischen Annahme einer *universellen, vernünftigen Weltordnung* fest und interpretiert sie zugleich als eine *teleologische*. Er vertritt gegen anti-rationalistische, voluntaristische Kosmologien die Auffassung, Gott habe die Geschöpfe nicht durch einzelne, voneinander unabhängige Willensakte in beliebiger Weise erschaffen; vielmehr habe er durch einen Gesamtwillen die Welt als Einheit erschaffen entsprechend einem auf das Beste zielenden Gesamtplan, den er mit Hilfe seines Verstand erdacht habe; andernfalls wäre in der Welt seine absolute Güte nicht präsent, die gewissermaßen das Grundmotiv seiner Willensanstrengungen ist.

Neuartig gegenüber den zuvor entwickelten rationalistischen Kosmologien ist, dass für Leibniz die vernünftige Ordnung der Welt nicht mehr nur darin besteht, eine 'quantitative', 'lineare' Ordnung der verschiedenen Spezies nach ihrer Vollkommenheit<sup>540</sup> (Ordnung der Seinsstufen) zu sein, sondern auch und vor allem eine 'qualitative', 'systemartige', in der die

---

<sup>540</sup> Nach Thomas von Aquin, der in diesem Punkt Aristoteles folgt, unterscheiden sich die Substanzen „voneinander im Grad der Vollkommenheit, entsprechend der Entfernung von der Potentialität und der Annäherung zum reinen Akt“ (SuW, c. 5, 88). Das ist eine Ordnungsvorstellung, nicht eine Systemvorstellung.



Geschöpfe in ihrem Wesen wechselseitig aufeinander bezogen sind; die Welt soll nicht mehr die vollständige Verwirklichung von Geschöpfen aller denkmöglichen Seinsstufen sein, sondern dasjenige der möglichen Systeme, das die *maximale Vielheit kompossibler Individuen* enthält.

### *Qualitative Individualität aller Geschöpfe*

Leibniz begreift die Welt nicht als ein System kompossibler Arten (Spezies), von denen Gott mehr oder weniger viele Exemplare erschaffen hat, die im Verhältnis zueinander nur numerische Individualität besitzen, also nur örtlich unterschieden sind, oder sich nur in akzidentellen Eigenschaften unterscheiden. Vielmehr sei sie ein System, in dem sich jedes Geschöpf von allen anderen in seinem Wesen unterscheidet, und ein System, bei dessen Erschaffung eben diese wesentliche Individualität, die im vollständigen Begriff jedes möglichen Wesens bestimmt sei, berücksichtigt worden sei.

Im Widerspruch zu allen Theorien – den universalienrealistischen der Schulphilosophie, vor allem aber denen der neuzeitlichen Atomisten und Lockes –, denen zufolge es numerische Individualität gibt, also Einzelnes existiert, das sich nur hinsichtlich des Ortes oder des Zeitpunktes seiner Existenz von anderem Einzelnen unterscheidet, sagt Leibniz, es gelte für beliebige „zwei Individuen...“, daß ... ihr *Unterschied immer mehr als ein bloß numerischer ist*“ (NE, Vorrede / G V: 51). „Die gewöhnlichen Philosophen haben sich geirrt, als sie annahmen, daß es Dinge gäbe, die *solo numero* unterschieden sind oder nur deshalb, weil sie zwei sind; und das ist der Irrtum, aus dem die Ratlosigkeit über das herrührt, was sie den *Grundsatz der Individuation*<sup>541</sup> nennen“ (LC 5, § 26). Individualität ist demnach immer mehr als nur quantitative

---

<sup>541</sup> Im Original heißt es: „le principe d'individuation“.

Individualität oder Singularität, nämlich stets qualitative Individualität.

Gegen die *neuzeitlichen Atomisten* wie etwa Gassendi, die sämtliche Atome desselben Stoffes als an sich völlig identisch und nur durch ihren Aufenthaltsort verschieden ansehen, argumentiert Leibniz: „Diese Voraussetzung zweier Ununterscheidbarer, wie etwa zweier Materiestücke, die vollständig miteinander übereinstimmen, wäre zwar in abstrakten Begriffen möglich; sie ist aber in keiner Weise mit der Ordnung der Dinge, mit der göttlichen Weisheit vereinbar, die nichts ohne Grund zuläßt. Das Volk denkt sich derlei Dinge aus, weil es sich mit unvollständigen Begriffen begnügt. Und dies ist einer der Fehler der Atomisten“ (LC 5, § 21; vgl. NE II, 27, § 3). Darüber hinaus schließt er die Existenz von Dingen aus, die ihrem Wesen nach beziehungslos sind: „Auch ist es unter andrem eben dieser Mangel an Beziehungen, der die Atome Epikurs aus der Natur verbannt. Denn jedes Ding oder jeder Teil des Universums muß auf alle andren hindeuten“ (H II: 392 / Rorarius).<sup>542</sup>

Dem Empiristen *Locke* zufolge ist die Existenz selbst das individuierende Prinzip der einzelnen Seienden, so dass allein Ort und Zeit das Prinzip der Individuation eines empirischen Gegenstandes sein können: „(T)he *principium individuationis* ... is existence itself, which determines a being of any sort to a particular time and place incommunicable to two beings of the same kind“ (Locke, Essay II, 27, § 3<sup>543</sup>). Dem entgegnet Leibniz, das eigentliche Prinzip der Individuation sei stets ein innerer Unterschied (NE II, 27, § 3), auch wenn die raum-zeitlichen Unterschiede zwischen zwei Individuen, in denen sich diese inneren Unterschiede äußerten, zuweilen die einzigen seien, die für Menschen an diesen erkennbar seien: „Es ist immer nötig, daß es außer dem Unterschiede

---

<sup>542</sup> Vgl. H II: 322 f. / an de Volder, Juni 1703.

<sup>543</sup> Leibniz zitiert diese Auffassung in NE II, 27: § 3. Vgl. Locke, Essay III, 3, § 6, Leibniz, NE III, 3, § 6.

von Ort und Zeit auch ein inneres *Unterscheidungsprinzip* gibt ... Obgleich uns derart Zeit und Ort ... dazu dienen, die Dinge zu unterscheiden, welche wir nicht gut aus sich heraus unterscheiden können, so bleiben die Dinge doch in sich unterscheidbar. Der genaue Begriff der Identität und Verschiedenheit besteht also nicht in Zeit und Ort, obwohl es zutrifft, daß die Verschiedenheit der Dinge mit einer solchen von Zeit und Ort verbunden ist, weil sie verschiedene Eindrücke auf die Sache nach sich ziehen. Man könnte eher sagen, daß man durch die Dinge einen Ort und eine Zeit von anderen Orten und Zeiten unterscheiden müsse“ (ebd., § 1). Ort und Zeit differenzieren nicht die Dinge, sondern umgekehrt: „Ort und Zeit, weit entfernt davon, durch sich selbst zu bestimmen, bedürfen vielmehr selbst der Bestimmung durch die Dinge, die sie in sich enthalten“ (NE III, 3, § 6). Raum und Zeit haben für Leibniz nicht – wie Newton und Clarke meinen – absolute, sondern nur relative, abhängige Existenz, denn sie seien durch die individuellen Dinge konstituiert: „Der Raum ist, weit entfernt davon eine Substanz zu sein, nicht einmal ein Wesen. Er ist eine Ordnung, genau wie die Zeit, eine Ordnung des Koexistierenden, wie die Zeit eine Ordnung der Existenzen ist, die nicht zugleich sind“<sup>544</sup> (H II: 468 / an Remond, Entwurf, 1714).

Nach Leibniz muss gelten, dass es „niemals in der Natur zwei Wesen (gibt), die vollkommen identisch wären und in denen sich nicht ein innerlicher oder auf eine innerliche Bestimmung gegründeter Unterschied aufzeigen ließe“ (Mon., § 9). Denn zwei Dinge, die sich nicht in ihrem Wesen unterscheiden, könnten nicht verschiedene Wesen sein, sondern seien

---

<sup>544</sup> Vgl. HI: 54 / Metaphysische Anfangsgründe der Mathematik, 1715, H II: 344 / an de Volder, Juni 1704 u. den Briefwechsel mit Clarke, z. B. LC 3, §§ 4-6. Ausführlicher zu Leibniz' Theorie von Raum und Zeit siehe Freudenthal 1982, Gent 1926, Gosztonyi 1976, Hartz & Cover 1988, Kaulbach 1960, Khamara 1988.

dasselbe Wesen (Prinzip der Identität des Ununterscheidbaren) (LC 4, §§ 3-6; Mon, § 9).

Kant interpretiert und kritisiert die Theorie von Leibniz so: „Leibniz verglich ... die Gegenstände der Sinne als Dinge überhaupt bloß im Verstande unter einander. ... Da er also lediglich ihre Begriffe, und nicht ihre Stelle in der Anschauung, darin die Gegenstände allein gegeben werden können, vor Augen hatte, und den transzendentalen Ort dieser Begriffe ... gänzlich außer Acht ließ, so konnte es nicht anders ausfallen, als daß er seinen Grundsatz des Nichtzuunterscheidenden, der bloß von Begriffen der Dinge überhaupt gilt [mundus intelligibilis], auch auf die Gegenstände der Sinne (mundus phaenomenon) ausdehnete“ (KrV: A 271 f.).<sup>545</sup>

*Eigenart: Vollständig wesentliche Individualität aller Geschöpfe*

Leibniz wendet sich nicht nur gegen alle Theorien, die eine bloß numerische Singularität vertreten, sondern auch gegen alle Theorien, die Individualität zwar als qualitativ, aber nur als akzidentell, also als nicht zum Wesen von Einzelnem gehörend konzipieren. Damit widerspricht er denjenigen Vertretern eines gemäßigten Universalienrealismus, die, im Anschluss an Aristoteles, die individuellen Geschöpfe als Exemplare von Arten interpretieren, deren Wesen ein allgemeines, mehreren Geschöpfen gemeinsames Prinzip (*species, natura communis*) und deren Prinzip der Individuation die Materie, also ein von ihrem Wesen verschiedenes Prinzip, sei. Vielmehr seien Geschöpfe oder Substanzen durch ihr Wesen, also durch ein inneres formales Prinzip und somit – wie auch Duns Scotus und Ockham (siehe S. 378) meinen – *durch sich selbst* individuiert. Nach Leibniz impliziert das: Jedes substanzielle Seiende „muß immer vom anderen durch einen Namen, der sich auf das innere Wesen bezieht (*denomination*

---

<sup>545</sup> Vgl. KrV: A 281, Windelband 1910: 18.

*intrinsèque*<sup>546</sup>)[,] unterschieden sein“ (NE II, 1, § 2). „Von größter Bedeutung in der ganzen Philosophie und auch in der Theologie ist die folgende Erwägung, dass es keine rein extrinsischen Denominationen gibt wegen der Verknüpfung der Einzelwesen<sup>547</sup> untereinander und dass sich zwei Einzelwesen nicht von einander unterscheiden können allein durch Raum und Zeit, sondern dass immer irgendein innerer Unterschied bestehen muss“ (C 8<sup>548</sup>).

Leibniz knüpft mit seiner Individualitätskonzeption an Duns Scotus' Theorie der Haecceität<sup>549</sup> an, kritisiert aber auch diese. *Scotus* vertritt einen gemäßigten Universalienrealismus, verwirft aber den Gedanken, die Materie sei das individuierende Prinzip, und folgert, dieses müsse eine positive, *formale* Entität sein, die zur allgemeinen Natur (*natura communis, quidditas* / Washeit) eines Dinges hinzukomme; diese nennt er die Haecceität (*haecceitas*, Dieseinzigkeit) der individuellen Geschöpfe. Die Individualität eines Geschöpfes ist für Scotus – darin besteht die entscheidende Neuerung seiner Ontologie – nicht akzidentell durch ein vom Wesen des Geschöpfes verschiedenes, äußerliches Prinzip wie die Materie

---

<sup>546</sup> Leibniz gibt selbst keine Definition der Begriffe extrinsische und intrinsische Denomination. Diese Begriffe gehören jedoch zum schulphilosophischen Allgemeingut seiner Zeit und man kann davon ausgehen, dass er sie im traditionellen Sinne versteht. Demnach sind *intrinsische Denominationen* solche Prädikate, die einem Gegenstand aufgrund ihm inhärenter Eigenschaften zukommen, *extrinsische* solche, bei denen das nicht der Fall ist, bei denen also nicht einmal auf eine akzidentelle Eigenschaft des Gegenstandes Bezug genommen ist. (Knebel 2001a: 157 f.).

<sup>547</sup> Ich folge hier Martin (1958: 82), dem zufolge es nicht im Sinne von Leibniz sein dürfte, *res* an dieser Stelle mit Ding zu übersetzen.

<sup>548</sup> „Maximi in tota philosophia ipsaque Theologia momenti haec consideratio est, nullas esse denominationes purè extrinsecas ob rerum connexionem inter se. Et non posse duas res inter se differre solo loco et tempore, sed semper opus esse, ut aliqua differentia interna intercedat.“ Vgl. C 519 f. / L 268 f., *Primae veritates* / First truths, ca. 1680-1684.

<sup>549</sup> Z. B. DM, § 8 verwendet Leibniz selbst den Begriff *hecceité*.

(oder eine Raum-Zeit-Stelle) konstituiert, sondern durch sein Wesen selbst, nämlich durch seine Quiddität *und* seine Haecceität. Individualität wird damit zu etwas Wesentlichem.

Leibniz folgt Scotus, insofern er Individualität für im Wesen liegend hält. Entgegen Scotus nimmt er jedoch an, das Wesen der Substanzen sei *insgesamt individuell*: „Jedes Individuum wird durch seine ganze Entität<sup>550</sup> individuiert“ (Princ. Individ., § 4<sup>551</sup>). Darin stimmt Leibniz mit den Nominalisten Franciscus Suárez<sup>552</sup> und Ockham überein.<sup>553</sup> Im rationalistischen Lager wird eine entsprechende Auffassung durch Thomas von Aquin für die Seinsstufe der reinen, immateriellen Verstandeswesen (Geister) vertreten, da deren Wesen nicht zusammengesetzt sein dürfe: „Da aber die immateriellen Substanzen einfache Washeiten [quiditates] sind, kann bei ihnen der Artunterschied nicht aus einem Teil der Washeit gewonnen werden, sondern aus der ganzen Washeit“<sup>554</sup> (SuW, c. 5, 87).

Leibniz verallgemeinert, was nach Thomas von Aquin nur für die immateriellen Verstandeswesen gilt, nämlich eine 'unterste Art' (*species infima*) zu sein. Er konstatiert, „daß es nicht wahr ist, daß zwei Substanzen sich völlig gleich und *nur der Zahl nach* verschieden sind und daß, was der Hl. Thomas in diesem Punkte von den Engeln oder reinen Verstandeswesen

---

<sup>550</sup> Der Begriff *Entität* bezeichnet die 'Seiendheit' einer Sache, mit der Betonung darauf, *dass* es ist, im Unterschied davon, *was* es ist.

<sup>551</sup> „Pono igitur: omne individuum sua tota Entitate individuatur.“ Vgl. Aliberti 2001: 9.

<sup>552</sup> „Jede Substanz ist singular, und es bedarf keines anderen Individuationsprinzips außer seiner Entität“. / „Omnis substantia est singularis, neque alio indiget individuationis principio praeter suam entitatem“ (Suarez, *Metaphysicarum disputationum* V, 6, 1a; lateinisch zitiert nach Aliberti 2001: 10, Fußnote 9).

<sup>553</sup> Zum Zusammenhang der Substanzlehre von Leibniz mit der von Ockham und Suarez siehe Ruf 1973: 32 f.

<sup>554</sup> Die Menschen nehmen nach Thomas eine Zwischenposition ein: Weil die menschliche Seele mit dem Körper vereinigt sei, gebe es hier mehrere Individuen der einen Art 'Mensch'; das Sein der Seele bleibe nach der Trennung vom Körper aber individuiert (Thomas, SuW, c. 5).

behauptet (*quod ibi omne individuum sit species infima*), für alle Substanzen zutrifft“ (DM, § 9).<sup>555</sup>

Das Wesen von Individualität besteht für Leibniz darin, *Eigenart* zu haben. Ein Geschöpf ist demnach nicht ein Exemplar einer Art – Individuen einer Art unterscheiden sich nämlich nur akzidentell –, sondern es ist als Individuum selbst eine Art, und zwar nur seine eigene, unterste Art. Individualität bedeutet nicht Besonders-Sein in dem Sinne, als besonderes Element einer logischen Klasse zu existieren (Besonderung innerhalb einer abstrakten Allgemeinheit).<sup>556</sup>

Entgegen Scotus und allen anderen gemäßigten Universalienrealisten verneint Leibniz wie Ockham, dass es eine allgemeine Wesenheit in einem Seienden gibt. Er vertritt, für die substanzielle Realität, eine *Individualontologie*.<sup>557</sup> Gott habe die Geschöpfe nicht als Exemplare von Arten erschaffen, sondern als wesentlich Einzelne: „Erzeugt Gott das Ding, so erzeugt er es als Individuum und nicht als logischen Allgemeinbegriff“ (T, § 390). Gott erzeuge die möglichen Substanzen nach ihrer *notio completa*, die jeweils immer nur einer möglichen Substanz zukomme. Der vollständige Begriff jedes Geschöpfes sei ein „individuelle[r] Begriff“ (DM, § 8), jede Substanz eine *substantia singularis sive individualis* (Ruf 1973: 33).

Entsprechend dieser Ontologie sind die Individuen nicht auf zufällige, begrifflich unbestimmbare Weise verschieden, wie es der Fall wäre, wenn sie durch Materie individuiert würden, sondern sie sind begrifflich individuiert (Borsche 1976: 310). „Leibniz denkt sich den Begriff eines Seienden... als unendlich determinierbar, so daß Begriff und Individuum zusammenfallen“ (Rudolph 1989: 113). Individuen sind damit

---

<sup>555</sup> Vgl. LA: 113, 145 / Juli 1686. Vgl. auch Rudolph 1989: 113 f.

<sup>556</sup> Vgl. Kant, der nach der Quantität einzelne, besondere und allgemeine Urteile unterscheidet (KrV: A 70 f.).

<sup>557</sup> Allgemeine Begriffe und Gesetze haben für Leibniz aber objektive Geltung in der wohlgegründeten *phänomenalen Realität*. In Bezug auf diese vertritt er einen Universalienrealismus.

als rational erkenn- und bestimmbar gedacht, und zwar prinzipiell vollständig; denn nach Leibniz gibt außer dem individuellen Begriff eines Geschöpfes nichts, das zu dessen Individualität beiträgt. „Zur Deutung des ens in seiner entitas kann“ – so interpretiert Ruf (1973: 33) – „nichts beigebracht werden, das nicht an der Individualität des ens teil haben würde.“ „Leibniz wollte“, so Henrich (1979: 138), „das Individuationsprinzip mathematisch beherrschbar machen und definierte das Individuum als nicht wiederholbare Kombination der Instantiierung von Prädikaten“.

Der Mensch kann nach Leibniz zwar, anders als Gott, den individuellen Begriff einer Substanz niemals vollständig kennen, sei aber zumindest – analog zum Verfahren der Infinitesimalrechnung – zu einer Annäherung durch immer weitergehende Bestimmung des Begriffs eines Individuums in der Lage (Habermas 1992: 194).<sup>558</sup>

### *Die Welt als rationales System, Individualität als Systemrepräsentation*

Leibniz stimmt mit Ockham überein, insofern er jedem Geschöpf wesentliche Individualität zuschreibt und diese als vollständig immanent bedingt ansieht. Er schreibt aber, anders als dieser, der Schöpfung Rationalität und (damit) teleologischen Charakter zu. Zudem begreift er ein Geschöpf in seiner wesentlichen Individualität nicht wie Ockham als *res absoluta*, sondern als durch sein qualitativ individuelles Wesen mit allen anderen Geschöpfen verbunden.

---

<sup>558</sup> Nicht klären kann ich hier die Frage, ob die vollständigen Begriffe nach Leibniz einzigartige Kombinationen *allgemeiner Begriffe* (also von Allgemeinbegriffen oder Prädikaten) sind oder aber ihre Einzigartigkeit (zudem) darauf beruht, dass sie aus *einzigartigen Begriffen* (also Einzelbegriffen) bestehen. Siehe hierzu Liske (1985: 59 f.) sowie Deleuze (2000: 146 f.), der interpretiert, dass alle Monaden zwar dasselbe Grün etc. perzipieren, aber es niemals dasselbe Grün ist, das zwei Monaden perzipieren.



Die angenommene Rationalität der Schöpfung besteht zunächst einmal darin, dass jedem Geschöpf seine Idee zugrunde liegt. Diese Idee soll allerdings nicht durch einen allgemeinen Artbegriff, sondern durch einen Individualbegriff bestimmt sein, in dem alle Eigenschaften enthalten sein sollen, die einem Geschöpf während seiner Existenz zukommen werden (*notio completa*); „das Wesen einer individuellen Substanz beziehungsweise eines vollständigen Seienden [besteht] darin ... , daß ihm ein derart vollkommener Begriff eigen ist, der ausreicht, alle Prädikate des Subjekts, dem dieser Begriff zukommt, zu verstehen und aus ihm herzuleiten“ (DM, § 8). „Ein vollständiger Begriff enthält keine Unbestimmtheiten oder Leerstellen. Keine Bestimmung, die nicht bereits in ihm enthalten ist, kann ihm hinzugefügt werden, ohne daß ein Widerspruch entstünde“ (Gurwitsch 1974: 283). Die Existenz jedes Geschöpfes ist vollständig rational. Nach Leibniz war Rationalität außerdem die Grundlage für die Auswahl der Geschöpfe. Gott habe nicht beliebige Individuen unabhängig voneinander erschaffen, sondern nach einem Gesamtplan dasjenige System ausgewählt und realisiert, welches die maximale Mannigfaltigkeit miteinander kompossibler Geschöpfe enthalte. Leibniz bestimmt die bestehende Welt als ein universelles rationales System, das entstanden ist, weil jedes mögliche einzelne Geschöpf in seiner einmaligen Wesensart berücksichtigt worden ist (vgl. Udd: 43). Die Ordnung der Welt beruht für ihn nicht darauf, dass die zur Welt gehörenden individuellen Geschöpfe von außen durch ein Ordnungsprinzip determiniert werden, sondern ist in den individuellen Wesen der Individuen selbst begründet, die wechselseitig aufeinander bezogen sind, so dass die Bezogenheit nicht äußerlich-kausal ist, sondern innerlich-wesentlich.<sup>559</sup> Deshalb verhält es sich so, dass „Gott in jedem Teil des Universums das ganze Universum sieht,

---

<sup>559</sup> Vgl. Kaehler 1989: 400, Habermas 1992: 194.

und zwar dank der vollkommenen Verbindung der Dinge“ (T, § 360). Individualität ist als eine Existenzweise gedacht, die darin *besteht, wesentlich* auf *alle* anderen Individuen bezogen zu sein. Das Wesen jedes Individuums besteht nach Leibniz darin, die Gesamtheit der anderen Individuen auf einzigartige Weise zu repräsentieren. Darin besteht das Perzeptionsprinzip (siehe S. 431 ff.)

Die These, der Grund für die Verbundenheit aller Geschöpfe liege in ihrem individuellen Wesen, ermöglicht es Leibniz, die Welt als die *Einheit* einer *Vielheit selbständiger* Individuen zu interpretieren. So kann er gegen die „*Einseelen-Anhänger*“ (T, Einl. Abh., § 9), insbesondere gegen Spinoza (siehe S. 463), die Vielfalt und Eigenständigkeit der Geschöpfe betonen, ohne diese Eigenständigkeit der Geschöpfe als absolute Unabhängigkeit begreifen zu müssen, wie es in voluntaristischen Kosmologien der Fall ist. Für Tymieniecka (1969: 220) ist der „hervortretendste Zug in Leibniz' Metaphysik ... die Art, in welcher sein 'konstitutives System des Kosmos' [Tymieniecka 1964], das in der universellen Harmonie seinen Höhepunkt hat, in der größtmöglichen Bestätigung der Individualität begründet ist: dem Begriff der individuellen Substanz oder Monade.“

### *Die universelle Harmonie als prästabilisierte Harmonie*

Gott greift, so Leibniz, nach der Erschaffung der Welt in diese nicht mehr ein: Alle Veränderungen in der Welt erfolgen *selbsttätig* durch die Geschöpfe aufgrund der Kräfte, die ihnen immanent sind (vgl. Kapitel 8.2), das heißt aufgrund natürlicher Ursachen.<sup>560</sup> Dennoch werde die Welt während ihrer gesamten Existenzdauer in universeller Harmonie existieren.

---

<sup>560</sup> Ohne Gottes erhaltende Handlung würden seine Geschöpfe zwar nicht zu existieren fortfahren (T, § 385), aber diese Erhaltung beeinflusse nicht die (Art der) Veränderungen in der Welt.

tieren; Gott habe ja bei der Auswahl der Geschöpfe anhand ihrer vollständigen Begriffe und ihrer Entwicklungsgesetze in die Zukunft geschaut: „Es bildet eines der Gesetze meines Systems der allgemeinen Harmonie, daß die *Gegenwart die Zukunft in sich enthält*, und daß der Alles Sehende auch in dem Seienden das werdende erblickt“ (T, § 360).

Insofern ist die universelle Harmonie eine vorher festgesetzte, vorherbestimmte, also *prästabilierte Harmonie* (T, Vorr. / G VI: 42). Für Leibniz ist die bestehende Welt die Realisierung eines vollkommenen, rationalen Möglichkeitsplans, das heißt ein System, in dem die Geschöpfe in allen ihren individuellen Möglichkeiten, die sie in ihrer Existenz sukzessive selbsttätig realisieren werden, vollständig aufeinander abgestimmt sind: „Man muß also sagen, daß Gott von Anbeginn die Seele oder jede andere wirkliche Einheit so erschaffen hat, daß alles aus ihrem eigenen Grunde hervorgeht, und zwar durch eine vollkommene *Spontaneität* in Bezug auf sich selbst, daß sie aber dennoch in vollkommener *Übereinstimmung* mit den Außendingen bleibt“ (NSys: 30).

Die prästabilierte Harmonie hat demnach ihren Grund in der göttlichen Auswahl der Geschöpfe. Da Gott diese Auswahl anhand der vollständigen Begriffe und Entwicklungsgesetze der möglichen Geschöpfe vorgenommen hat, besteht ein *idealer* Einfluss der erschaffenen Substanzen aufeinander, der durch Gott vermittelt ist. Auch während sich die Geschöpfe selbsttätig entwickeln, bleibt dieser Einfluss ein idealer: Indem jede Monade<sup>561</sup> sich selbsttätig nach ihrem individuellen Gesetz entwickelt, weist sie aufgrund der ursprünglichen universellen Abstimmung aus ihrem eigenen Wesen heraus zu jedem Zeitpunkt ihrer Existenz derartige Eigenschaften auf, dass sie mit allen anderen Monaden in Harmonie ist (vgl. LC 5, §§ 87 u. 91).<sup>562</sup>

---

<sup>561</sup> Leibniz bezeichnet alle Substanzen als Monaden (vgl. S. 428).

<sup>562</sup> Siehe hierzu S. 422 ff. sowie Cassirer 1966a: 81 f., 108 f., Gurwitsch 1974: 253-257, Kaehler 1979: 125, Anm. 101.

Die Theorie, durch einen idealen Einfluss werde eine prästabilisierte Harmonie erreicht, ist für Leibniz die einzig mögliche Weise, auf welche der (harmonische) Zusammenhang zwischen den Geschöpfen erklärt werden darf. Die alternative Annahme, die Handlungen der Geschöpfe seien abhängig von realen Einflüssen anderer Geschöpfe, widerspreche der definitionsgemäßen Unabhängigkeit von Substanzen, welche die Geschöpfe aus theologischen Gründen sein sollen: „Bei den einfachen Substanzen gibt es indes nur einen *idealen* Einfluß einer Monade auf eine andre, d. h. eine Wirkung, die nur durch die Vermittlung Gottes zustande kommt, sofern in den Ideen Gottes eine Monade mit Recht verlangt, daß Gott bei der Regelung der andren schon bei Beginn der Dinge auf sie Rücksicht nehme. Denn da eine geschaffene Monade keinen physischen Einfluß auf das Innere der andren ausüben kann, so kann einzig auf diesem Wege die eine in Abhängigkeit von der andren stehen“ (Mon., § 51). „Eine Monade, wie die Seele, ist gleichsam eine eigene Welt, die in keiner Abhängigkeitsbeziehung steht, außer mit Gott“ (G II: 436<sup>563</sup>). Bildhaft charakterisiert Leibniz die Monaden deshalb als fensterlos (Mon., § 7).

Die alternative Theorie, mit der Geulincx und Malebranche – und im Anschluss an diese Bayle und andere – die dauerhafte Harmonie der Welt durch göttliche Gelegenheitsursachen (*causa occasionalis*) erklären, die unmittelbar auf die einzelnen Seelen und Körper wirken, steht für Leibniz im Widerspruch zur göttlichen Weisheit und ist für ihn zudem keine vernünftige Erklärung. Denn die Theorie der Gelegenheitsursachen des Okkasionalismus „führt eine Art ununterbrochenen Wunders“ (LA: 153 / Juli 1686) ein anstelle einer göttlichen Ordnung und einen „*Deus ex machina*“ (NSys: 30, H II: 273) anstelle natürlicher Ursachen, die die Veränderung

---

<sup>563</sup> „Et Monas, ut anima, est velut mundus quidam proprius, nullum commercium dependentiae habens nisi cum Deo“ (an des Bosses, Feb. 1702). Vgl. NE II: 21, § 72, NSys: 30, T, § 9.

der Substanzen bewirken. Letztlich impliziere der Okkasionismus, weil er den Körpern keine immanenten Kräfte zuschreibe, sogar einen Spinozismus, weil Gegenstände ohne Kraft keine Eigenständigkeit haben und damit keine Substanzen sind (De ipsa natura, § 15). Alternative Theorien, die ein mittelbares Eingreifen Gottes in die natürliche Welt annehmen,<sup>564</sup> stehen für Leibniz gleichermaßen im Widerspruch zur göttlichen Weisheit, bzw. sie seien angesichts dieser überflüssig.<sup>565</sup> Aus denselben Gründen wendet sich Leibniz (LC 1, § 4) auch gegen die Auffassung von Newton und dessen Anhänger Clarke, die Welt sei eine Maschine, deren Bewegung Gott von Zeit zu Zeit erneuern und deren Ablauf er von Zeit zu Zeit durch außerordentliche Eingriffe korrigieren müsse.<sup>566</sup>

Aufgrund der nach seiner Meinung problematischen Konsequenzen aller alternativen Lösungsversuche folgert Leibniz: „Es gibt nur *die Hypothese der Konkomitanz oder der Übereinstimmung der Substanzen untereinander*, die alles auf eine verstehbare und Gott würdige Art erklärt“ (LA: 153). Vollkommen ist diejenige Welt, die so erschaffen ist, dass sie als harmonische Einheit einer maximalen Mannigfaltigkeit fortan ohne göttliche Eingriffe von selbst funktioniert und ihre Harmonie bewahrt (LC 1, § 4).

---

<sup>564</sup> Leibniz widerspricht insbesondere den Philosophen der Cambridger Schule Henry More und Ralph Cudworth. Nach More ist der *Spirit of Nature (spiritus naturae)* oder das *Hylarchic Principle* dasjenige Prinzip, welches – ähnlich wie Platons Weltseele – nach dem Willen Gottes die Veränderungen der materiellen Dinge lenkt. Cudworth nimmt die Existenz einer 'formbaren Natur' an: „[I]t may well be concluded, that there is a *Plastick Nature* under him, which as an Inferior and Subordinate Instrument, doth Drudgingly Execute that Part of his Providence, which consists in the Regular and Orderly Motion of Matter“ (Cudworth, TIS, I, 3, § 5; vgl. Hutton 2001).

<sup>565</sup> De ipsa natura, § 2, H II: 64 f. / Princ. de vie, Dut. II, p. II, 137 / Animadversiones Stahlii.

<sup>566</sup> Ausführlicher hierzu siehe Freudenthal 1982: 95-109.

Häufig wird die Theorie der prästabilierten Harmonie als Leibniz' Lösung für das sogenannte psycho-physische Paradox bezeichnet, das sich ergibt, wenn Geist und Körper des Menschen verschiedene Substanzen sein sollen (wie Descartes meint) und sie somit nicht aufeinander einwirken können. Das sagt Leibniz in populärerem Äußerungen zwar auch, eigentlich bezieht er das Prinzip der prästabilierten Harmonie aber nicht auf das Verhältnis zweier Arten von Substanzen, sondern auf das Verhältnis zwischen den Individuen der *einen* in der Welt existierenden Art von Substanz (Monaden). Denn die Existenz einer körperlichen, ausgedehnten Substanz schließt er aus (siehe S. 422).

## **Vollkommene Freiheit als Vermögen der Wahl des Besten**

Leibniz folgert aus der Voraussetzung eines zugleich gütigen, weisen und allmächtigen Gottes, dass die bestehende Welt die beste aller möglichen Welten sein *muss*. Seine Gegner wenden ein, diese Folgerung stehe im Widerspruch zur Freiheit Gottes. Leibniz selbst fasst die Argumentation seiner Gegner so zusammen: „Wer nicht anders kann als das Beste zu erwählen, ist unfrei. Gott kann nicht anders als das Beste zu erwählen. Also ist Gott unfrei“ (T, KA, VIII. Einw.; vgl. T, § 227). Er verwirft diese Argumentation, die für ihn zu dem ersten der beiden Labyrinth gehört, in welche der Mensch sich mit seiner Vernunft oft verirrt, nämlich dann, wenn er das Verhältnis von *Freiheit* und *Notwendigkeit* zu bestimmen sucht<sup>567</sup> (T, Vorr. / G VI: 29). Der Weg aus diesem

---

<sup>567</sup> „Es gibt zwei berühmte Labyrinth, in denen sich die menschliche Vernunft oft verirrt, das eine betrifft die große Frage der *Freiheit* und *Notwendigkeit*, besonders bei der Erzeugung und dem Ursprunge des Bösen; das andere besteht in der Erörterung der *Kontinuität* und

Labyrinth ist für Leibniz die Unterscheidung der hypothetischen von der logischen Notwendigkeit.<sup>568</sup>

### *Logische und hypothetische Notwendigkeit*

Eine *logische Notwendigkeit* besteht nach Leibniz, wenn das „Gegenteil unmöglich ist oder einen Widerspruch involviert“ (T, § 37)<sup>569</sup> – und zwar einen Widerspruch zum „Prinzip des Widerspruchs, nach welchem von zwei entgegengesetzten Behauptungen die eine wahr, die andere falsch sein muß“ (T, § 44; vgl. Mon., § 31). Eine solche Notwendigkeit, die Alternativen und damit jegliche Wahl ausschließe, würde der Freiheit Gottes tatsächlich widersprechen. Bei der Erschaffung des Besten sei Gott aber nicht von einer solchen Notwendigkeit bestimmt gewesen, denn vom logischen Standpunkt aus betrachtet wäre die Realisierung anderer Welten möglich gewesen. Gottes Wahl des Besten habe vielmehr den Charakter einer, wie Leibniz es nennt, *hypothetischen Notwendigkeit*. Diese sei dadurch gekennzeichnet, dass, anders als bei einem logisch notwendigen Ereignis, die Möglichkeit der Wahl des Gegenteils nicht logisch ausgeschlossen sei (T, KA, VIII. Einw.) und ein Willensakt statt einer Naturursache Voraussetzung für das Ereignis sei (T, KA, III. Einw.).<sup>570</sup> Dieser Willensakt ziele aber, anders als bei einem beliebig hervorgerufenen Ereignis, notwendig auf das Gute.

Diese Notwendigkeit, das Gute zu wählen, habe für Gott bei der Schöpfung bestanden: Hätte er nämlich nicht die beste

---

deren als *unteilbar anzusehenden* Elemente[n], womit auch das Problem des *Unendlichen* eng zusammenhängt“ (T, Vorr.). Leibniz' Kritik an Descartes' Annahme einer ausgedehnten Substanz (siehe S. 422 f.) betrifft das zweite Labyrinth.

<sup>568</sup> Vgl. Poser 1969, Rescher 2001, 2002, Stockhammer 1968.

<sup>569</sup> Vgl. T, § 282, T, KA, VIII. Einw.

<sup>570</sup> Vgl. Ockhams Argumentation, warum Gott keine Naturursache sein könne (siehe S. 366).

aller möglichen Welten erschaffen, hätte dies zwar nicht im Widerspruch zur Logik gestanden, aber im Widerspruch zu seiner Güte, die ihn veranlasst habe, das Beste und nicht irgend etwas anderes zu wollen. „Gott hat seine Wahl unter verschiedenen möglichen Entschlüssen getroffen: also konnte er, metaphysisch gesprochen, ebensogut auch nicht das Beste wählen oder tun, aber, moralisch gesprochen, konnte er es nicht“ (T, § 234<sup>571</sup>). Nicht das Beste zu wählen, wäre für Gott somit zwar nicht logisch unmöglich, aber seinem Wesen unangemessen gewesen.

Nach Leibniz sind Willensentscheidungen zwar frei, insofern sie nicht an logische Notwendigkeiten gebunden sind, aber dennoch nicht willkürlich im Sinne von grundlos. Sie unterlägen wie alle Ereignisse dem „*Prinzip des zureichenden Grundes*: daß niemals etwas ohne eine Ursache oder wenigstens ohne einen bestimmten Grund geschieht, d. h. ohne einen gewissen Grund *a priori*, warum etwas existiert und nicht lieber nicht existiert und warum es lieber auf diese als auf jede andere Weise existiert. Dieses wichtige Prinzip gilt für alle Ereignisse, und es läßt sich kein gegenteiliges Beispiel dafür anführen“ (T, § 44<sup>572</sup>). Für die Erfahrung erschienen Ereignisse zwar manchmal als Wunder und Handlungen oft als willkürlich, weil ihre Gründe nicht bekannt seien, aber durch die Vernunft wisse der Mensch, dass es immer Gründe geben müsse; „obgleich uns für gewöhnlich diese zureichenden Gründe nicht genügend bekannt sind, so sehen wir doch ein, daß immer solche Gründe vorhanden sein müssen“ (ebd.). Alles in der Welt sei, wenngleich es nicht logisch notwendig sei, durchgängig vernünftig, weil es stets Gründe *a priori* gebe, aus denen es existiere.

Für Leibniz steht fest: Spricht man dem Willen eine völlige Indifferenz zu, „so erteilt man ihm ein ähnliches Privileg wie

---

<sup>571</sup> Vgl. LC 5, § 9, NE II, 21, §§ 8 u. 13, T, §§ 45, 132, 228 u. 349.

<sup>572</sup> Vgl. Mon., § 32, NE II, 21, § 13, T, § 322.



einige Cartesianer und Mystiker es in der Natur Gottes finden, daß er nämlich das Unmögliche tun, Absurditäten erzeugen und es bewerkstelligen könne, daß zwei widersprechende Sätze gleichzeitig wahr sind. Will man, eine Entscheidung soll aus einer völligen, absolut unbestimmten Indifferenz stammen, so will man, daß sie auf natürliche Weise aus Nichts stamme. ... Das ist nicht bloß ein Hervorgehen aus Nichts, das ist sogar ein Sich-selbst-Erzeugen aus Nichts. Diese Lehre enthält etwas so Lächerliches, wie die Abweichung der Atome Epikurs, ... die verlangt, daß eins dieser gradlinig sich bewegenden Körperchen sich urplötzlich von seinem Wege ohne irgendeine Ursache abwendet, einzig und allein weil der Wille es so gebietet“ (T, § 320; vgl. NE II, 21, § 15).

Auch eine Lenkung des Willens durch *Zufall* ist nach Leibniz ausgeschlossen, da ein Gleichgewicht zwischen verschiedenen Gründen ausgeschlossen sei; Gründe sprechen stets am meisten für *eine* Handlung: „Ich erkenne also die Indifferenz nur insoweit an, als sie *Kontingenz* oder *Nicht-Notwendigsein* [im logischen Sinne] bedeutet. Aber ... (ich) lasse ... keinerlei indifferentes Gleichgewicht gelten und glaube nicht, daß man jemals eine Wahl treffen wird, wenn man absolut indifferent ist. Eine solche Wahl wäre eine Art reiner Zufall ohne bestimmenden Grund, der entweder offen hervorträte oder verborgen wäre. Allein solch ein Zufall, solch eine absolute und reelle Kausalität ist eine Chimäre, wie sie sich niemals in der Natur findet“ (T, § 303; vgl. T, §§ 45 f. u. 49). Hätte ein Geist die vollkommene Kenntnis aller Umstände, würde er erkennen, dass die Gedanken ebenso bestimmt sind wie physikalische Bewegungen und daher jede freie Handlung hypothetisch notwendig ist (NE II, 21, § 13).

## *Vollkommene Freiheit ist an Vernunft gebunden*

Willensentscheidungen sind für Leibniz also keine zufälligen, willkürlichen Entscheidungen, sondern haben den Charakter hypothetischer Notwendigkeiten. Solche Notwendigkeiten könnten sich aus äußeren Gründen für das Individuum ergeben, zum Beispiel durch einen Zwang wie Knechtschaft (vgl. T, § 228), oder aus inneren Gründen: durch Leidenschaften oder durch Vernunftkenntnis.

Bei einem *äußeren Zwang* liege zwar keine logische Notwendigkeit vor, aber man habe überhaupt keine Freiheit, weil man nicht tun könne, was man aus seinem Inneren heraus wolle. In diesem Punkt stimmt Leibniz seinem Gegner Hobbes zu: „Er [Hobbes] gibt auch eine ziemlich gute Vorstellung von *der Freiheit*, ... wenn er sagt, eine Sache werde für frei gehalten, wenn die ihr zukommende Macht nicht durch eine äußere Sache gehemmt wird“ (T, Hobbes' Werk, § 4). Das Fehlen äußerer Zwänge reicht, so Leibniz, allerdings nicht aus, um eine freie Entscheidung treffen zu können. Die Definition von Hobbes berücksichtige nicht, dass es verschiedene Arten von inneren Gründen gebe, von denen eine freie Entscheidung abhängt. Je nach der Art der bestimmenden inneren Gründe weise eine Willensentscheidung einen anderen Grad der Vollkommenheit von Freiheit auf.

Seien bei einem Menschen *Leidenschaften, Begierden oder Triebe* der innere Grund, sei seine Freiheit unvollkommen (T, § 75); denn in diesem Fall werde zum einen die hierarchische Ordnung pervertiert, weil die niedrigere Seinsform, der Körper, die höhere, die Seele, 'regiere'. Zum anderen beziehe sich ein Mensch, der seinen Leidenschaften folge, nur auf sich selbst und nur auf seinen augenblicklichen Zustand (T, Vorr./G VI: 32), obwohl seine Seele aufgrund der universalen und prästabilierten Harmonie auf alle anderen Seienden und die Zukunft bezogen sei. Eine Handlung könne nur

als vollkommen frei gelten, wenn sie nicht nur von äußerer Gewalt, sondern auch von innerer Leidenschaft unabhängig sei, „denn jene macht die Körper zu Sklaven und diese die Seelen“ (T, KA, VIII. Einw.; vgl. NE II, 21, § 8).

Wahre Freiheit setze voraus, dass *Vernunftkenntnis* der innere Grund ist, an den sich ein Mensch bei seiner Willensentscheidung bindet (NE II, 21, § 15). Denn nur durch seine Vernunft könne der Mensch sich und den Augenblick transzendieren und sich auf das *insgesamt* Beste ausrichten; „ich habe schon mehr als einmal bemerkt, daß das Streben, wenn es nicht durch die Vernunft gelenkt wird, zu gegenwärtiger Lust und nicht zum Glück, das heißt zu einer dauernden Lust, hinneigt“ (ebd.: § 51).<sup>573</sup> Um wahrhaft frei handeln zu können, müsse man also mit seiner Vernunft das Beste erkennen und dürfe man weder durch äußeren Zwang, also begrenzte Macht, gehindert noch durch innere Leidenschaften davon abgebracht werden, es zu tun. Wenn Vernunftgründe keine Rolle spielten und der Wille allein durch Leidenschaften bestimmt sei, dann gehe das spezifisch Menschliche am Menschen verloren: Dies würde „die wahre, an die Vernunft gebundene Freiheit zerstören und uns unter das Niveau der Tiere erniedrigen“ (ebd.: § 15).

*Vollkommene Freiheit* setze voraus, das insgesamt Vernünftigste und das heiße das insgesamt Beste zu kennen. Da der Mensch aber eine begrenzte Vernunft besitze, könne er nicht vollkommen frei sein: Sein Wille ziele zwar prinzipiell auf das Beste, aber er könne nicht das objektiv Beste wählen, sondern nur das, was ihm subjektiv als das Beste erscheine. Durch vollkommene Freiheit zeichne sich nur Gott aus. Nur sein vollkommener Verstand erkenne, was in jeder Beziehung nicht nur vermeintlich, sondern in Wahrheit das Beste sei: „Wie aber die Weisheit oder das Erkennen des Wahren die Vollkommenheit des Verstandes ist, so ist das Gutsein

---

<sup>573</sup> Vgl. NE II, 21, §§ 35 f. u. 41.

oder das Streben nach dem Guten die Vollkommenheit des Willens. Und freilich hat jeder Wille das Gute zum Gegenstand, wenigstens was als Gutes erscheint, aber der göttliche Wille hat das Gute zum Gegenstand, was zugleich das Wahre ist“ (GVI:441<sup>574</sup>). Nur Gott sei allmächtig, so dass er durch keine äußere Macht gehindert werde, und nur er sei *actus purus*, also frei von Leidenschaften, so dass er allein seiner Vernunft folgen könne. Wenn also „ein einsichtiges Wesen, und Gott vor allem (das Wesen von höchster Einsicht) das Beste wählt, so ist es deshalb um nichts weniger frei; im Gegenteil ist es *die vollkommenste Freiheit*, wenn man in keiner Weise gehindert ist, das Beste zu tun“ (LC 5, § 7).

Die Wahl, die Gott bei der Schöpfung der Welt getroffen hat, ist demnach die unbestreitbarste unter den unendlichen vielen Wahlmöglichkeiten: Sie ist die einzige, gegen die keine Vernunft etwas einwenden kann. Gottes Freiheit ist gerade deshalb vollkommen, weil sein Wille vollständig durch seinen Verstand gebunden ist, und diese Freiheit drückt sich darin aus, dass er die beste aller möglichen Welten in Existenz gesetzt hat. Eine logische Notwendigkeit hat dabei nicht vorgelegen, denn Gott *musste* nicht das eine Beste wollen aus dem logischen Grund der Widerspruchsfreiheit, sondern er *wollte* das eine Beste, weil er gütig und weise ist. „Der Wille wird durch eine völlig klare Einsicht in das Gute *determiniert*, aber er wird dadurch nicht im eigentlichen Sinne *nezessiert*“ (T, § 310; vgl. T, Hobbes' Werk, § 3).

Entsprechend der Theorie von Leibniz stehen sich also Freiheit im Sinne von Willkür, die denkmöglich, aber in der Realität nicht anzutreffen ist, und Notwendigkeit im Sinne von logischer Notwendigkeit, die das Denkmögliche und da-

---

<sup>574</sup> „Ut autem sapientia seu veri cognitio est perfectio intellectus, ita Bonitas seu boni appetitio est perfectio voluntatis. Et omnis quidem Voluntas bonum habet pro objecto, saltem apparens, at divina Voluntas non nisi bonum simul et verum“ (Causa Dei... , § 18; 1690).

mit auch die Realität begrenzt, einander abstrakt gegenüber. Vollkommene Freiheit und Notwendigkeit aus vernünftigmoralischen Gründen fallen dagegen ineinander. Weil das Notwendige das Gewollte und umgekehrt das Gewollte das Notwendige ist, können Gottes Wille und Gottes Verstand eine Einheit bilden und beide in gleichem Maße die Beschaffenheit der Welt bestimmt haben. Seine als getrennt vorstellbaren Vermögen Wille, Verstand und Allmacht finden ihre wesensmäßige Bestimmung nur im Bezug aufeinander: Sein *Wille*, der primär für seine Güte und Gnade steht, ist wesentlich an den *Verstand* und die *Vernunft*<sup>575</sup> gebunden, die primär Weisheit und Gerechtigkeit repräsentieren und den Sinn ihrer Tätigkeit im Willen finden. Seine *Allmacht*, die primär für Freiheit steht, ist wesentlich verbunden mit seinem Willen und seinem Verstand bzw. seiner Vernunft.

### *Gottes vollkommene Freiheit: Garantie für Heilsgewissheit*

Da Leibniz die vollkommene Freiheit Gottes konträr zu Ockham interpretiert, ergibt sich für ihn auch eine konträre Annahme hinsichtlich der Möglichkeit von Heilsgewissheit: Weil Gottes Freiheit vollkommen ist, und nur deshalb, ist sichergestellt, dass er das, was sein Wille tun will, auch tut: das objektiv Beste; „selbst wenn sich Gott dem Zufall nur in einigen Fällen und in bestimmter Weise überließe ... , selbst dann wäre er genau so unvollkommen wie die Gegenstände seiner Wahl; er verdiente kein uneingeschränktes Vertrauen“ (T, KA, VIII. Einw.). Das aber ist durch das Wesen Gottes

---

<sup>575</sup> Die heutzutage im deutschen Sprachraum übliche Unterscheidung zwischen Verstand und Vernunft hat sich erst im 18. Jahrhundert, vor allem durch die Philosophie von Kant, herausgebildet. Leibniz meint mit Vernunft (*raison*) hauptsächlich das Vermögen, vorgegebene Wahrheiten zu verketteln, mit Verstand (*entendement*) die eigenständige Quelle bestimmter, uns nicht durch die Sinne zugänglicher Wahrheiten (Metz 2001: 811 f.).

ausgeschlossen. Wenn der Mensch diesen Zusammenhang mit seiner Vernunft erkennt, sieht er die Welt nicht mehr als kontingent an. Er weiß, dass er in der objektiv besten Welt lebt. Daraus gewinnt er Vertrauen, obwohl es Übel in der Welt gibt<sup>576</sup> und obwohl er die Gründe für Gottes Wahl nicht im Einzelnen erkennen kann. Die Erkenntnis dieser Gründe muss ausgeschlossen sein, damit Heilsgewissheit und Naturwissenschaft nicht Blasphemie implizieren. Allerdings gibt es für Leibniz empirische Tatsachen, die beweisen, dass Gott die beste aller möglichen Welten erschaffen hat, nämlich die Existenz von Lebewesen (siehe S. 463).

Somit gibt es zwar für den einzelnen Menschen keine absolute Heilsgewissheit, aber jeder Mensch kann trotz aller Übel in der Gewissheit leben, dass Gott auf sein Schicksal geachtet und die Welt soweit möglich zu seinem Wohle eingerichtet hat: „Gott hat bei der Regelung des Ganzen auf jeden Teil Rücksicht genommen“ (Mon., § 60).

### *Göttliche und naturgesetzliche Ordnung*

Mit Hilfe der Unterscheidung von hypothetischer und logischer Notwendigkeit kann Leibniz auch das Problem lösen, dass es sowohl eine von Gott gewollte als auch eine naturgesetzliche Ordnung der Welt geben soll. In dieser Problemstellung zeigt sich seit der Renaissance der alte Widerspruch der christlichen Lehre zwischen dem gesetzgebenden und zugleich gnädigen Gott.<sup>577</sup>

---

<sup>576</sup> Auch die beste aller möglichen Welten *kann* nach Leibniz nicht frei von Übeln sein; metaphysische (Unvollkommenheit), physische (Leiden, Passivität) und moralische Übel (Sünde) gehören zu ihren notwendigen Eigenschaften. Zu Leibniz' Theorie des Übels in der Welt und seiner Lösung des Theodizee-Problems siehe T, §§ 21 f., 30-33, 116, 121, 124, 211, 239, 265, 273, 282, 288 f. u. 310, LaG: 57; vgl. O'Briant 1990.

<sup>577</sup> Vgl. Blumenberg 1966, 1974, Kötze 1993, Krohn 1977.

Leibniz' Lösung besteht darin, dass er die Naturgesetze als hypothetische Notwendigkeiten interpretiert und die geltenden Naturgesetze als diejenigen, welche die einfachsten und harmonischsten von allen überhaupt möglichen sind und somit Teil einer vollkommenen Ordnung.<sup>578</sup> So führt Leibniz' Versuch, „die Relevanz der Objektivität des Transzendenten mit der Relevanz der Objektivität der Naturgesetze zu vermitteln“ (Eisel 1991: 169), zu einer teleologischen Auffassung der kausalen Naturgesetze.

Eine entsprechende Naturauffassung liegt den Physikotheologien zugrunde, die sich seit dem siebzehnten Jahrhundert, vor allem in England, verbreiteten und erst an Einfluss verloren, nachdem Charles Darwin (1859) seine Evolutionstheorie veröffentlicht hatte.

## 8.2 Perzipierende Substanzen als universelle Seinsweise

Leibniz' Ontologie muss seiner Kosmologie entsprechen, aber er begründet sie nicht einfach aus dieser heraus. Vielmehr entwickelt er sie aus der Kritik anderer Ontologien, vor allem der dualistischen Ontologie Descartes'.

Im Folgenden erörtere ich zunächst, wie Leibniz durch den Ausschluss einer ausgedehnten Substanz zu der Überzeugung gelangt, alle geschaffenen Substanzen müssten zumindest *seelenähnlich* sein. Danach behandle ich, dass er als das Wesen dieser Substanzen, die er Monaden nennt, das Vermögen der *Perzeption* ansieht. Dabei konzentriere ich mich

---

<sup>578</sup> G VII: 343 f., GM V: 308, LA: 155, T, Einl. Abh., §§ 2 u. 20, T, § 359, VNG, § 11.

auf die Frage, wie er mittels seiner Theorie der Perzeption Substanzen zugleich als eigenständig und als verbunden zu einem universellen, optimalen System konzipieren kann. Schließlich lege ich dar, dass nach Leibniz jede Monade einen Eigenkörper besitzt, der aus anderen Monaden resultiert. Er ist das Organ ihrer einzigartigen Weise der Perzeption der Welt, und mit ihm zusammen konstituiert sie ein Lebewesen. Deutlich werden soll, dass Leibniz die Welt damit als ein System funktionaler, hierarchischer, durch sich selbst abgegrenzter Subsysteme konzipiert.

## **Ausschluss ausgedehnter Substanz, Rehabilitierung substanzialer Formen**

*Ausgedehntes ist ins Unendliche teilbar, also keine Substanz*

Descartes nimmt die Existenz zweier kategorial verschiedener Substanzen an: Es gebe denkende Substanzen (*res cogitans*) und eine körperliche Substanz (*res corporea*).<sup>579</sup> (Er beweist die Existenz einer ausgedehnten Substanz indirekt: Aus der Existenz der Idee der Vollkommenheit folgert er auf die Existenz Gottes. Aufgrund von dessen Wahrhaftigkeit müsse den Wahrnehmungen der denkenden Substanzen eine substanziale Realität zugrunde liegen.)<sup>580</sup> Die einzige wesentliche Eigenschaft der körperlichen Substanz sei Ausdehnung, weshalb Descartes sie auch *res extensa* nennt. Es gebe eine Vielzahl denkender Substanzen, aber nur eine einzige ausgedehnte Substanz (Prinzipien II, 23). Die einzelnen diskreten Körper seien diejenigen Teile dieser einen Sub-

---

<sup>579</sup> Vgl. Gosztanyi 1976: 247-250, Schütt 1989: 53 f.

<sup>580</sup> Siehe hierzu Descartes, Abhandlung IV, Meditationen VI; vgl. Röd 1995.



stanz, die zusammenhängend bewegt würden: „Ich verstehe hier unter *einem* Körper oder *einem* Teile der Materie alles das, was gleichzeitig übergeführt wird, wenn es auch aus vielen Teilen besteht“ (ebd.: 25). Demnach ist Bewegung das Prinzip der Unterteilung der körperlichen Substanz und der Individuation von Körpern.

Leibniz' Hauptargument<sup>581</sup> gegen Descartes' Behauptung, eine *res extensa* sei eine Substanz, ist ein metaphysisches, welches er vollständig erstmals in seiner Korrespondenz mit dem Cartesianer Arnauld entwickelt. Leibniz argumentiert, jeder ausgedehnte Körper sei teilbar und also aus einer Mehrzahl ausgedehnter Teile zusammengesetzt; also sei „der Begriff der Ausdehnung nicht ursprünglich, sondern weiter auflösbar. In dem Begriff des Ausgedehnten liegt, daß es ein kontinuierliches Ganzes ist, in dem eine Mehrheit gleichzeitig existiert“ (BKP, zu Art. 52 / H I: 301). Folglich könne ein ausgedehnter Körper bestenfalls aus einer Mehrzahl ausgedehnter Substanzen bestehen, nicht aber eine Substanz sein (LA: 187). Nun seien aber die Teile eines ausgedehnten Körpers wiederum ausgedehnt, also wiederum teilbar usw. ad infinitum (LA: 197, 199), so dass man nie zu einem Teil gelange, der einfach und nicht zusammengesetzt sei: Jeder Teil eines ausgedehnten Körpers ist wiederum ein Aggregat und „dies wird vielmehr kein wirkliches Wesen [estre reel] sein, weil die Teile, die es zusammensetzen, derselben Schwierigkeit unterworfen sind, und weil man niemals zu einem wirklichen Wesen kommt, denn dem durch Anhäufung Seienden [estres par aggregation] kommt nur soviel Wirklichkeit [réalité] zu wie seinen Bestandteilen“ (LA: 187; vgl. LA: 255, H II: 342).

---

<sup>581</sup> Auf Leibniz' formal-logische und physikalische Argumentation gehe ich nicht ein. Siehe hierzu z. B. Leibniz, BKP, zu Teil I, zu Art. 52. Ausführlicher zu Leibniz' Argumentation gegen die cartesianische Annahme einer ausgedehnten Substanz siehe Sleight 1990.

Die Charakterisierung einer Substanz durch Ausdehnung ist für Leibniz deshalb metaphysisch unzutreffend. Der Begriff der ausgedehnten Substanz enthalte den Widerspruch, niemals zu einem Ding gelangen zu können, welches die Voraussetzung dafür erfülle, eine Substanz zu sein: nämlich einfach zu sein und somit aus sich selbst heraus zu bestehen. „(I)ch halte den identischen Satz ... für ein Axiom, nämlich daß *das, was nicht wirklich ein Wesen ist, auch nicht wirklich ein Wesen ist*“ (LA: 257 / April 1687; vgl. G II: 304). Descartes' ausgedehnte Substanz erweise sich so als Hypostasierung der idealen mathematischen Körper; denn diese seien so *gedacht*, dass sie bis ins Unendliche in beliebiger Weise geteilt werden könnten (H II: 352 / an de Volder, 1705).

### *Substanzielle Formen: Grundlage der Körper und universelle Seinsweise*

Wenn Ausdehnung keine Eigenschaft einer Substanz sein könne, dann könnten den Vorstellungen ausgedehnter Dinge im Denken nicht ausgedehnte Substanzen in der extramentalen Realität entsprechen. Damit stellt sich die Frage, ob solchen Vorstellungen überhaupt eine extramentale Realität zugrunde liegt und wenn ja, welcher Art diese ist.

In seiner reifen Philosophie<sup>582</sup> ist für Leibniz zweifellos eine extramentale Realität vorhanden, die den Vorstellungen von Körpern – ausgenommen Phantasiegebilde wie Kentauren und Dinge in Träumen – in irgendeiner Weise entspricht.<sup>583</sup>

---

<sup>582</sup> Die reife Phase von Leibniz' Philosophie beginnt für Adams (1994: 217) zirka 1686 mit dem *Discours de Métaphysique* und der Korrespondenz mit Arnauld, für Robinet (1986: 8-11) nach 1680.

<sup>583</sup> Zu Leibniz' Kriterien für die Unterscheidung wohlgegründeter von imaginären Phänomenen vgl. seine Schrift *Über die Methode, reale Phänomene von imaginären zu unterscheiden* (H II: 123-128 / G VII: 319-322) u. G II: 450, G III: 72, H II: 347, NE IV, 4, § 5. Zur Interpretation siehe Breger 1989: 81, Cassirer 1966a: 108 f., Kaehler 1979: 42.

Diese Annahme begründet er theologisch damit, dass die Welt als beste aller möglichen eine maximale Mannigfaltigkeit darstelle. So antwortet er auf Fouchers Frage (G IV: 489 / Foucher an Leibniz, Sep. 1695), ob es nicht der Würde Gottes mehr entspreche, statt der prästabilierten Harmonie anzunehmen, Gott rufe alle Gedanken und Modifikationen der Seele hervor, ohne dass es nutzlose Körper gebe, die die Seele weder bewegen noch erkennen könne: „Die Antwort ist einfach. Es ist so, dass Gott gewollt hat, dass es lieber mehr als weniger Substanzen gibt, und dass er es für gut gehalten hat, dass diese *Modifikationen* mit irgendeiner Sache von draußen übereinstimmen. Es gibt überhaupt keine *unnütze* Substanz; sie [die Substanzen] wirken alle mit am Plan Gottes“ (G IV: 496<sup>584</sup>).

Leibniz' Ablehnung der Theorie einer ausgedehnten Substanz zielt nicht darauf, eine substanzielle Grundlage der Vorstellung von Körpern überhaupt zu leugnen; denn dann müsste man entweder meinen, die Vorstellung einer körperlichen Außenwelt sei eine vom vorstellenden Subjekt selbst erzeugte Imagination – was Leibniz selbst in seiner frühen Philosophie gesagt hatte<sup>585</sup> – oder man müsste wie Berkeley annehmen, die externe Ursache dieser Vorstellung sei „die geistige Substanz des dem Subjekt übergeordneten göttlichen Bewußtseins“ (Drechsler 1995: 113). Vielmehr geht es Leibniz darum zu zeigen: Wenn den Vorstellungen ausgedehnter Körper etwas Substanzielles in der extramentalen Realität

---

<sup>584</sup> „La réponse est aisée. C'est que Dieu a voulu qu'il y eust plustost plus que moins de substances, et qu'il a trouvé bon que ces *modifications* repondissent à quelque chose de dehors. Il n'y a pas point de substance *inutile*; elles sont concourues toutes au dessein de Dieu“ (Eclaircissement du nouveau systeme de la communication des substances ... , §§ 9 f.).

<sup>585</sup> In seiner frühen Philosophie vertritt Leibniz wie Berkeley einen monistischen *Spiritualismus*, dem zufolge Geister die einzigen erschaffenen Substanzen sind (vgl. Fußnote 594). Leibniz' frühe Texte zeigen nicht das geringste Interesse, etwas Substanzielles in den Körpern zu finden (Adams 1994: 236).

entsprechen *soll*, dann *muss man etwas für die Körper Konstitutives annehmen, das immateriell und nicht ausgedehnt ist*. Aus der Teilbarkeit und damit der Nicht-Substantialität des Ausgedehnten folgert er, „daß die Körper ohne Zweifel bloß etwas Imaginäres und Scheinhaftes wären, wenn es nur die Materie und deren Modifikationen gäbe“ (LA: 199<sup>586</sup>). Wenn ein materieller Körper eine substanzielle Grundlage haben soll, dann muss man nach Leibniz die infinite Teilung des Ausgedehnten verlassen und statt dessen „noch ein anderes Fundament seiner Wirklichkeit suchen, die sich auf diese Art – wenn man immer fortfahren muß zu suchen – niemals finden läßt“ (LA: 255 / April 1687; vgl. H II: 342). Weil sich die Grundlage der Körper nicht im körperlichen Sein finden lässt, *muss* man nach Leibniz annehmen, „dass es im Körper etwas gibt, das der Ausdehnung vorhergeht“<sup>587</sup> (G VI: 584<sup>588</sup>).

Das die Ausdehnung Begründende muss also von anderer Art sein als das Ausgedehnte. Wenn die substanzielle Grundlage der ausgedehnten Körper unausgedehnt und unteilbar und einfach sein müsse, dann könne sie nur so beschaffen sein wie der Geist oder die Seele des Menschen.<sup>589</sup> Das bedeutet eine Rehabilitation der aristotelischen Annahme *substanziel-*

---

<sup>586</sup> Nov. / Dez. 1686; im Original hervorgehoben.

<sup>587</sup> Kant (KrV: A 508-515) analysiert eine solche Art von Schluss in den Antinomien der reinen Vernunft und kritisiert sie als unzulässig, weil mit diesem Schluss ein regulatives Prinzip der Vernunft als konstitutives kosmologisches Prinzip behauptet wird. Der Begriff der Monade ist deshalb, was Kant (KrV: A 254) einen problematischen Begriff, das ist einer, „der keinen Widerspruch enthält, der auch als eine Begrenzung gegebener Begriffe mit andern Erkenntnissen zusammenhängt, dessen objektive Realität aber auf keine Weise erkannt werden kann.“

<sup>588</sup> „qu'il y a dans le corps quelque chose d'antérieur à l'étendue“ (Entretien de Philarete et d'Ariste ...). Vgl. NE IV, 3, § 6.

<sup>589</sup> LA: 187, 327 f. / Okt. 1687, Discours zum Brief sowie NSys: 23.

ler Formen oder Entelechien,<sup>590</sup> die von den meisten neuzeitlichen Philosophen zugunsten des Prinzips ausschließlich materialistisch-mechanistischer Erklärung verworfen worden war: „Die substantielle Einheit erfordert ein vollkommenes, unteilbares und auf natürliche Weise unzerstörbares Wesen ... , was man weder in der Gestalt noch in der Bewegung finden kann ... , aber sehr wohl in der Seele oder der substantiellen Form nach dem Beispiel von dem, was man *Ich* nennt“ (LA: 197 / 1686); „man muß notwendigerweise etwas annehmen, das man substantielle Form nennt, und das auf irgendeine Weise der Seele entspricht“ (LA: 155<sup>591</sup>).

Leibniz fasst 1695 den Entwicklungsprozess seiner philosophischen Position so zusammen: „Zuerst, als ich mich von dem Joche des Aristoteles befreit hatte,<sup>592</sup> hatte ich mich dem Leeren und den Atomen zugewendet, denn diese befriedigen die Einbildungskraft am meisten. Als ich aber – nach vielem Nachdenken – davon abgekommen war, sah ich ein, daß es unmöglich ist, *die Prinzipien einer wahrhaften Einheit* bloß in der Materie oder in dem, was sich passiv verhält, zu finden, weil hier alles nur eine unendliche Ansammlung oder Anhäufung von Teilen ist. Die Vielheit kann nämlich ihre Realität nur von den *wahrhaften Einheiten* haben, die anderswoher kommen und etwas ganz anderes sind, als die Punkte, von denen feststeht, daß aus ihnen das *Kontinuum* nicht zusammengesetzt sein kann; daher war ich, um *diese wirklichen Einheiten* zu finden, genötigt, auf ein formales Atom

---

<sup>590</sup> Den Begriff Entelechie hat wahrscheinlich Aristoteles geprägt. Er ist zusammengesetzt entweder aus *entelés* bzw. *entelôs échein*: das Vollkommene bzw. auf vollkommene Weise haben oder aber aus *en télos échein*: das Ziel, die Vollendung in sich haben. (Franzen & Georgulis 1972: 506)

<sup>591</sup> Begleitschreiben zum Brief vom Juli 1686. Vgl. DM, § 12, LA: 187 / 1686.

<sup>592</sup> Leibniz hatte 1668 die substanziellen Formen der aristotelisch orientierten Scholastiker unter dem Einfluss der 'Modernen' aus seinen philosophischen Überlegungen zugunsten einer ausschließlich mechanischen Erklärung verbannt (Robinet 1986: 245).

zurückzugreifen, da ein materielles Etwas nicht gleichzeitig materiell und völlig unteilbar sein kann bzw. ausgestattet mit einer wahrhaften Einheit. Ich mußte also *die substantiellen Formen*, die heutzutage so verschrien sind, zurückrufen und gleichsam rehabilitieren; das aber mußte in einer Weise geschehen, die sie verständlich machte und die den Gebrauch, den man von ihnen machen soll, von dem Mißbrauch unterschied, den man damit getrieben hat“ (NSys: 22 f.).<sup>593</sup>

In seiner reifen Philosophie läßt Leibniz neben den eigentlichen Seelen oder Geistern deshalb auch seelenähnliche Substanzen zu. Beide Arten von Wesen bezeichnet er, da beide *Einheiten* sind, als Monaden: „Monas ist ein griechisches Wort, das 'Einheit' bedeutet oder das, was eins ist“ (VNG, § 1). „Die Monaden sind also die wahrhaften Atome der Natur und ... die Elemente der Dinge“ (Mon., § 3). An die Stelle der sogenannten *spiritual theory* tritt damit die sogenannte *monadological theory* (Sleigh 1990: 96<sup>594</sup>).

Der Ausschluss einer ausgedehnten Substanz und die Annahme substanzieller Formen hat für Leibniz' Philosophie hohe Bedeutung. Sie ermöglichen es, die Welt ontisch als einheitlich zu konzipieren, nämlich die monistische Theorie aufzustellen, dass *alle* Substanzen dieselbe Seinsweise aufweisen.

### *Körper als wohlgegründete Phänomene*

Die ausgedehnten, materiellen Körper und ihre Eigenschaften bestimmt Leibniz als wohlgegründete Phänomene: „Ausdehnung aber und in ihr Masse oder Undurchdringlichkeit zusammen mit den übrigen darin entstandenen körperlichen

---

<sup>593</sup> Vgl. H II: 459 / an Remond, Jan. 1714.

<sup>594</sup> Für die vier Substanztheorien, die bei Leibniz nachweisbar sind, hat Sleigh (1990: 96) die folgenden Bezeichnungen eingeführt: „the spiritual theory, the corporeal substance theory, the modified corporeal substance theory, and the monadological theory.“ Zur kurzen Charakterisierung dieser Theorien siehe Sleigh 1990: 98-101.

Prädikaten, die für viele eine körperliche Substanz zu konstituieren scheinen und von anderen für absolut reale Qualitäten gehalten werden, erachte ich in Wahrheit mit vielen früheren Weisen lediglich als Phänomene – allerdings als wohlgegründete und nicht als täuschende“ (G VII: 467 f.<sup>595</sup>).

Materielle Körper seien *wohlgegründete* Phänomene im Gegensatz zu imaginären, weil bzw. wenn sie aus einer substanziellen Realität, den Monaden, *resultierten*: „Ich ... hebe den Körper nicht auf, sondern *reduziere* ihn nur auf das, was er *ist*, indem ich nachweise, daß die körperliche Masse, von der man annimmt, daß sie noch etwas andres außer den einfachen Substanzen enthält, keine Substanz ist, sondern eine Erscheinung, die aus den einfachen Substanzen, welche allein Einheit und absolute Realität haben, resultiert“ (H II: 349 / an de Volder, 1705).<sup>596</sup>

Leibniz bestimmt Körper, wenngleich er sich wiederholt anders äußert,<sup>597</sup> genaugenommen konsequenterweise nicht als Aggregate von Monaden: „Um aber genau zu sprechen, so setzt sich die Materie nicht aus den konstitutiven Einheiten *zusammen*, sondern resultiert aus ihnen, da die Materie oder die ausgedehnte Masse nur eine sachlich wohlbegründete Erscheinung ist, wie der Regenbogen oder die Nebensonne, und alle Realität lediglich den Einheiten zukommt. ... Die substantiellen Einheiten aber sind nicht die *Teile*, sondern die

---

<sup>595</sup> „Extensionem vero et in ea Molem seu impenetrabilitatem cum caeteris corporeis praedicatis inde ortis, quae multis substantiam corpoream constituere videntur et aliis qualitates habentur reales absolutae, revera cum multis antiquis sapientibus non nisi phaenomena esse arbitror bene fundata quidem neque fallentia“ (an Tolomei, Dez. 1705). Vgl. G VII: 344 / Antibarbarus physicus, G VII: 564 / an Kurfürstin Sophie, Okt. 1705, H II: 128/ Über die Methode, reale Phänomene von imaginären zu unterscheiden, 1690.

<sup>596</sup> Vgl. H II: 324 / an de Volder, Juni 1703, NSys: 28.

<sup>597</sup> Siehe z. B. LA: 361 / März 1690, FC-nouv.: 322 / an Fardella, März 1696, H II: 467 f. / an Remond, Entwurf, 1714.

*Grundlagen der Erscheinungen*<sup>598</sup> (H II: 343 f. / an de Vol-  
der, Juni 1704).

Als *Phänomene* bezeichnet er die Körper, weil ihr Vor-  
handensein ein perzipierendes<sup>599</sup> Wesen voraussetze. So gelte  
zum Beispiel für die materiellen Körper, die der Mensch per-  
zipiere: „Unser Verstand erschafft das Phänomen“ (C 528<sup>600</sup>).  
Die Monaden, aus denen ein materieller Körper resultiere,  
existierten und seien Einheiten unabhängig davon, dass sie  
perzipiert würden (*unum per se*); aber ein Körper resultiere  
aus ihnen nur aufgrund der Perzeption anderer Monaden, die  
zum Inhalt hätten, dass eine bestimmte Vielheit von Monaden  
als materieller Körper<sup>601</sup> und als von anderen Körpern abge-  
grenzte körperliche Einheit erscheine (*unum per accidens*).  
(Bestimmte materielle Körper, nämlich Lebewesen, sind nach  
Leibniz allerdings *unum per se*; siehe S. 452.)

---

<sup>598</sup> Welchen ontologischen Status Leibniz Körpern zuspricht bzw. wie  
er das Verhältnis von Monaden und Körpern bestimmt, wird kontro-  
vers diskutiert. Siehe hierzu Adams 1994: 217-261, Cassirer 1966c: II:  
Fußnote 390, 1966a: 81-112, Furth 1976: 115-123, Hartz 2001,  
Hartz & Cover 1988, Holz 1992: 128-130, Jolley 1986, Kaehler 1979:  
27-35, 41-46, McRae 1978: 126-145, Rombach 1966: 365 f., Ross  
1984, Sleight 1990: 110-115.

<sup>599</sup> Auf das Vermögen der Perzeption und seine Grade gehe ich im  
nächsten Kapitel ein.

<sup>600</sup> „Notra Mens phaenomenon facit“. Vgl. G VII: 344 / Antibarbarus  
physicus.

<sup>601</sup> Materielle Körper sind in einer Welt, deren perzipierende  
Substanzen endlich sind, *notwendige* Phänomene (Dut. II, p. I, 228,  
NE IV, 4, § 5, T, § 124). Vgl. Cassirer 1966c: II: Fußnote 390, Deleuze  
2000: 139, Gurwitsch 1974: 363-368, Holz 1992: 130, Kaehler 1979:  
41, König 1946.



## **Perzeption: Prinzip abgegrenzter Individualität und universeller Verbundenheit**

### *Selbsttätigkeit als universelles Prinzip*

Ausdehnung kann für Leibniz keine Eigenschaft einer Substanz sein. Die ausgedehnten materiellen Körper, die Descartes als Teile einer eigenständigen Substanz (*res extensa*) ansieht und den denkenden Substanzen (*res cogitans*) gegenüberstellt, müssen deshalb ontologisch als Phänomene angesehen werden. Die wesentliche Eigenschaft aller Substanzen ist nach Leibniz das Vermögen der Tätigkeit: „Die *Substanz* ist ein der Tätigkeit fähiges Wesen“ (VNG, § 1). Das Vermögen einer Tätigkeit sei eine Kraft; also hätten alle Substanzen sowie die aus ihnen resultierenden Körper eine immanente Kraft (De ipsa natura, § 7).

Auch Descartes spricht von dem Vermögen der Tätigkeit, schreibt dieses aber nur den menschlichen Seelen zu (Denken und freier Wille). Den ausgedehnten Körpern dagegen spricht er, obwohl er sie als Substanzen ansieht, kein Vermögen spontaner Tätigkeit zu; deren Veränderungen interpretiert er als Folge äußerlich verursachter Bewegungen. Damit stehen sich in der Welt zwei inkommensurable Bewegungsformen gegenüber: spontanes Denken und äußerlich verursachte Ortsbewegung. Für Leibniz dagegen muss alles Substanzielle ontisch von derselben Art sein, weil nur dann die Welt eine Einheit bilde. Wenn also die selbsttätigen menschlichen Seelen Denken und freien Willen aufwiesen, dann müsse alles Seiende eine dem Denken und Willen zumindest analoge – das heißt einerseits identische, andererseits unterschiedene – Eigenschaft haben. Diese müsse eine immanente, spontan und permanent wirkende Kraft sein, die sich in verschiedenen Bewegungsformen, geistigen oder körperlichen,

äußere.<sup>602</sup> Ohne die Annahme einer materiellen Körpern immanenten Kraft sei auch das Phänomen des elastischen Stoßes nicht erklärbar.<sup>603</sup>

Kraft ist in der Monadologie diejenige Eigenschaft, welche die vernunftbegabten Seelen der Menschen, die empfindungsfähigen Seelen der Tiere, die vegetativen Seelen der Pflanzen und die sonstigen substantziellen Formen besitzen,<sup>604</sup> wodurch die Analogie dieser Existenzformen begründet wird. Zudem ist Kraft diejenige Eigenschaft, welche die substantielle mit der phänomenalen Realität verbindet: Jede Monade besitze primitive, metaphysische Kraft, jeder materielle Körper, weil er aus Monaden resultiere, abgeleitete, physische Kraft.<sup>605</sup>

Da die erschaffenen Substanzen als endliche nicht absolut existierten, sondern in der universellen Harmonie aufeinander abgestimmt seien, könne sich ihre Kraft allerdings nicht nur im Tätigsein, sondern müsse sich auch im Erleiden äußern: Es ist „jede Substanz tätig und jede endliche Substanz leidend“ (H II: 321 / an de Volder, Juni 1703).<sup>606</sup> Erst durch das Zusammenspiel von Aktivität und Passivität sei das Wesen der Monaden vollständig bestimmt.<sup>607</sup>

### *Perzeption als Wesen jeder Monade*

Tätige Kraft oder Selbsttätigkeit ist in Leibniz' Ontologie dasjenige Prinzip, das alles Seiende eint. Diese Einheit ist allerdings zunächst einmal nur eine *formale, logische Einheit*,

---

<sup>602</sup> De ipsa natura, § 9, GM VI, 235 / H I: 256, NE II, 21, § 72, T, § 323.

<sup>603</sup> De ipsa natura, § 14, NE II, 21, § 4.

<sup>604</sup> Zu den Stufen monadischen Seins siehe S. 434 ff.

<sup>605</sup> H II: 325 / an de Volder, Juni 1703. Vgl. Breger 1989, Eisel 1991, Nobis 1966, Rang 1998 dazu, wie Leibniz mit dem Begriff der Kraft die Verbindung zwischen Substanzen und materiellen Phänomenen bzw. zwischen Seelen- und Maschinenparadigma herstellt.

<sup>606</sup> Vgl. H I: 259 f. / Spec. dyn., 1695.

<sup>607</sup> G II: 252 / H II: 327 / an de Volder, Juni 1703.

insofern Kraft als gemeinsame Eigenschaft der Elemente einer Klasse fungiert, nämlich der Klasse der Seienden. Worin aber besteht diese Einheit *semantisch*?

Leibniz schließt aus, dass sie in kausalen Wechselwirkungen besteht,<sup>608</sup> „da es nicht möglich ist, daß eine geschaffene Substanz auf eine andere einen Einfluß ausübt“ (NEII, 21, § 72). Die Verbindung müsse den Substanzen also immanent sein. Dieses immanente Prinzip der Verbundenheit dürfe es aber nicht mit sich bringen, dass die Substanzen, weil sie die Verbindung einer Vielheit herstellen, zusammengesetzt seien; denn für Substanzen sei Einfachheit wesentlich (LA: 257<sup>609</sup>). Diese innere Beschaffenheit, die die Tätigkeits- und Seinsweise aller Substanzen ausmache, sei die spontane Repräsentation<sup>610</sup> der äußeren Realität in der inneren Einheit. Diese spontane Repräsentation bezeichnet Leibniz als *Perzeption*. Durch das Streben oder Begehren<sup>611</sup> infolge der spontanen inneren Kraft jeder Substanz ergebe sich eine permanent selbsttätig fortschreitende Abfolge von Perzeptionen. Es „läßt sich in der einfachen Substanz nichts weiter als eben dies: Perzeptionen und ihre Veränderungen, finden, und alle ihre *inneren Tätigkeiten* können nur hierin bestehen“ (Mon., § 17).<sup>612</sup> Substanzielles Sein, und zwar jedes, bestehe darin und *nur* darin, die äußere Vielheit in der inneren Einheit in

---

<sup>608</sup> Kausale Wechselwirkungen bestimmt Leibniz aber als Prinzip der Verbindung zwischen den Körpern, begriffen als wohlgegründete Phänomene. Diese Wechselwirkungen beruhen auf den phänomenalen derivativen Kräften der materiellen Körper, welche in den ursprünglichen Kräften der substanziellen Monaden wohlgegründete seien. (H I: 256-261 / Spec. Dyn.)

<sup>609</sup> Zitiert auf S. 424 dieser Arbeit.

<sup>610</sup> Die gebräuchliche Übersetzung von französisch *perception* bzw. lateinisch *perceptio* mit *Vorstellung* hat den Nachteil, dass dieser Begriff Bewusstsein impliziert, Perzeptionen nach Leibniz aber gerade nicht bewusst sein müssen und sogar größtenteils unbewusst sind (siehe S. 434 ff.). Deshalb übernehme ich entweder *Perzeption* als Terminus technicus in die Übersetzung oder übersetze mit *Repräsentation*.

<sup>611</sup> Französisch: *appetit*, lateinisch: *appetitus*.

<sup>612</sup> Vgl. G VII: 502, VNG, § 2.

einer Abfolge von Zuständen zu repräsentieren: „Wenn man die Sache sorgfältig betrachtet, muss man sagen, dass es in den Dingen nichts als einfache Substanzen gibt und in ihnen Perzeption und Streben“ (G II: 270<sup>613</sup>).

In ihrer Perzeption realisiert jede Monade, immer zugleich, in zweierlei Hinsicht eine Verbindung. Erstes repräsentiere sie als substanzielle *Einheit* eine *Vielheit* von anderen Substanzen: „Der vorübergehende Zustand, der eine Vielheit in der Einheit oder in der einfachen Substanz einschließt und repräsentiert, ist nichts anderes als das, was man die Perzeption nennt“ (Mon., § 14<sup>614</sup>, Übersetzung T. K.). Zweitens werde in der Perzeption *Äußeres* und *Inneres* verbunden: Jede Monade „repräsentiert, wie in einer Art Zentrum, die außer ihr befindlichen Dinge“ (VNG, § 3<sup>615</sup>, Übersetzung T. K.). Dabei repräsentiere jede Monade die *Gesamtheit* der anderen Monaden: „Jede einfache Substanz enthält nämlich in ihren verworrenen Vorstellungen oder Gefühlen das Universum“ (T, § 403<sup>616</sup>).

### *Die Stufen der Perzeption*

Die Monaden zeigen, so Leibniz, Unterschiede im Grad der Vollkommenheit ihrer Perzeption. Diese Unterschiede seien nicht nur quantitative, sondern auch qualitative. Entsprechend der aristotelisch-thomistischen Ontologie nimmt Leibniz eine

---

<sup>613</sup> „Imo rem accurate considerando dicendum est nihil in rebus esse nisi substantias simplices et in his perceptionem atque appetitum“ (an de Volder, Juni 1704).

<sup>614</sup> „L'état passager qui enveloppe et représente une multitude dans l'unité ou dans la substance simple n'est autre chose que ce qu'on appelle la *Perception*“ (G VI: 608). Vgl. H II: 409 / an Bayle, 1702, VNG, § 2.

<sup>615</sup> „represente, comme dans une maniere *de centre*, les choses qui sont hors d'elle“ (G VI: 599).

<sup>616</sup> Vgl. G III: 623 / Beilage zum Brief an Remond vom Juli 1714 (zitiert auf S. 442 dieser Arbeit), LA: 361, 363 / März 1690 (zitiert auf S. 443), VNG, § 13.

Hierarchie von Stufen monadischen Seins an, in der die jeweils höhere Stufe durch ein ergänzendes Vermögen von der jeweils niedrigeren unterschieden ist. Zusammenfassend beschreibt er diese Stufen so: „Eine *Monad*e oder eine einfache Substanz enthält im allgemeinen Perzeption und Streben und ist entweder eine ursprüngliche *Monad*e bzw. *Gott*, in der der letzte Grund der Dinge liegt, oder sie ist eine abgeleitete, nämlich eine geschaffene *Monad*e, und die ist entweder mit Vernunft ausgestattet, nämlich *Verstand*, oder mit Empfinden ausgestattet, nämlich *Seele*, oder sie ist mit einer gewissen niedrigeren Stufe der Perzeption und des Strebens ausgestattet bzw. ein *Seelenanaloges*, das mit der bloßen Bezeichnung *Monad*e zufrieden ist, weil wir seine verschiedenartigen Stufen nicht erkennen“ (G VII: 502<sup>617</sup>).

Genauer charakterisiert Leibniz die Stufen der Perzeption bzw. monadischen Seins wie folgt:

(1) Die höchste *Monad*e, die *monas monadum*<sup>618</sup>, ist *Gott*. Er existiert aus sich selbst heraus. Das heißt, er ist eine ursprüngliche, nicht eine abgeleitete oder geschaffene *Monad*e – und der letzte Grund aller Dinge. *Gott* vermag jede *Monad*e von allen anderen zu unterscheiden. Er hat immer schon eine intuitive Kenntnis der vollständigen Begriffe aller in der Welt existierenden *Monad*en. Deshalb ist er – hier folgt Leibniz der aristotelisch-thomistischen Ontologie – reine Wirklichkeit, *actus purus*. Deshalb ist ihm auch Veränderung

---

<sup>617</sup> „*Monas* seu substantia simplex in genere continet perceptionem et appetitum, estque vel primitiva seu *Deus*, in qua est ultima ratio rerum, vel est derivativa, nempe *Monas Creata*, eaque est vel ratione praedita, *Mens*, vel sensu praedita, nempe *anima*, vel inferiore quodam gradu perceptionis et appetitus praedita, seu *anima analog*a, quae nudo *Monad*is nomine contenta est, cum eius varios gradus non cognoscamus“ (an Bierling, Aug. 1711).

<sup>618</sup> So haben schon Synesius, Sabellius und Giordano Bruno *Gott* bezeichnet (Eisler 1904: I: 683 f.).

fremd, da diese in der Ver-wirklichung von Möglichkeiten bestehen müsste.<sup>619</sup>

(2) An der Spitze der Hierarchie der geschaffenen Monaden stehen, Gott am nächsten, die *vernunftbegabten Seelen/Monaden* oder Geister (*esprits*) wie die Engel und die *Menschen*. Diese grenzen sich von den weniger vollkommenen Monaden dadurch ab, dass sie Perzeptionen haben, die nicht nur die anderen Seienden repräsentieren, sondern auch ihr eigenes Wesen perzipieren und also *selbstreflexiv* sind: „Man muß ... unterscheiden zwischen der *Perzeption*, oder dem inneren Zustand der Monade, sofern er die äußeren Dinge darstellt[,] und der *Apperzeption*, die das *Selbstbewußtsein* (*conscience*) oder die reflexive Erkenntnis dieses inneren Zustandes ist“ (VNG, § 4).<sup>620</sup>

Nur die vernunftbegabten Monaden *wissen*, was sie sind und was sie tun (DM, § 34): dass sie eine in sich gegliederte, synchrone Einheit einer Vielheit von bestimmten Vorstellungsinhalten sind. Demnach ist eine Ergänzung von Descartes' Grundlegung des Selbstbewusstseins erforderlich: „Ich bin mir nicht nur meiner selbst als des denkenden Subjekts, sondern auch meiner Gedanken bewußt und ebenso wahr und gewiß, als *ich* denke, wird auch *dieses* oder *jenes* von mir gedacht. Man kann somit die primitiven Tatsachenwahrheiten passend auf folgende zwei zurückführen: 'ich denke' und 'Mannigfaches wird von mir gedacht'.<sup>621</sup> Hieraus folgt nicht nur, daß ich existiere, sondern auch, daß ich auf mannigfache Art bestimmt bin“ (H I: 289<sup>622</sup>).

Zudem wissen die selbstbewussten Monaden, dass sie eine Identität im Wandel haben, weshalb sie moralische Identität besitzen. Sie sind *Personen*, wohingegen die nicht vernunft-

---

<sup>619</sup> Siehe G III: 72 / Beilage zum Brief an Bayle von Ende 1702?, H II: 395 / Rorarius, NE IV, 14, § 16, T, § 403, VNG, § 13.

<sup>620</sup> Vgl. LA: 333 / Okt. 1687, Discours zum Brief, Mon., §§ 14 u. 30.

<sup>621</sup> „Ego cogito, et: Varia a me cogitantur“ (G IV: 357).

<sup>622</sup> H I: 289 = BKP, zu Teil I, zu Art. 7. Vgl. NE IV, 7, 7.

begabten Monaden nur faktisch Einheiten im zeitlichen Wandel sind. „(I)ndem man sagt, die Seele des Menschen ist unsterblich, läßt man das fortbestehen, was die Identität der Person ausmacht, die dadurch ihre moralische Qualität erhält, daß sie das *Bewußtsein* oder das innere reflexive Wissen um ihre Beschaffenheit bewahrt: nur deshalb kann sie bestraft und belohnt werden. Für die Tierseele gibt es keine solche Erhaltung der Individualität, und darum halte ich es für richtiger zu sagen, die Tierseelen seien unvergänglich als sie seien unsterblich“ (T, § 89).<sup>623</sup> Damit ist aber nicht behauptet, dass eine selbstbewusste Monade ihr Entwicklungsgesetz kennt. Vielmehr wisse sie nur, dass sie ein Individuum sei, nicht aber, welches bestimmte Gesetz ihrer Individualität zugrunde liege.

(3) Die *nicht vernunftbegabten Monaden* haben nur das Vermögen zur Perzeption überhaupt: Sie repräsentieren die ihnen äußerliche Vielheit in ihrer Einheit. Innerhalb dieser Gruppe von Monaden muss man nach Leibniz zwei Stufen monadischen Seins unterscheiden. (3a) Die Monaden der höheren Stufe,<sup>624</sup> die Leibniz noch als *Seelen* bezeichnet und zu denen er die *Tiere* zählt, haben zwar weder Selbstbewusstsein noch Vernunft, aber immerhin merkliche, bewusste Perzeptionen (*perceptions remarquables / sensible*), also Empfindungen (*sentiment*). Durch die Empfindungen werden zwar nicht einzelne Monaden unterschieden, aber immerhin noch Körper als unterschiedene repräsentiert und klar, wenngleich nicht deutlich erkannt. Zudem werden aufeinander folgende Perzeptionen unterschieden und vergangene erinnert, wodurch eine Erkenntnis der faktischen Abfolge von Perzeptionen möglich ist; die Vernunftgründe für die Verkettung bleiben aber unerkannt. (3b) Die niedrigere Form der nicht vernunft-

---

<sup>623</sup> Vgl. DM, § 34, G VII: 535 / an des Maizeaux, Juli 1711, Mon., § 30, NSys: 26.

<sup>624</sup> Zur Charakterisierung der empfindungsfähigen Seelen vgl. DM, § 34, Mon., §§ 19 u. 26-29, T, § 403, VNG, § 5.

begabten Monaden, die „ganz einfachen Monaden (*Monades toutes nues*)“ (Mon., § 24),<sup>625</sup> zu denen nach Leibniz die *Pflanzen* gehören, weisen nur Perzeptionen auf, die für die perzipierende Monade unmerklich und somit unbewusst sind (*perceptions insensibles, petites perceptions*); insofern sind sie nur noch ein „Analogon zur Seele“ (H II: 376 / an Bernoulli, Nov. 1698). Sie repräsentieren die Mannigfaltigkeit der anderen diskreten, einzigartigen Monaden höchstens dunkel, das heißt als mehr oder weniger homogene Einheit. Alle ihre Perzeptionen fallen, wie bei einem Menschen im Zustand der Betäubung (Mon., § 24), unter die „große Zahl kleiner, gleicher und untereinander im Gleichgewicht stehender Perzeptionen, die nichts Hervorstechendes und nichts sie Auszeichnendes haben, sich der Beobachtung und der Erinnerung entziehen“<sup>626</sup> (LaG: 53).

Descartes und die Cartesianer machen nach Leibniz den Fehler, als individuelle Substanzen nur anzusehen, was Apperzeptionen hat, und deshalb alle nicht selbstbewussten Seienden unter die unbelebte ausgedehnte Substanz zu subsumieren (Mon., § 14; VNG, § 4), obwohl es eine Vielzahl nicht selbstbewusster Seiender gebe, die wie die selbstbewussten Seienden die Kriterien für eine individuelle, beseelte Substanz erfüllen: „In der natürlichen Perzeption [perception naturelle] und in der Empfindung genügt es, daß das, was teilbar und materiell ist und sich auf mehrere Wesen verteilt findet, in einem einzigen unteilbaren Wesen oder in einer mit einer wahren Einheit versehenen Substanz ausgedrückt wird“ (LA: 311<sup>627</sup>).

---

<sup>625</sup> Zur Charakterisierung der einfachen Monaden vgl. Mon., § 21, NE, Vorw. / GV: 47 f.

<sup>626</sup> Zu Leibniz' Argumenten dafür, dass unbewusste Perzeptionen existieren müssen, siehe EWI: 16, H II: 376 / an Bernoulli, Nov. 1698, LaG: 53, Mon., §§ 20 u. 23, NE, Vorrede / GV: 48, 51, NE II: 2, § 1, VNG, § 13.

<sup>627</sup> Okt. 1687, Discours zum Brief. Vgl. G III: 581 / an Bourguet, Aug. 1715, LA: 333 / Okt. 1687, Discours zum Brief, NE II: 21, § 72.



## *Sein als gesetzmäßige Abfolge von Perzeptionen*

Die Perzeption einer Monade sei nicht statisch, sondern verändere sich, und zwar bei jeder Monade auf besondere, ihrem Wesen entsprechende Weise, wobei jede transitorische Perzeption das gesamte Universum repräsentiere: „(D)ie Reihenfolge dieser Perzeptionen wird durch die besondere Natur jener Substanz geregelt, aber so, daß sie stets die ganze universelle Natur ausdrückt“ (T, § 403; vgl. T, § 291).

Die Abfolge der Perzeptionen einer Monade ist nach Leibniz nicht beliebig, sondern geordnet. In jeder Monade gebe es ein Gesetz der Abfolge ihrer Perzeptionen. Dieses Gesetz sei das beharrende Prinzip, das die Identität einer Monade ausmache, wohingegen ihre Perzeptionen sich permanent veränderten und eventuell nach einiger Zeit keine semantische Überschneidung mehr aufwiesen, weil die Monade die Welt nun auf vollständig andere Weise repräsentiere als in früheren Perzeptionen: „Alle Einzel-Dinge aber sind successiv oder der zeitlichen Aufeinanderfolge unterworfen ... Es gibt für mich in ihnen nichts Dauerndes, außer dem *Gesetz selbst*,<sup>628</sup> das eine ununterbrochene Folge in sich schließt“ (H II: 338 / an de Volder, Jan. 1704). Dieses Gesetz begründe die Identität und damit die Individualität einer Monade trotz der sukzessiven Vielfalt ihrer Zustände: „Dass es ein gewisses beharrendes Gesetz gibt, das die zukünftigen Zustände dessen, was wir als identisch begreifen, in sich schließt, das genau ist es, von dem ich sage, dass es eine identische Substanz konstituiert“ (G II: 264<sup>629</sup>).

Zudem gründe die individuelle Einheit jeder Monade darin, dass in allen ihren transitorischen Zuständen immer nur sie

---

<sup>628</sup> Vgl. aber NE, Vorw. / G V: 48.

<sup>629</sup> „Legem quendam esse persistentem, (id) quae involvat futuros ejus quod ut idem concipimus status, id ipsum est quod substantiam eandem constituere dico“ (an de Volder, Jan. 1704). Vgl. T, § 291.

selbst durch die ihr innewohnende, beharrende Kraft wirksam ist (vgl. Kaehler 1979: 20).<sup>630</sup>

Indem sich ihre Perzeptionen veränderten, könne eine Monade die äußere Vielheit auf die bestmögliche Weise repräsentieren: Sie könne sukzessive Verschiedenes mit der ihr maximal möglichen Klarheit repräsentieren und damit die Welt insgesamt vollkommener repräsentieren, als wenn sie nur eine statische Repräsentation der Welt wäre: „Jeder Zustand des Universums besäße, selbst wenn der vorhergehende dem folgenden an Vollkommenheit gleich wäre, stets nur eine begrenzte Vollkommenheit; denn alle beide zusammengenommen schließen mehr Vollkommenheiten ein, als der eine für sich allein. Schon um deswillen ist hier die Veränderung am Platze, damit es mehr Arten und Formen der Vollkommenheit gibt“ (H II: 488).<sup>631</sup>

Demnach wird die Welt, wie es für die bestmögliche Welt anzunehmen ist, mit der maximal möglichen Vollkommenheit repräsentiert, weil Gott seinen Geschöpfen ein immanentes, permanent tätiges Vermögen der Veränderung verliehen hat. Veränderung kann und muss zur Vollkommenheit der Welt beitragen, weil keine geschaffene Monade das gesamte Universum zugleich distinkt repräsentieren kann: „Die Seele kann jedoch unmöglich ihre ganze Natur deutlich erkennen und es sich zum Bewußtsein bringen, wie jene zahllose

---

<sup>630</sup> In *Neue Abhandlungen über den menschlichen Verstand* nimmt Leibniz zudem diachrone Individualität durch 'semantische' Überschneidung auf der unbewussten Ebene an: „Die unmerklichen Perzeptionen bezeichnen auch und konstituieren das identische Individuum, das durch Spuren oder Ausdrucksformen charakterisiert wird, die sie von den vorhergehenden Zuständen dieses Individuums aufbewahren und wodurch sie die Verbindung mit seinem gegenwärtigen Zustand herstellen; ein höherer Geist könnte diese Spuren erkennen, auch wenn das Individuum selber sie nicht bemerken würde, d. h., wenn es keine ausdrückliche Erinnerung mehr an sie besäße“ (NE, Vorw. / G V: 48). Vgl. Mon., § 72.

<sup>631</sup> H II: 488 = an Bourguet, April 1716. Vgl. Kaehler 1979: 51 f.

Menge kleiner Perzeptionen, die in ihr angehäuft oder besser konzentriert ist, in ihr gebildet werden: dazu müßte sie das ganze darin enthaltene Universum vollkommen erkennen, das heißt sie müßte ein Gott sein“<sup>632</sup> (T, § 403).<sup>633</sup>

Mit seiner Konzeption, dass Monaden nur in ihren sukzessiven Perzeptionen existieren, führt Leibniz die Konzeption des Aristoteles weiter, dass natürliche Seiende sich entelechetisch entwickelnde Seiende sind: Real existiert eine Monade, obwohl sie metaphysisch immer schon durch ihren vollständigen Begriff bestimmt ist, nur in ihren transitorischen Perzeptionen, in denen sie sukzessive die Bestimmungen ihres Begriffs verwirklicht. Prozessualität und Sein fallen zusammen. „In der Perzeption existiert die Substanz selbst als ihre eigene, obgleich stets unvollständige Realisation... und im Appetitus *wirkt* das 'Gesetz' (die übergreifende Einheit) als die über jede einzelne Bestimmtheit hinaus weitertreibende innere Fülle des 'vollständigen Begriffs'“ (Kaehler 1979: 27). Leibniz' Entwicklungskonzeption unterscheidet sich aber von der des Aristoteles dadurch, dass er meint, die gesamte Perzeptionsfolge sei festgelegt und im Prinzip, das heißt für einen unendlichen Verstand, logisch fassbar. Nach Aristoteles ist dagegen zwar das Ziel der Entwicklung von Naturdingen festgelegt, aber nicht der Entwicklungsvorgang im einzelnen.<sup>634</sup> Diese Differenz ergibt sich daraus, dass sich Monaden nach Leibniz *autonom* entwickeln, weil ihre Entwicklungsbedingungen in ihr Wesen *integriert* sind (vgl. S. 446 ff.).

---

<sup>632</sup> In dieser notwendigen Endlichkeit aller geschaffenen, endlichen Substanzen besteht für Leibniz, was er das metaphysische Übel nennt (T, §§ 21 u. 31).

<sup>633</sup> Vgl. H II: 395 / Rorarius, Mon., § 60, T, § 124, VNG, § 13.

<sup>634</sup> Zur Differenz zwischen Leibniz' und Aristoteles' Entelechiebegriff siehe Rudolph 1984: 53 f.

## *Die Einzigartigkeit jeder Monade*

Alle Monaden repräsentieren, so Leibniz, das gesamte Universum; insofern sind sie alle *identisch*: „Jede einfache Substanz ist ein Spiegel desselben Universums“ (G III: 623<sup>635</sup>). Dennoch seien die Monaden auch *einzigartig*. Ihre Einzigartigkeit kann also nur in der Weise ihrer Perzeption liegen, darin, *wie* sie die Gesamtheit der anderen Monaden repräsentieren: Es hat „jedes substantielle Ding, sei es Seele oder Körper, eine ihm eigentümliche [propre] Beziehung zu jedem anderen“ (NE II, 1, § 2).

Monaden *können* auf vielfache Weise in Beziehung zueinander stehen, weil sie endlich sind und somit nicht wie Gott das gesamte Universum vollkommen, also vollständig klar und distinkt, erfassen können. Es *muss* diese Vielfalt in Gestalt der einzigartigen Weise der Perzeption jeder Monade geben, weil es sonst in der Welt keine maximale Vielfalt gäbe, sondern eine einfältige, monotone Vielzahl; dann wäre die Welt aber nicht die beste aller möglichen Welten: „Die Entelechien müssen notwendig von einander abweichen und dürfen einander nicht gänzlich ähnlich sein, ja sie müssen die Prinzipien der Verschiedenheit enthalten, da sie ja nach ihrem Gesichtspunkt das Universum verschieden zum Ausdruck bringen. Eben dies ist ihre eigentliche Aufgabe, damit sie ebensoviele lebendige Spiegel der Dinge oder ebensoviele konzentrierte Welten sind“ (H II: 326).<sup>636</sup> Darin besteht eine wichtige Differenz zur neuplatonistischen Theorie: „So ist nicht, wie bei Plotin, Alles in Einem; in jedem Einzelnen spiegelt sich vielmehr Alles auf je andere Weise“ (Habermas 1992: 194 f.).

Perzeption ist ein universelles Vermögen, und in ihren Perzeptionen repräsentiert jede Monade die Welt als ganze. Insofern jede Monade Spiegel des Universums ist, sind alle

---

<sup>635</sup> „chaque substance simple est un miroir du même Univers“ (Beilage zum Brief an Remond vom Juli 1714).

<sup>636</sup> H II: 326 = an de Volder, Juni 1703. Vgl. Mon., § 9.

Monaden miteinander identisch. Aber, und das ist entscheidend, Perzeption tritt nicht einfach *allgemein* auf, sondern immer nur als eine *bestimmte* Innerlichkeit und damit als ein *bestimmtes* Außenverhältnis: Jede Monade ist ein einzigartiger Spiegel und Teil des Ganzen. Perzeption ist ein universelles Prinzip, aber Perzeptionen sind nicht allgemein beschreibbar, sondern einzigartig.

Worin genau besteht nun für Leibniz die Einzigartigkeit der Perzeption jeder Monade? Zunächst unterscheiden sich die Monaden in der für sie maximal möglichen Klarheit der Perzeption und das heißt im *Grad der Vollkommenheit*, mit dem sie das Universum perzipieren: „Nicht im Gegenstande also, sondern in der verschiedenen Art der Erkenntnis des Gegenstandes haben die Monaden ihre Schranken. Sie beziehen sich alle in verworrener Weise auf das Unendliche, auf das Ganze, sind jedoch durch die Grade der distinkten Perzeptionen begrenzt und von einander verschieden“ (Mon., § 60).

Zudem unterscheiden die Monaden sich in der *Perspektive* ihrer Perzeptionen. Die Klarheit der Perzeption differiert nicht nur zwischen den Monaden, sondern auch innerhalb der Perzeptionen einer Monade: Jede Monade repräsentiert bestimmte Teile des Universums deutlicher als andere, so „(d)añ jede Substanz das Universum gänzlich und genau ausdrückt, aber die eine deutlicher als die andere, vor allem jede im Hinblick auf bestimmte Sachen“ (LA: 361 / März 1690). Jede Monade perzipiert das Universum aus einer bestimmten Perspektive: „Jede einfache Substanz ist ein Spiegel desselben Universums, ... obwohl diese Perzeptionen der Geschöpfe nur in Beziehung auf wenig zugleich deutlich / unterschieden sein können und obwohl sie diversifiziert sind durch die Beziehungen oder sozusagen durch die Blickpunkte der Spiegel, wodurch ein und dasselbe Universum auf eine Unendlichkeit von Weisen durch ebenso viele lebendige

Spiegel vervielfältigt ist, deren jeder es sich auf seine Weise vergegenwärtigt“ (G III: 623<sup>637</sup>).

Die Rede von der Perspektive ist allerdings als eine Analogie zu verstehen, die eine substanzielle Eigenschaft anhand phänomenaler, nämlich räumlicher Unterscheidungen verdeutlicht. In moderner Terminologie würde man sagen, dass für jede Monade bestimmte Teile des Universums höhere *funktionale Bedeutung* haben als andere. (Leibniz selbst gebraucht den Begriff der Funktion (*fonction*) zum Beispiel in seinen 1702 verfassten „Betrachtungen über die Lehre von einem allumfassenden Geiste“.) Cassirer (1966a: 87) spricht davon, dass „die Individualität jeder Substanz in dem besonderen 'Ordnungsgesetz' besteht, nach welchem sie ihre Phänomene erzeugt“.

Schließlich unterscheiden sich die Monaden hinsichtlich des Gesetzes, das die Abfolge ihrer Perzeptionen begründet und damit bestimmt, welcher Teil des Universums für eine Monade in welchem Stadium ihrer Entwicklung von besonderer Bedeutung ist. Das *Entwicklungsgesetz* der Monaden ist nicht ein allgemeines, sondern ein einzigartiges Gesetz (T, §§ 291 u. 403; vgl. Poser 1984: 168 f.).

Wenngleich die Perzeptionen jeder Monade einzigartig seien, verhielten sie sich nicht beliebig zueinander, sondern stünden jederzeit in einem systematischen Ordnungszusammenhang: „Zwar kann dieselbe Sache auf verschiedene Weise repräsentiert werden, allein es muß stets darin eine genaue

---

<sup>637</sup> „chaque substance simple est un miroir du même Univers, ... quoique ces perceptions des Creatures ne sauroient être distinctes qu'à l'égard de peu de chose à la fois et qu'elles sont diversifiées par les rapports ou pour ainsi dire, par les points de veue des miroirs, ce qui fait qu'un même Univers est multiplié d'une infinité de façons par autant de miroirs vivans, chacun se representant à sa mode“ (Beilage zum Brief an Remond vom Juli 1714). Vgl. Mon., § 57, Nsys: 30 f., LA: 341 / Okt. 1687, Discours zum Brief an Arnauld. Vgl. auch Deleuze 2000: 146-150.

Beziehung zwischen Vorstellung [representation] und Sache [chose] und infolge dessen auch zwischen den verschiedenen Vorstellungen ein und derselben Sache enthalten sein. Die perspektivischen Projektionen, welche beim Kreise Kegelschnitte bilden, zeigen, daß sogar ein Kreis unter Umständen als Ellipse, als Parabel, als Hyperbel, selbst als ein anderer Kreis, als gerade Linie und Punkt vorgestellt werden kann. Nichts erscheint so verschieden und so unähnlich wie diese Figuren und dennoch stehen alle Punkte untereinander in genauer Beziehung. Ebenso muß man zugeben, daß jede Seele das Universum nach ihrem Blickpunkt vorstellt [se represente] und daß sie in einzigartiger Beziehung zu ihm steht; allein immer und immer liegt dem eine vollkommene Harmonie zugrunde“ (T, § 357).

Die Weise der Perzeption ist demnach zwar bei jeder Monade einzigartig, aber dennoch bilden alle geschaffenen Monaden zusammen eine harmonische Einheit, weil Gott die Geschöpfe nach dem Kriterium der Kompossibilität ausgewählt hat. Das Entwicklungsgesetz jeder Monade ist so beschaffen, dass es einzigartig ist und doch „in allen einzelnen Substanzen mit dem Gesamtgesetz übereinstimmt, das im ganzen Universum herrscht“ (H II: 338 / an de Volder, Jan. 1704). Indem jede Monade dasselbe Universum auf einzigartige Weise repräsentiert, „erhält man die größtmögliche Mannigfaltigkeit, die indes mit der größten nur möglichen Ordnung Hand in Hand geht, d. h. man erhält so viel Vollkommenheit, als nur möglich ist“ (Mon., § 58).<sup>638</sup> Die Welt ist die beste aller möglichen Welten, weil sie eine maximale Vielfalt enthält *und* eine geordnete Einheit dieser Vielfalt ist.

---

<sup>638</sup> Vgl. LaG: 58, H II: 349 f. / an de Volder, 1705.

*Identität des Prinzips von Einzigartigkeit und Verbundenheit:  
Perzeption*

Perzeptionen sind nach Leibniz die einzige Weise, in der eine Monade real existiert. Perzeption ist demnach genau genommen nicht die Tätigkeit einer Monade, sondern eine Monade ist identisch mit ihren Perzeptionen. Zu perzipieren ist nicht nur ein ontischer Vollzug der Monaden, sondern auch ihr ontologischer Charakter (Rombach 1966: 365). Das Wesen einer Monade besteht nicht darin, ohne Widerspruch zum Wesen aller anderen Monaden zu sein, aber ansonsten von diesen unabhängige und insofern absolute Eigenschaften zu besitzen; vielmehr besteht es ausschließlich in ihren repräsentativen Beziehungen zu den anderen Monaden. Alle ihre Eigenschaften sind also nicht absolut, sondern *relational*. So schreibt Leibniz an de Volder: „Die Lehre von den Attributen, der man heutzutage anhängt, billige ich nicht: denn wie soll ein einfaches absolutes Prädikat, wie man heute das Attribut faßt, die Substanz konstituieren? Auch finde ich in den Begriffen gar keine völlig absoluten Prädikate [paedicata plane absoluta], d. h. solche, die keine Beziehung [connexionem] zu andren Dingen einschließen“ (Juni 1703 / H II: 321; lateinisch nach G II: 249).

Die Monaden haben nicht etwa absolute Eigenschaften, durch die sie zunächst unabhängig von den anderen Monaden bestimmt sind und die dann in Abhängigkeit von den (Veränderungen der) anderen Monaden variieren, sondern jede Monade ist nur ein *Wesen mit einzigartigen Relationen* zu den anderen Monaden. Der Zusammenhang der Monaden ist ein innerer und nicht ein Zusammenhang der Kovarianz (Gurwitsch 1974: 4). Die Welt ist ein Ensemble von Individuen, die *einem* übergreifenden Gesetz unterliegen; sie werden durch dieses Gesetz aber nicht von außen determiniert, sondern entsprechen ihm mit ihren wechselseitigen Beziehungen,



die wiederum in ihrem inneren Wesen fundiert sind, von sich aus (Kaehler 1989: 399 f.).

Mit der Monadologie entwickelt Leibniz eine Ontologie, derzufolge das *Innere* zugleich das *Äußere ist*, und umgekehrt. Einerseits ist jede Monade für sich selbständig, nicht durch etwas anderes als durch sich selbst bestimmt: „Die Monaden haben keine Fenster, durch die etwas hinein- oder heraustrreten könnte. Die Bestimmungen können sich weder von den Substanzen loslösen, noch außerhalb ihrer sich ergehen ... Es kann daher weder eine Substanz, noch eine Bestimmung von außen in eine Monade eintreten“ (Mon., § 7; vgl. DM, §§ 32 f.). Andererseits bestehen diese immanenten Bestimmungen und inneren Zustände aber in nichts anderem als in den repräsentativen Beziehungen zu den anderen Monaden. Es verhält sich so, „daß das, was die Philosophen normalerweise äußerliche Bestimmung nennen, nicht aufhört, ebenso aus dem Begriff des Subjektes beweisbar zu sein, aber kraft der allgemeinen Verbindung zwischen allen Dingen“ (LA: 113 / Juli 1686, Entwurf).

Fensterlosigkeit und Bezogenheit, Abgegrenztheit und Verbundenheit widersprechen einander nicht, weil es eine „in jeder Substanz des Universums im voraus geregelte wechselseitige Beziehung“ (NSys: 31) gibt, weil die universelle Verbundenheit *in* jeder abgegrenzten Monade liegt. „Wenn ... eine tätige Substanz durch sich allein bestimmt wird, so folgt daraus in keiner Weise, daß sie durch die Objekte nicht erregt werden kann; ist doch die Vorstellung des Objektes in ihr selbst enthalten und trägt zu der Bestimmung bei. Sie also kommt nicht von außen und infolgedessen ist die Spontaneität ungeteilt darin enthalten“ (T, Ursprung d. Übels, § 20).

Wenngleich die Monaden alle ihre Eigenschaften ausschließlich selbsttätig hervorbringen, sind die äußeren Umstände für ihre Existenz nicht irrelevant, sondern schon in ihr Wesen integriert. „Die Seelen erkennen die Dinge, weil Gott ein

Prinzip in sie gelegt hat, das das, was außerhalb von ihnen liegt, verkörpert“ (LC 4, § 30).

Leibniz behauptet also, dass die Eigenschaften einer Monade nicht absolut, sondern relational sind, insofern ihre Eigenschaften stets in Beziehungen zu anderen Monaden bestehen, und er behauptet *zugleich*, dass Relationen intrinsisch sind, weil diese Beziehungen in der Monade enthalten sind.<sup>639</sup> Für Leibniz gibt es, entgegen der scholastischen Auffassung, keine extrinsische Bezeichnung, der nicht eine intrinsische Bezeichnung in *derselben* Sache zugrunde liegt.<sup>640</sup> Die ontologische Verfassung der Monaden besteht darin, einzigartig-autonom *und* in Beziehung zu allen anderen Monaden zu sein. Von den anderen Monaden unterschieden und abgegrenzt ist eine Monade nur durch die für sie charakteristische Perzeption. Entscheidend an der Konstruktion der Monadologie ist somit, dass das Prinzip der Differenzierung der Vielheit der Monaden, also das *Prinzip der abgegrenzten Individualität* des Einzelnen, *identisch* ist mit dem Prinzip des Zusammenhangs der Vielheit der Monaden, also mit dem *Prinzip der universellen Verbundenheit* aller Individuen. Beide Prinzipien manifestieren sich in den Perzeptionen. Das Wesen einer Monade besteht in der Einzigartigkeit ihres Bezugs auf alles andere, was sie selber nicht ist. Somit ist die *positive Charakterisierung* einer Monade *zugleich* die *bestimmte Negation* der Gesamtheit der anderen Monaden.

Insofern eine Monade in ihren Perzeptionen der anderen Monaden sich selbst 'erkennt', ist Perzeption eine *selbst-bezügliche* Tätigkeit: In ihren Perzeptionen repräsentiert sich eine Monade selbst durch die Repräsentation der anderen Monaden. Selbstbezüglichkeit, die zuvor nur als Selbst-

---

<sup>639</sup> Zu Leibniz' Theorie der Relationen und zur Kontroverse, ob er Relationen reduktionistisch behandelt, siehe Hintikka 1976: 160-168, Ishiguro 1976, Mugnai 1992, Rescher 1967: 71-79, 1981, 2003: 68-91.

<sup>640</sup> Ausführlicher hierzu siehe Knebel 2001, 2001a.

bewusstsein gedacht wurde, wird von Leibniz mit dem Perzeptionsprinzip als wesentliche Eigenschaft aller Substanzen gedacht – wenngleich sie bei vielen Substanzen nur als unbewusste Selbstbezüglichkeit und nur als metaphysisches Einheitsprinzip (substanzielle Form), nicht aber als bewusstes, moralisches Einheitsprinzip (Ich, Person) gegeben ist. Erst auf der Ebene der Apperzeption fallen Denkmodell und Wirklichkeit evident zusammen: „Ich stimme auch zu, daß es, um den Begriff einer individuellen Substanz zu beurteilen, gut ist, denjenigen zu befragen, den ich von mir selbst habe“ (LA: 141 / Juli 1686).

Die autonome Selbsttätigkeit der Monaden realisiert den Zusammenhang der Monaden aber nur, weil es eine in Gottes Wahl gegründete universelle und prästabilisierte Harmonie gibt, die den subjektiven Zuständen der Monaden zugleich Objektivität verleiht: „*Die Relationen* haben wie *die Wahrheiten* eine vom Geist abhängige Wirklichkeit, nicht aber vom Geist des Menschen, weil es einen höchsten Verstand gibt, der sie alle zu jeder Zeit bestimmt“ (NE II, 30, § 4).

## 8.3 Die Welt als Einheit organischer Subsysteme

### Monadisches Sein ist organisch

#### *Eigenkörper: Notwendige Organe der Perzeption*

Die Endlichkeit der geschaffenen Monaden ist nach Leibniz der Grund, weshalb selbst diejenigen Monaden, die wie die Menschen vernunftbegabt und somit zu nicht-sinnlichen Perzeptionen in der Lage sind, notwendigerweise Perzeptionen haben, in denen die anderen Monaden als materielle Körper repräsentiert werden. Nun sei es aber nicht nur so, dass jede Monade die anderen Monaden *als* materielle Körper repräsentiert, sondern auch so, dass sie diese *mittels* eines Körpers repräsentiert, der nur ihr selbst zugehört, ihr *Eigenkörper*<sup>641</sup> ist: „Alle endlichen Geister sind immer einem organischen Körper verbunden, und sie stellen die anderen Körper gemäß der Beziehung zu dem ihren dar“<sup>642</sup> (NE II, 15, § 11).<sup>643</sup>

Entsprechendes gilt für die nicht vernunftbegabten Monaden: Jede einfache Substanz repräsentiert in ihren Perzeptionen „den zu ihr gehörenden Körper und dadurch das ganze Universum nach dem für diese einfache Substanz geeigneten Gesichtspunkt“ (T, § 291); jede Monade besitzt eine individuelle repräsentative Natur, „die fähig ist, die außerhalb ihrer befindlichen Dinge durch deren Beziehung auf ihre Organe [organes<sup>644</sup>] auszudrücken“ (NSys: 30 f. / G IV: 484).<sup>645</sup>

---

<sup>641</sup> „corps propre“, heißt es VNG, § 3.

<sup>642</sup> Engeln schreibt Leibniz „subtile Körper“ zu (NE III: 6, § 21).

<sup>643</sup> Vg. T, Einl. Abh., § 10.

<sup>644</sup> Vermutlich verwendet Leibniz den Begriff *Organ* in der Bedeutung von griechisch *órganon*: Werkzeug. Dieser bezeichnet in der Regel

Demnach hat Gott jede Monade mit dem ihren Perzeptionen entsprechenden organischen Körper ausgestattet (Deleuze 2000: 160) und es gibt „im Universum nichts Oedes, nichts Unfruchtbares, nichts Totes, kein Chaos und keine Verwirrung außer dem Anscheine nach“ (Mon., § 69).

Von der Beschaffenheit der Organe des Eigenkörpers hängt es ab, zu welchem Grad der Klarheit von Perzeptionen eine Monade befähigt ist: „Besitzt nun die Monade zweckmäßige Organe, vermöge deren in den empfangenen Eindrücken und in den Perzeptionen, die diese wiedergeben, hervortretende und sich abhebende Unterschiede bestehen, ... so kann das bis zur Empfindung führen“ (VNG, § 4; vgl. LaG: 53).

Der Eigenkörper gehört einer Monade *wesentlich* zu, denn er ist für sie das *notwendige Organ*, um ihr Wesen, ihre einzigartige Weise der Repräsentation des gesamten Universums, zu verwirklichen und so als Individuum in die universelle Ordnung integriert zu sein; „die Geschöpfe ... würden, wenn sie frei und losgelöst von der Materie wären, damit zugleich aus der allgemeinen Verknüpfung [liaison universelle] gelöst und wie Abtrünnige von der allgemeinen Ordnung sein“ (H II: 73 / Princ. de vie<sup>646</sup>). „Die Seelen erkennen die Dinge, weil Gott ein Prinzip in sie gelegt hat, das das, was außerhalb von ihnen liegt, verkörpert“ (LC 4, § 30, Herv. T. K.).

Weil für Leibniz der Eigenkörper das notwendige Organ für die Perzeption jeder Monade ist, definiert er eine *vollständige Monade* oder Einzelsubstanz auch als „das gesamte Lebewesen oder etwas ihm Analoges, nämlich jegliche Form oder

---

das einfache Werkzeug im Unterschied zu *mêchanê*, dem zusammengesetzten Werkzeug (Mittelstraß 1981: 53).

<sup>645</sup> Vgl. G III: 357 / an Lady Masham, Juni 1704, § 13, H II: 73 / Princ. de vie, H II: 328 / an de Volder, Juni 1703, LA: 341 / Okt. 1687 / Discours zum Brief, Mon., §§ 25, 63, NE II, 15, § 11, T, § 124, VNG, § 3.

<sup>646</sup> Vgl. C 14 / Conséquences métaphysiques du principe de raison (Titel von Couturat), § 7, 1676.

Seele, die mit einem organischen Körper behaftet ist“ (H II: 373 / an Bernoulli, Sep. 1698).<sup>647</sup>

### *Lebewesen als körperliche Substanzen*

Leibniz bezeichnet Lebewesen, das sind Monaden zusammen mit ihrem Eigenkörper, als *körperliche Substanzen*.<sup>648</sup> Sleigh (1990: 96<sup>649</sup>) hat diese Auffassung *corporeal substance theory* im Unterschied zur *monadological theory* genannt. Wie aber kann Leibniz bestimmte materielle Körper als Substanzen ansehen, wenn er gegen Descartes argumentiert, ausgedehnte Körper könnten keine Substanzen sein, weil alles Ausgedehnte ins Unendliche teilbar sei? Leibniz argumentiert, belebte Körper seien deshalb Substanzen, weil sie *unum per se* seien, nicht wie unbelebte Körper *unum per accidens*.

Ein *unbelebter materieller Körper* oder allgemein 'zweite Materie' sei ein *Aggregat*: „Die zweite Materie ist ein aus mehreren körperlichen Substanzen Angehäuftes oder Zusammengesetztes, wie eine Herde aus mehreren Tieren zusammengesetzt ist“ (G III: 260<sup>650</sup>). Diese Materie sei zwar ein wohlgegründetes Phänomen, weil sie aus Monaden resultiere (siehe S. 428), aber deshalb nicht selbst eine Monade oder eine andere Art von Substanz. Unbelebte Körper resultierten zwar aus Monaden, von denen jede Einzelne mit ihrem Eigenkörper eine körperliche Substanz sei, seien aber deshalb nicht selbst körperliche Substanzen: „Also, ich will wahrhaf-

---

<sup>647</sup> Vgl. Cassirer 1966c: II, 449, Fußnote 491.

<sup>648</sup> G II: 252 / H II: 327 / an de Volder, Juni 1703, G VI: 550 / Princ. de vie, Eclairc., § 6, G VII: 501 / an Bierling, Aug. 1711.

<sup>649</sup> Vgl. Fußnote 594, S. 428 dieser Arbeit.

<sup>650</sup> „La matiere seconde est un aggregé ou composé de plusieurs substances corporelles, comme un troupeau est composé de plusieurs animaux“ (an Burnett, 1699). Vgl. G II: 205f. / an de Volder, Jan. 1700: G VII: 501 f. / an Bierling, Aug. 1711.

tig nicht [sagen], dass ein Stück Stein selbst eine körperliche Substanz ist, die beseelt ist oder ausgestattet mit einem Prinzip von Einheit und Leben; ja obwohl es von ihr [der körperlichen Substanz] überall etwas darin gibt und es kein Stück der Materie gibt, worin es weder Tier noch Pflanze gibt oder irgendeinen anderen organischen lebenden Körper, obwohl wir davon nur Pflanzen und Tiere kennen“ (G VI: 550<sup>651</sup>). Es sei falsch, wenn „man einen Teich voller Fische darum einen beseelten Körper nennt, weil jeder Fisch beseelt ist“ (H II: 64 / Princ. de vie). Denn ein unbelebter Körper enthalte das Prinzip seiner Einheit nicht in sich; es sei ihm äußerlich, er sei *unum per accidens*.

Auch wenn die Teile eines unbelebten Körpers, wie etwa in einem Marmorblock (LA: 195), unmittelbar aneinander grenzten oder wenn die Teile eines unbelebten Körpers gleichartig seien (NE III, 6, § 42), liege stets nur eine *Einheit durch Benachbarung* vor.<sup>652</sup> Die Einheit eines unbelebten Körpers gebe es, wie Benachbarung, nur in der phänomenalen Realität: „Denn die Monaden haben an und für sich freilich keine Lage zu einander – gemeint ist eine reale –, die über die Ordnung der Phänomene hinaus ginge“ (G II: 444<sup>653</sup>). Die Einheit eines unbelebten Körpers hat also ihren Grund nicht in ihm selbst, das heißt nicht in den körperlich Substanzen, aus denen er resultiert, sondern sie gründet in *anderen* Monaden, welche eine bestimmte Vielheit körperlicher Substanzen als einen unbelebten Körper perzipieren.

---

<sup>651</sup> „Ainsi, je ne veux pas à la verité qu'un morceau de pierre soit luy même une substance corporelle animée ou douée d'un principe d'unité et de vie; mais bien qu'il y en a par tout de telles là dedans, et qu'il n'y a aucune piece de la matiere, où il n'y ait ou animal ou plante, ou quelque autre corps organique vivant, quoyque nous n'en connoissions que les plant et les animaux“ (Princ. de vie, Eclairc., § 6).

<sup>652</sup> Siehe G II: 205f. / an de Volder, Jan. 1700, LA: 195 von 1686, LA: 329, Okt. 1687, Discours zum Brief, NE II, 12, § 7, NE III, 6, § 24.

<sup>653</sup> „Monades enim per se ne situm quidem inter se habent, nempe realem, qui ultra phaenomenorum ordinem porrigatur“ (an des Bosses, Mai 1712).

Ein *Lebewesen* oder eine körperliche Substanz sei ebenfalls zunächst einmal ein wohlgegründetes Phänomen. Folglich könne auch ein Lebewesen als Aggregat, als *unum per accidens* betrachtet werden. Aber einem Lebewesen sei immer auch ein Prinzip der Einheit *immanent*,<sup>654</sup> so dass es *unum per se* sei: „Jedes Tier und auch jede Pflanze ist eine körperliche Substanz, da sie in sich das Prinzip der Einheit hat, das bewirkt, dass es sich wirklich um eine Substanz handelt und nicht um ein Angehäuftes“ (G III: 260<sup>655</sup>).

Als dieses immanente Prinzip der Einheit bestimmt Leibniz die In-dividualität der *Zentralmonade* (VNG, § 3); so nennt er diejenige Monade, der ein bestimmter Körper als Organ für die Perzeption dient. Die In-dividualität eines Lebewesens gründet demnach darin, dass alle körperlichen Substanzen, aus denen der Eigenkörper einer Zentralmonade resultiert, *einer* Monade als notwendiges Organ für die Repräsentation des Universums dienen und deshalb dem Lebewesen wesentlich zugehören müssen.<sup>656</sup> Die Einheit der Lebewesen ist also eine *funktionale* Einheit und nicht eine räumliche; zwischen den Monaden bestehen „*nicht lokalisierbare Verbindungen*“ (Deleuze 2000: 167). Lebewesen sind als Körper wie unbelebte Körper beliebig teilbar, aber als funktionale Einheit sind sie in-dividuell, weil alle Organe des Eigenkörpers notwendig sind, um die Vollständigkeit der Repräsentation der jeweiligen Zentralmonade zu gewährleisten.

---

<sup>654</sup> Vgl. Sleigh 1990: 96-99.

<sup>655</sup> „chaque animal et chaque plante aussi est une substance corporelle, ayant en soy le principe de l'unité, qui fait que c'est veritablement une substance et non pas un aggregé“ (an Burnett, 1699). Vgl. G III: 579 / an Bourguet, Aug. 1715, H II: 327 / an de Volder, Juni 1703.

<sup>656</sup> Leibniz entwickelt in seiner Korrespondenz mit des Bosses in den Jahren 1712 bis 1716 die Theorie, bestimmte Körper hätten durch so genannte *substanzielle Bänder* mehr als nur phänomenale Realität. Auf diese Theorie gehe ich nicht ein, weil ich sie nicht als integralen Bestandteil seiner Philosophie ansehe. Vgl. Adams 1994: 300-303, Echelard-Dumas 1976: 173 ff., siehe aber Deleuze 2000: 180-182.



Das bedeutet nach Leibniz aber gerade nicht, dass der Eigenkörper einer Zentralmonade eine materielle Identität besitzt, das heißt seine materielle Zusammensetzung sich im Laufe der Zeit nicht verändert: „Man darf sich indessen nicht vorstellen – wie das manche durch ein Mißverständnis meiner Gedanken getan haben – daß jede Seele eine Masse oder ein bestimmtes Stück Materie hat, das ihr für immer zugeteilt wäre, und daß sie infolgedessen andre niedere Lebewesen besitze, die stets nur zu ihrem Dienst bestimmt wären. Denn alle Körper sind in einem immerwährenden Flusse begriffen, wie Ströme, und es treten unaufhörlich Teile ein und aus“ (Mon., § 71; vgl. NE II, 27, § 6).

Ebenso wenig bleibt der Eigenkörper im Laufe der Zeit strukturell identisch; auch seine Organisationsweise unterliegt einem ständigen Wandel (Mon., § 72). Was beharrt und seine diachrone (wie auch synchrone) Identität und damit seinen substanziellen Charakter ausmacht, ist seine Zentralmonade bzw. Seele und deren einzigartiges Entwicklungsgesetz: „Tatsächlich ist der organisierte Körper über einen Augenblick hinaus nicht derselbe: er ist nur sich selbst gleichwertig. Und wenn man sich nicht auf die Seele bezieht, so gibt es kein gleiches Leben und ebensowenig eine *vitale* Vereinigung. So bestünde diese Identität nur erscheinungsmäßig“ (NE II, 27, § 6; vgl. ebd., § 4).

In der Welt, so wie sie uns erscheint, gibt es somit einerseits körperliche Substanzen,<sup>657</sup> ja alles Substanzielle existiert in dieser Form: als Lebewesen; folglich müssen auch alle wohlgegründeten Phänomene materieller Körper aus körperlichen Substanzen resultieren. Andererseits gibt es, ebenfalls als wohlgegründete Phänomene, materielle Körper, die nicht selbst Lebewesen sind. Demnach vereint jede Monade in sich zwei Weisen der Perzeption wohlgegründeter Phänomene, das heißt zwei Weisen der Repräsentation der Vielheit der an-

---

<sup>657</sup> Ausführlicher zu Leibniz' Theorie körperlicher Substanzen siehe Adams 1994: 261-307.

deren Monaden: Die eine findet ihren Ausdruck als Perzeption eines funktional organisierten Systems, ihres Eigenkörpers, die andere als Perzeption eines kausalen Systems, der Welt als System physikalischer, unbelebter Körper. Beide Ordnungen von Phänomenen sind allerdings so gedacht, dass sie im Organischen fundiert sind, das, wie die Welt als ganze, eine Einheit von teleologischer und kausaler Ordnung ist.

### *Lebewesen als hierarchisch organisierte Einheiten*

Lebewesen sind nach Leibniz Vielheiten von körperlichen Substanzen, die durch den Bezug auf eine Zentralmonade eine funktionale Einheit bilden. Was für ein Lebewesen als ganzes gilt, gilt wiederum für seine Komponenten: Jede einzelne körperliche Substanz ist wiederum ein Lebewesen, das durch eine Zentralmonade organisiert ist: „(D)ie Glieder dieses lebenden Körpers aber sind wieder erfüllt von andren Lebewesen, Pflanzen, Tieren, von denen jedes wiederum seine Entelechie oder seine herrschende Seele hat“ (Mon., § 70).<sup>658</sup>

Demnach gibt es eine Hierarchie von körperlichen Substanzen und damit von Zentralmonaden innerhalb jedes Lebewesens. Lebewesen sind in Leibniz' Interpretation organisierte Systeme, Organismen, die wiederum in organisierte Subsysteme gegliedert sind, wobei die Subsysteme jeweils als die Organe des übergeordneten Systems fungieren. In lebenden Körpern besteht für Leibniz – so Cassirers Interpretation (1902: 410) – „eine Ueber- und Unterordnung und ein geregeltes Wertverhältnis der Einzeleinheiten ... Die niedere Form fügt sich als Mittel dem Zwecke des Gesamtorganismus ein und erhält von ihm aus ihre Bedeutung und ihre Stelle in der Verfassung des Ganzen.“

---

<sup>658</sup> Vgl. G II: 451, T, § 200, VNG, § 4.

Diese hierarchische Organisation eines Lebewesens besteht nach Leibniz aus unendlich vielen Stufen (G III: 260 / an Burnett, 1699). Zentralmonade zu sein ist demnach eine relative Eigenschaft in einem unendlich komplexen, hierarchisch organisierten, organischen System: „Und da der Körper eines Tieres aus anderen Tieren und Pflanzen zusammengesetzt sein kann, haben die Körper ihre eigenen Seelen oder ihre eigenen Einheiten, und es ist offensichtlich, dass diese Lebewesen, diese Einheiten oder diese primitiven Kräfte in ihrem kleinen Bereich herrschend sind, obwohl sie eingeordnet sind in den viel größeren Körper, in dem sie zusammenwirken, um die Organe zu formen“ (FC: 194<sup>659</sup>).

Leibniz begreift die funktionale Einheit der Lebewesen als ausgerichtet auf ihre jeweilige Zentralmonade. Insofern bestimmt er sie als '*von oben*' organisiert. Seine Theorie der Lebewesen ist eine Theorie über eine Kette dominanter, einheitsgebender Substanzen ineinandergeschachtelter Stufen organisierter Körper (Ishiguro 1998: 550).

Leibniz konzipiert Lebewesen aber zugleich als '*von unten*' organisierte Einheiten, denn er nimmt an, dass die körperlichen Substanzen, die der Zentralmonade als Organe dienen, durch sich selbst zu dieser Funktion bestimmt sind: Die Einzelseelen sind „in bestimmten Funktionen, die ihnen gemäß sind“ (LaG: 56; vgl. Mon., § 71). Leibniz schreibt den Organen Selbständigkeit hinsichtlich ihrer Funktionsweise zu und sieht diese Selbständigkeit sogar als notwendige Voraussetzung für die Realisierung der Gesamtfunktion an: „Denn auch ein mit einem anderen verbundenes Ding behält seine eigentümlichen Funktionen [*fonctions particulieres*], die im

---

<sup>659</sup> „Et comme le corps d'un animal peut estre composé d'autres animaux et plantes, les corps ont leurs âmes ou leurs unités propres, et il est manifest que ces animaux, ces unités ou ces forces primitives sont dominantes dans leur petit département quoyquelles soyent assujetties dans le corps plus grand dont elles concourent à former les organes“ (an Kurfürstin Sophie, Nov. 1701).

Verein mit den Funktionen anderer die Funktionen des Ganzen ergeben; wenn nämlich die Teile keine Funktionen hätten, so hätte auch das Ganze keine“ (LaG: 55<sup>660</sup>).

Die Organisation von Lebewesen als hierarchischen Systemen beruht also darauf, dass jedes Organ selbsttätig denjenigen Beitrag leistet, der einerseits seinem Wesen entspricht und andererseits für die Gesamtfunktion erforderlich ist.<sup>661</sup>

Holz interpretiert: „Jede Substanz ist Teil einer umfassenden Einheit und selbst Einheit an sich. Als Einheit ist sie wirkend, als Glied ist sie bewirkt. Sie kann als Einheit jedoch nur wirken, weil sie als Glied vom Ganzen getragen wird. Sie kann als Einheit nur bewirkt sein, weil sie als Einheit das Ganze in sich darzustellen vermag“ (1992: 117).

Auf diese Weise kann Leibniz die Annahme der Existenz hierarchisch organisierter, funktionaler Einheiten (Lebewesen) mit der Annahme der Eigenständigkeit jeder Substanz vereinbaren. „Der Organismus ist aus Teilen zusammengesetzt, die zueinander in Wechselbeziehung stehen, von denen jedes seine Individualität und seine Zweckbestimmung besitzt und mit der des Ganzen zusammenwirkt“ (Echelard-Dumas 1976: 167). Die Annahme, dass jede Monade das Universum auf einzigartige Weise repräsentiert, wird zu der Annahme, dass jede Monade Zentralmonade eines einzigartigen Organismus ist bzw. mit ihrem Eigenkörper innerhalb eines übergeordneten Organismus eine einzigartige Funktion erfüllt; Individualität bedeutet in Leibniz' System, „daß ich als Monade mich planvoll entwickle, in Harmonie mit anderen Monaden, eingeordnet in das Ganze als vernünftiger Ordnungszusammenhang“ (Schulz 1979: 166).

Die Annahme, dass die Monaden eine hierarchische Abfolge hinsichtlich des Grades ihrer Vollkommenheit bzw. der Klarheit ihrer Perzeption bilden (vgl. S. 434), bedeutet in der

---

<sup>660</sup> Französisch zitiert nach G VI: 536.

<sup>661</sup> Vgl. Deleuze 2000: 166-168, Duchesneau 2001: 346.

Theorie funktional organisierter Einheiten, dass Lebewesen mit unterschiedlich komplexer Organisationsweise und das heißt mit unterschiedlich großen durch sie dominierten Bereichen existieren: „Irgendein Wurm kann Teil meines Körpers sein, und unter meiner dominanten Monade, und derselbe Wurm kann ein anderes kleines [mit bloßem Auge nicht sichtbares] Tier in seinem Körper unter seiner dominanten Monade haben. Aber die Herrschaft und die Unterordnung der Monaden, betrachtet an den Monaden selbst, besteht nur in Graden von Vollkommenheit“ (G II: 451<sup>662</sup>).

Gemäß der Monadologie existieren also zwei Ordnungen der (substanziellen) Dinge, die sich in den Lebewesen überschneiden: Eine ganz traditionelle, lineare Ordnung, in der die individuellen Monaden nach dem Grad der Vollkommenheit ihrer Perzeption angeordnet sind, und eine neuartige, enkaptische, in der durch individuelle Monaden dominierte organische Körper ineinander geschachtelt sind.

(Nicht behandeln kann ich hier, wie sich bei Leibniz das Organische als Seinsstufe – und damit eine Theorie *funktionaler* Ordnung – ergibt in dem Versuch, zu vermitteln zwischen den von Descartes dualistisch geschiedenen Seinsformen 'Geist' einerseits und 'unbelebte Materie' andererseits – und damit eine Verbindung herzustellen zwischen der *moralischen*, durch Freiheit charakterisierten Ordnung der Vernunft einerseits und der *kausalen*, durch Notwendigkeit bestimmten Ordnung der physikalischen Natur andererseits.<sup>663</sup>)

---

<sup>662</sup> „Vermis aliquis potest esse pars corporis mei, et sub mei monade dominate, qui idem alia animalcula in corpore suo habere potest sub sua monade dominante. Dominatio autem et subordinatio monadum considerata in ipsis monadibus non consistit nisi in gradibus perfectionum“ (an des Bosses, Juni 1712).

<sup>663</sup> Siehe hierzu Eisel 1991: 169-174, 187 f., Kirchhoff 2002: 167. Einen strukturell entsprechenden Ort haben in Kants anti-metaphysischer Transzendentalphilosophie das ästhetische und das teleologische *Urteil* (siehe Kant, KdU; vgl. Bartuschat 1972, Eisel 1991).

## *Lebewesen als präexistente, natürliche Maschinen*

Leibniz bezeichnet Organismen auch als natürliche Maschinen. *Maschinen* seien sie, weil ihre Entwicklung mechanische Ursachen habe. Leibniz widerspricht allen Theorien – zum Beispiel denen von Aristoteles, More und Cudworth (vgl. S. 411) –, denen zufolge eine nicht-materielle Instanz die mechanischen Prozesse der Transformation eines Lebewesens beeinflussen, auslösen oder steuern soll: Man müsse vielmehr, „wofern man nicht sagen wolle, daß Gott selbst die organischen Körper durch ein immerwährendes Wunder forme, ... den Schluß ziehen ... , daß Gott die Dinge *praeformiert* habe, so daß die neuen Arten der Organisation [organisations nouvelles] nichts anderes sind als eine mechanische Folge einer vorausgehenden organischen Konstitution“ (T, Vorr. / G VI: 41).<sup>664</sup> Leibniz verbindet also Präformations- und Epigenesistheorie der Embryonalentwicklung, womit er zugleich beiden Theorien widerspricht. (Ausführlicher hierzu siehe S. 483.)

Leibniz darf demnach nicht als Vertreter eines Vitalismus oder Wegbereiter des Neo-Vitalismus<sup>665</sup> angesehen werden.<sup>666</sup> Auf Leibniz' Organismusbegriff trifft – wenngleich ihm die Annahme von Entelechien zugrunde liegt – gerade nicht zu, was Bertalanffy (1932: 80) als Fehler des Vitalis-

---

<sup>664</sup> Siehe auch G II: 314, G III: 635, G VI: 40, GM III-2: 884, H II: 71, LaG: 52, Mon., § 74, T, § 90. Vgl. Bouveresse 1992: 11-17, Cassirer 1966: 24 f.

<sup>665</sup> Im Vitalismus wird angenommen, Lebewesen würde durch ein besonderes Prinzip, eine *Lebenskraft* geformt, die die materiellen Komponenten selektiere und arrangiere; Wolff (1759) spricht von einer *vis essentialis*, Blumenbach (1781) von einem Bildungstrieb (*nisus formativus*). Im Neovitalismus von Driesch (1905) wird statt dessen ein organisierender *Vitalfaktor* (Entelechie oder Psychoid) angenommen. Zum (Neo-)Vitalismus siehe Alverdes 1936, Bertalanffy 1932, Driesch 1905, Hempel & Oppenheim 1948: 145 f., Lenoir 1982, Phillips 1970, Wolters 2004d.

<sup>666</sup> Ebenso interpretieren Cassirer 1966: 22-24, Deleuze 2000: 167, Mittelstraß 2004a: 925. Vgl. Bouveresse 1992: 16 f., Dulieu 1969.

mus bezeichnet,<sup>667</sup> nämlich „daß er die organische Ganzheit nicht im lebendigen System selber suchte, sondern in einer zu dessen atomistischen Teilen aus dem Unräumlichen hinzutretenden Entelechie.“ Denn Atome oder ähnliche Dinge, die durch ein äußerliches Prinzip in ihrer Lage, Bewegung etc. bestimmt werden, schließt Leibniz explizit aus in seiner Kritik des neuzeitlichen Atomismus und von Lockes Ontologie (siehe S. 399).

Entsprechend kritisiert Leibniz (*Animadversiones Stahlii*<sup>668</sup>) auch die vitalistische, psycho-somatische Theorie von Georg Ernst Stahl (1707), der Größe, Gestalt und Bewegung von Materieteilchen für nicht ausreichend hält, um die Vorgänge im lebenden menschlichen Organismus zu erklären, und deshalb im Anschluss an Johann Baptiste van Helmont die Auffassung vertritt, eine Seele leite die Funktionen und die Strukturierung ihres Leibes, der ihr Organ sei, und nichts in einem Lebewesen erfolge ohne bewusste oder unbewusste Einwirkung dieser Seele. (Der Streit beruht darauf, dass Stahl Leibniz einen Dualismus vorwirft, weil er Leibniz' prästabilisierte Harmonie so interpretiert, als bestünde sie zwischen zwei verschiedenartigen Substanzen; Leibniz dagegen wirft Stahl die metaphysisch unzulässige Annahme einer realen Beeinflussung zwischen zwei Arten von Substanzen vor.)<sup>669</sup>

Leibniz bezeichnet Organismen als *natürliche Maschinen*, weil er der Auffassung ist, in ihnen sei – im Gegensatz zu künstlichen Maschinen – jeder Teil wiederum, bis ins Unendliche, eine Maschine. Das heißt, die Teile natürlicher Maschinen sind in ihrer *Einzigartigkeit relevant* für deren Funktion

---

<sup>667</sup> Vgl. Alverdes 1936: 127.

<sup>668</sup> *Dut.* II, p. II, 131-161.

<sup>669</sup> Zur Position von Stahl siehe Canguilhem 1969: 632-636, Dulieu 1969: 655, Geyer-Kordesch 2000. Zur Kontroverse zwischen Leibniz und Stahl siehe Stahl 1720, Cassirer 1966a: 24 f., Duchesneau 2001: 349-353, Geyer-Kordesch 2000: 200-220, Hartmann 2000, 2001, Rather & Frerichs 1968, 1970.

und jeder Teil repräsentiert (deshalb) in seiner Einzigartigkeit die gesamte Maschine. Künstliche Maschinen dagegen haben Teile, die zwar tatsächlich verschieden sind, aber dem Menschen als gleich erscheinen und von ihm in derselben Funktion verwendet werden: „(E)ine durch menschliche Kunst gebaute Maschine ist nicht Maschine in jedem ihrer Teile; so hat z. B. der Zahn eines Messingrades Teile oder Stückchen, die für uns nichts Kunstvolles mehr enthalten und denen man nichts von der Maschine anmerken kann, für die das Rad bestimmt war. Die Maschinen der Natur jedoch, d. h. die lebenden Körper, sind noch Maschinen in ihren kleinsten Teilen bis ins Unendliche“ (Mon., § 64; vgl. T, § 134). „Vielleicht würde eine ganz genaue Idee von der Bedeckung der Haut oder irgendeines anderen Körperteils für sich allein ausreichen, um dieses Tier von allen anderen bekannten zu unterscheiden, wie man Herkules an seiner Fußspur erkannte, und wie man den Löwen, nach dem lateinischen Sprichwort, an seiner Klaue erkennt“ (NE, III, 6, § 34).

Es gibt also nach Leibniz in natürlichen Maschinen bis ins Unendliche keine funktional äquivalenten Teile, wohingegen die Teile künstlicher Maschinen ab einem bestimmten Grad der Teilung funktional äquivalent sind. „Es gibt demnach keine Grenze für eine mechanische Erklärung des Lebens, aber dennoch kann Leben nie als schon vollständig auf Mechanik reduziert unterstellt werden“ (Breger 1989: 94).<sup>670</sup>

Charakteristisch für natürliche Maschinen ist zudem, dass sie, im Gegensatz zu künstlichen, permanent selbständig ihre Struktur verändern und ihre Teile austauschen.<sup>671</sup>

Leibniz argumentiert ferner, dass jeder einzelne Organismus (nicht nur ein Exemplar jeder Art), weil er unendlich viele Organe besitzt und deshalb niemals auf natürlichem Wege,

---

<sup>670</sup> Vgl. Eisel 2002: 135.

<sup>671</sup> Siehe G III: 356, 579, G VI: 40, H II: 70, 324, NE III, 6, § 42, NSys: 27 f., VNG, § 3. Vgl. Breger 1989, Echelard-Dumas 1976, Gurwitsch 1974: 160, Köchy 2001: 621, Kogge 2001, Wendler 2002.



das heißt mechanisch, aus einer nicht organischen Masse hervorgehen könne,<sup>672</sup> *præexistent*, das heißt ursprünglich von Gott erschaffen worden sein müsse: „Ich ... gebe das Übernatürliche nur im Urbeginn der Dinge zu, bei der ersten Bildung der Geschöpfe“ (T, Vorr. / G VI: 42). Es seien „alle Zeugungen nichts andres, als Vermehrungen und Entwicklungen eines schon gebildeten Tieres“ (H II: 248).<sup>673</sup>

Die Existenz von Organismen demonstriert deshalb für Leibniz, dass die Erschaffung der Welt in Gottes Weisheit gründet und nicht nur Ausdruck seiner Allmacht ist, Beliebigen aus dem Nichts erschaffen zu können: „Alle, die die bewundernswerte Beschaffenheit (structure) der Lebewesen betrachten, können nicht umhin, die Weisheit des Urhebers der Dinge anzuerkennen, und ich rate..., sich von den Redensarten gewisser höchst anmaßender Köpfe fernzuhalten, die sagen, man sehe, weil man nun einmal Augen habe, nicht aber seien die Augen zum Sehen geschaffen“ (DM, § 19).<sup>674</sup>

## **Die Welt als ganze: Universum, nicht Lebewesen**

Leibniz nimmt – wie oben dargelegt – an, alle materiellen Körper resultierten aus körperlichen Substanzen oder Lebewesen, nicht aber, dass alle materiellen Körper selbst Lebewesen seien. Er unterscheidet klar zwischen belebten und unbelebten Körpern. Zu welcher Klasse von Körpern aber zählt die Welt als ganze?

Er widerspricht allen Theorien, denen zufolge die Welt ein Lebewesen ist, dem entweder Gott oder ein von ihm einge-

---

<sup>672</sup> Siehe H II: 71 / Princ. de vie, H II: 324 / an de Volder, Juni 1703.

<sup>673</sup> H II: 248 = an Arnauld, Okt. 1687. Vgl. G II: 251, 565, G III: 579, G VI: 40-42, Mon., §§ 65 u. 74, VNG, § 6.

<sup>674</sup> Vgl. LC 2, §§ 6 f., T, § 134. Vgl. auch Köchy 2001.

setzter, allumfassender Geist seine Einheit verleiht.<sup>675</sup> Insbesondere wendet er sich gegen die averroistische Lehre, nach der es außer einem allumfassenden Geist keine unvergänglichen Einzelgeister gibt, und gegen Spinozas Ansicht, Gott sei die einzige Substanz und die Individualeseen nur deren vorübergehenden Modifikationen; zudem richtet Leibniz sich gegen Platons Theorie einer Weltseele<sup>676</sup> und gegen Mores Theorie des *Spirit of Nature* (LaG: 46-49, 57, T, Einl. Abh., § 9). Es sei denen zu widersprechen, „die aus der Welt einen Gott machen oder Gott als Weltseele auffassen, weil die Welt oder das Universum nicht als Lebewesen oder als Substanz angesehen werden können. Es handelt sich also nicht um ein Geschöpf, sondern um das Universum“ (T, §§ 195 f.<sup>677</sup>, Übersetzung T. K.).<sup>678</sup>

Leibniz hat theologische Gründe für seine Position: Ein Pantheismus, der Gott und Welt ineins setze und die substantielle Vielfalt auf die eine göttliche Substanz reduziere, widerspreche dem (christlichen) Prinzip individueller Existenz. „Wenn man aber so weit geht, zu behaupten, dieser allumfassende Geist sei der einzige und es gäbe gar keine Einzelseelen oder Einzelgeister, oder wenigstens, daß diese Einzelseelen nicht von beständiger Dauer seien, so glaube ich, daß man damit die Grenzen der Vernunft überschreitet

---

<sup>675</sup> Siehe Brief an Toland, April 1709, G II: 304 f. / an des Bosses, März 1706, H II: 368 f. / an Bernoulli, 1698, LaG: 46-48. Vgl. Echelard-Dumas 1976: 181 f.

<sup>676</sup> „Diese geordnete Welt ist als ein beseeltes und in Wahrheit vernunftbegabtes Wesen aufgrund der Vorsorge des Gottes entstanden“ (Timaios, 30b-c).

<sup>677</sup> „l'infini, c'est à dire l'amas d'un nombre infini de substances, à proprement parler, n'est pas un tout non plus que le nombre infini luy même, duquel on ne sauroit dire s'il est pair ou impair. C'est cela même qui sert à refuter ceux qui font du monde un Dieu, ou qui conçoivent Dieu comme l'Ame du monde, le monde ou l'Univers ne pouvant pas être considéré comme un animal, ou comme un substance. Il ne s'agit donc pas d'une Creature, mais de l'Univers“ (G VI: 232).

<sup>678</sup> Vgl. H II: 381 / an Bernoulli, Feb. 1699.

und daß man eine unbegründete Lehre aufstellt (...), welche die Unsterblichkeit der Seelen vernichtet und das Menschengeschlecht oder vielmehr alle Lebewesen von dem Range herabzieht, der ihnen gebührt“ (LaG: 48; vgl. LaG: 54).

Die Leugnung der eigenständigen, substanziellen und individuellen Existenz aller Geschöpfe ist für Leibniz der schlimmste Irrtum, den man begehen kann: „Die von den Quietisten sehr weit getriebene Vernichtung unserer individuellen Eigentümlichkeit dürfte bei einigen verkleidete Gottlosigkeit sein: wie man von dem Quietismus des Fo berichtet, ... der erklärte, ... alles sei auf das Nichts als das erste Prinzip aller Dinge ... zurückzuführen. Das war ... noch schlimmer als die Meinung der Averroisten [die die menschliche Seele nach philosophischen Prinzipien für sterblich halten (T, Einl. Abh., § 11)<sup>679</sup>]. Beide Lehren sind unhaltbar, ja ungereimt. Dennoch haben einige moderne Autoren keinen Anstand genommen, die allgemeine und alleinige, alle anderen verschlingende Weltseele anzunehmen“ (ebd.: § 10). Zudem argumentiert Leibniz gegen die Annahme einer Weltseele, Gott könne nicht gleichzeitig Seele und Ursache der Welt sein (G II: 305, 324<sup>680</sup>) (Echelard-Dumas 1976: 182).<sup>681</sup>

Wenn die Welt als ganze zwar kein Lebewesen sein soll, aber dennoch ein vollkommenes rationales, prästabiliertes System, das aus einer unendlichen Vielzahl von Komponenten besteht, welche alle in ihrer Einzigartigkeit berücksichtigt worden sind, so muss Leibniz die Welt als ein Mittelding zwischen künstlicher und natürlicher Maschine auffassen: Wie bei einer künstlichen Maschine liege der Grund für ihre Einheit außerhalb ihrer selbst; dieser Grund sei Gott, die

---

<sup>679</sup> Vgl. Cassirer 1966: 31 f.

<sup>680</sup> An des Bosses, März 1706 bzw. 16. Okt. 1706.

<sup>681</sup> Darüber hinaus begründet Leibniz seine Ablehnung einer Weltseele logisch mit einer Theorie des Verhältnisses von Teil und Ganzem. Siehe hierzu Arthur 2001: 45.

„*Intelligentia Supramundana*“ (LC 2, § 10, LC 3, § 15, LC 4, § 34). Wie ein Lebewesen sei die Welt bis ins Kleinste organisiert; deshalb brauche Gott in seine Schöpfung, die mit einer vollkommenen Uhr vergleichbar sei, nicht mehr einzugreifen: Sie verbleibe von sich aus in dauerhafter Harmonie, weil Gott alle Abweichungen vorhergesehen und berücksichtigt habe (LC 2, LC 3, § 16).

**Teil IV:**  
**Zusammenführung**



In diesem abschließenden Teil der Arbeit führe ich Ergebnisse der vorherigen Teile zusammen.

Im ersten Teil habe ich idealtypische Individualitäts- bzw. Systemauffassungen definiert und die These aufgestellt, sie seien der 'harte Kern' konkurrierender Forschungsprogramme in biologischen Teildisziplinen. So begründeten sie einerseits die andauernden grundlegenden Kontroversen innerhalb dieser Teildisziplinen und andererseits die Analogien zwischen Theorien verschiedener Teildisziplinen. Mit den im zweiten Teil vorgenommenen Interpretationen populations- und synökologischer Theorien habe ich diese These gestützt.

Zudem habe ich eingangs vertreten, die verschiedenen Individualitäts- bzw. Systemauffassungen hätten ihren Ursprung nicht in der Biologie und bildeten vor allem nicht, wie Vertreter eines ontologischen Realismus meinen, eine an sich gegebene ontische Beschaffenheit biologischer Gegenstände ab; vielmehr hätten sie eine geistesgeschichtlich-kulturelle Herkunft und seien Bestandteile der Konstitution biologischer Einheiten. Um diese These zu stützen, habe ich im dritten Teil beispielhaft die Kosmologien und Ontologien von Ockham und Leibniz im Hinblick auf ihre Bestimmung der einzelnen Geschöpfe, insbesondere ihres Verhältnisses zueinander, und der Welt als ganzer beschrieben.

Um den Zusammenhang zwischen Individualitäts- bzw. Systemauffassungen, die in der modernen Biologie wirksam sind, einerseits und den Kosmologien und Ontologien von Ockham und Leibniz andererseits zu verdeutlichen, stelle ich im folgenden Kapitel zunächst meiner Definition der idealtypischen Theorie solitärer Individualität bzw. aggregierter Systeme eine kurze Zusammenfassung von Ockhams Philosophie gegenüber. Das ermöglicht es, Gemeinsamkeiten und Differenzen zwischen beiden Theorien zu explizieren. Entsprechend stelle ich die idealtypische Theorie systemi-

scher Individualität bzw. organischer Systeme der Leibnizschen Monadologie gegenüber (Kapitel 9.1).

Anschließend zeige ich am Beispiel der Monadologie, wie die betrachteten philosophisch-theologischen Denkfiguren Eingang in die Biologie gefunden haben könnten (Kapitel 9.2).

In Kapitel 9.3 gehe ich in einem Ausblick auf wünschenswerte Ergänzungen dieser Arbeit ein. Ich schließe mit einer kurzen Zusammenfassung der Arbeit (Kapitel 10).



## **9 Biologische Theorien, System- auffassungen und philosophische Ideen**

### **9.1 Die konträren Systemauffassungen in der Biologie und die Philosophien von Ockham und Leibniz**

#### *Die Theorie aggregierter Systeme und Ockhams Philosophie*

Die idealtypische Theorie aggregierter Systeme bzw. solitärer Individualität habe ich durch die folgende Annahme definiert: Wie auch immer die Individuen des betrachteten Gegenstandsbereichs zu Systemen zusammengefasst werden, immer handelt es sich um aggregierte Systeme. Für ein aggregiertes System gilt dabei: Jedes Individuum gehört ihm unabhängig von den anderen Individuen dieses Systems als Komponente zu und darüber hinaus auch unabhängig von allen anderen Individuen der betrachteten Kategorie (oder Klasse) von Gegenständen, und es ist auch in seinen Eigenschaften und seiner Disposition unabhängig von diesen. (Vgl. S. 90 ff.)

Ockham bestimmt in seiner Kosmologie und Ontologie alle Geschöpfe als in ihrem Wesen singulär und absolut. Aufgrund von Gottes Allmacht und seines absolut freien Willens müsse man davon ausgehen, dass er jedes einzelne Geschöpf erschaffen hat, ohne dabei universelle Urbilder zu verwenden (Kritik des Universalienrealismus) und ohne dabei Rücksicht auf andere Geschöpfe oder auf irgendeine Ordnung der Welt zu nehmen (Kritik rationalistischer

Kosmologien). Für Ockham ist also die Welt die Realisierung einer in Umfang und Zusammensetzung beliebigen, das heißt durch keinerlei Gründe bestimmten, Teilmenge der möglichen Geschöpfe. Gottes Omnipotenz impliziere, dass „weder Existenz noch Eigenschaften irgendwelcher Dinge oder Geschehnisse als notwendig erkannt werden können“ (Schwemmer 2004e: 1058).

Demnach ist es gerechtfertigt, Ockhams Philosophie der idealtypischen Theorie aggregierter Systeme und solitärer Individualität zuzuordnen bzw. in ihr einen ideengeschichtlichen Ort zu sehen, an dem eine entsprechende Theorie, ganz unabhängig von einer biologischen Fragestellung, formuliert ist.

Diese Zuordnung gilt allerdings nur für Ockhams Erklärung der Existenz und Bestimmung des ursprünglichen Wesens der Geschöpfe. Die erschaffene Welt denkt er, sofern sie ein physikalisches System ist, als ein kausal determiniertes, interaktionistisches System. Wie er sie im Hinblick auf 'Leben' denkt, wäre noch gesondert zu untersuchen.

### *Die Theorie organischer Systeme und Leibniz' Philosophie*

Die idealtypische Theorie organischer Systeme bzw. systemischer Individualität habe ich durch die folgende Annahme definiert: Alle Individuen des betrachteten Gegenstandsbereichs gehören organischen Systemen zu (oder zumindest besteht eine universelle Tendenz dazu). Für ein organisches System gilt: Jede Komponente leistet einen absolut notwendigen Beitrag zur Reproduktion des Systems und jedes Individuum kann sich nur als Komponente eines organischen Systems reproduzieren.

Ich habe zwei Varianten dieser Theorie unterschieden: Gemäß der Theorie organischer Systeme *sensu stricto* leistet jedes Individuum einen einmaligen absolut notwendigen

Beitrag zur Reproduktion des Systems und es ist selbst in seiner Existenz an genau dieses organische System gebunden (rigide oder individuelle Abhängigkeit). In der Theorie organischer Systeme *sensu lato* dagegen wird angenommen, verschiedene Individuen könnten dieselbe absolut notwendige Funktion ausüben (Äquivalenzfunktionalismus) und die Individuen seien in ihrer Existenz nicht an ein bestimmtes System gebunden (generische oder allgemeine Abhängigkeit). (Vgl. S. 86 ff.)

Leibniz bestimmt in seiner Kosmologie und Ontologie alle Geschöpfe oder geschaffenen Monaden als Substanzen und damit als eigenständig. Zugleich denkt er sie als in ihrem Wesen, nicht nur akzidentell, aufeinander bezogen: Das Wesen jeder Monade ist gerade ihre einzigartige Weise der Perzeption, also der inneren Repräsentation, der jeweils anderen Monaden. Die bestehende Welt ist demzufolge ein System, dessen eigenständige Komponenten ihre Eigenschaften nur innerhalb dieses Systems besitzen und in ihrer Existenz wechselseitig notwendig abhängig voneinander sind. Als substanzielles Einzelnes, als Individuum, zu existieren bedeutet dann, sich im Wesen von allen anderen Individuen zu unterscheiden und doch mit ihnen im Wesen verbunden zu sein. Dabei ist – und darin besteht der Kern der Konzeption – gerade das Prinzip abgegrenzter Einzigartigkeit, das heißt Perzeption, mit dem Prinzip universeller Verbundenheit, das heißt Perzeption, identisch. In dieser Weise individuell ist alles substanziell Seiende. Aufgrund von Gottes Weisheit ist die bestehende Welt ein universelles System, in dem jedem Teil eine systematische Stelle angewiesen und jedes Teil dank seines Platzes innerhalb des systematischen Verbandes zu dem bestimmt und als das qualifiziert ist, was es ist (Gurwitsch 1974: 223). Allerdings haben die Monaden nach Leibniz kein Bewusstsein dieses Platzes und selbst der vernunftbegabte Mensch könne nur wissen, dass die Welt grundsätzlich so beschaffen sein müsse

(weil Gott allmächtig und sein Verstand unendlich sei), ohne im Einzelnen seinen Platz oder den irgendeiner anderen Monade vollständig erkennen zu können. „'Perzeption' ist nicht nur eine mit 'Entelechie' äquivalente Eigenschaft der Monaden, sondern auch der bewußtlose Blick der Monade auf ihre Stellung: Funktion. Einzelnes, individualistisches Element unter vielen zu *sein*, ist identisch damit, eine Funktion für das Ganze zu erfüllen. So ergibt sich ... das Bild eines Funktionssystems, das auf Individualität als Prinzip aufbaut“ (Eisel 1991: 171 f.). Auf diese Weise ist Leibniz' Kosmologie, die in der universellen Harmonie ihren Höhepunkt hat, mit der größtmöglichen Bestätigung der Individualität verbunden (Tymieniecka 1969: 220).<sup>682</sup>

Demnach ist Leibniz' Philosophie der idealtypischen Theorie organischer Systeme *sensu stricto* und der systemischer Individualität zuzuordnen bzw. ein ideengeschichtlicher Ort, an dem eine entsprechende Theorie, ganz unabhängig von einer biologischen Fragestellung (aber mit Einfluss auf die Entwicklung der Biologie<sup>683</sup>), formuliert ist.

Anders als bei modernen biologischen Theorien organischer Systeme handelt es sich bei der Monadologie aber nicht um eine Theorie der Selbstreproduktion oder -erhaltung eines Systems und seiner Komponenten, sondern um eine der Realisierung individueller, im Wesen liegender Möglichkeiten. (Deshalb thematisiert Leibniz Vielfalt auch nicht als Ursache für Stabilität, wie es später in der Synökologie üblich ist (vgl. Fußnote 74 auf S. 50), sondern als Eigenschaft des Besten und Ausdruck der göttlichen Weisheit.) Damit Theorien der Selbsterhaltung formuliert werden konnten, musste, so Ebeling (1996: 10 f.), zunächst die Idee einer kontinuierlichen

---

<sup>682</sup> Vgl. Eisel 1991: 169, 2003: 410.

<sup>683</sup> Vgl. Cassirer 1966: 34, Eisel 1991, 2005, Cheung 2000, Kirchhoff 2002 und Kapitel 9.2 dieser Arbeit.

göttlichen Gewährleistung des Daseins (*creatio continua*)<sup>684</sup> aufgegeben werden, wozu wiederum der theologische Horizont insgesamt habe abgewiesen werden müssen, was erst die kritische Philosophie Kants erlaubt habe. In dieser tritt nämlich strukturell das transzendente Subjekt, das die Gegenstände der Erfahrung konstituiert (siehe Kapitel 2.2, S. 38 ff.), an die Stelle Gottes, der die Welt in bestimmter Weise erschaffen hat.

Eine weitere grundsätzliche Differenz zu den im zweiten Teil beschriebenen biologischen Theorien organischer Systeme besteht darin, dass die Monadologie eine Theorie eines prästabilierten, ursprünglich von Gott erschaffenen Systems ist. Sie enthält weder eine Theorie biologischer Evolution im heutigen Sinne noch einer geschichtlichen Entwicklung, in deren Verlauf Organismen sich zu überorganismischen organischen Systemen verbinden, noch einer chemischen Evolution, durch die Lebewesen aus unbelebter Materie hervorgehen. Leibniz bestimmt die Organisationsformen der Lebewesen zwar nicht als statisch, sondern nimmt an, dass sich ihre Organisationsformen permanent verändern; aber er hält alle Lebewesen für ursprünglich von Gott erschaffen und diejenigen Organisationsformen, welche infolge mechanischer Veränderungen der Lebewesen entstehen (und neuartig sein können, insofern sie bisher noch nicht real existiert haben), für Realisierungen *vorherbestimmter* Möglichkeiten. Veränderung ist, ganz im Sinne der aristotelischen Entelechie-Theorie, als Vervollkommnung begriffen, wobei an die Stelle spezifischer Formen individuelle getreten sind. Die (Entwicklung der) Welt ist prästabilierte Harmonie aller individuellen Vervollkommnungsprozesse.

Dagegen ist Evolution in der darwinistischen Evolutionstheorie – wie auch in der lamareckistischen – ein Prozess, der

---

<sup>684</sup> Siehe Leibniz, T, § 388.

den Charakter eines prinzipiell unendlichen und unbestimmten Fortschreitens von den jeweils rezenten Organisationsformen hat. Auf der Basis von Theorien der *Selbstorganisation*<sup>685</sup> wird die Annahme fallen gelassen, organische Systeme könnten nur aus präexistierenden organischen Systemen hervorgehen. Angenommen wird nun, Selbstorganisation habe von aggregierten über interaktionistische zu organischen Systemen geführt,<sup>686</sup> wobei mit 'Selbstorganisation' hier die 'spontane' Bildung geordneter makroskopischer Strukturen gemeint ist, die aus selbstverstärkenden mikroskopischen Fluktuationen und deren Selektion durch die jeweiligen Rand- oder Zwangsbedingungen entstehen (Carrier 2004b: 761). Eine grundsätzlich entsprechende Entwicklung nehmen, wie im zweiten Teil dieser Arbeit dargestellt, Allee et al. für Populationen und E. P. Odum sowie Kay für ökologische Gesellschaften an.

Somit tritt zwar an die Stelle einer monadologischen Welt, die in ihrem Wesen statisch ist und deren sich naturgesetzlich wandelnde Ordnung in einem transzendenten Prinzip, Gottes vernünftigem Willen, gründet, eine Welt, die in ihrem 'Wesen' veränderlich und durch ein immanentes Prinzip, natürliche Selektion, geordnet wird. Es liegt aber denjenigen Theorien von Evolution und Selbstorganisation, die der Theorie organischer Systeme zuzuordnen sind,<sup>687</sup> eine der Monadologie strukturell entsprechende Individualitäts- bzw. Systemauffassung zugrunde.

---

<sup>685</sup> Siehe z. B. Eigen 1971, Foerster 1960, Holling 1973, Maturana & Varela 1973, Prigogine 1947. Vgl. z. B. Küppers & Krohn 1992, Nicolis & Prigogine 1977.

<sup>686</sup> Vgl. Bendall, Hrsg., 1983, Eigen 1987, Kauffman 1993.

<sup>687</sup> Theorien der Selbstorganisation können auch als Theorien kooperativer Systeme formuliert werden, und diese Variante überwiegt wohl sogar. So ist z. B. der holistische Darwinismus, den Corning vertritt, eine Theorie eines kooperativen Systems, nicht die eines organischen (vgl. S. 110).

## 9.2 Der Weg monadologischer Denkfiguren in die Biologie

Auf welchen Wegen könnten die philosophisch-theologischen Denkfiguren von Ockham und Leibniz Eingang in die moderne Biologie gefunden haben? Einen solchen Weg möchte ich in diesem Kapitel am Beispiel der von Leibniz entwickelten monadologischen Individualitätskonzeption und Kosmologie wenigstens in Ansätzen nachzeichnen. Dazu gehe ich im Folgenden ein auf (1) Cuviers Theorie des ökologischen Organismus, (2) Herders gegenaufklärerische Kulturtheorie und Geschichtsphilosophie bzw. Thienemanns Theorie der Biosysteme sowie (3) Kays und Koestlers biologische Hierarchietheorie.

Zuvor möchte ich hier wenigstens einige Andeutungen machen zu einer ideengeschichtlichen Linie, die von Ockhams Individualitätskonzeption zu Theorien aggregierter Systeme und solitärer Individualität in der modernen Biologie geführt haben könnte:

Die politische Philosophie mit ihrer Vertragstheorie des Staates, die Thomas Hobbes (Vom Bürger, Leviathan) der feudalistischen Gesellschafts- und Staatstheorie entgegensetzt hat, basiert auf einer Individualitätskonzeption, die der von Ockham strukturell weitgehend entspricht. Denn Hobbes nimmt an, dass die einzelnen Menschen freie Individuen sind, deren essentielle Eigenschaften voneinander unabhängig sind<sup>688</sup> und denen alle zur Selbsterhaltung sowie zum Vertragsschluss notwendigen Eigenschaften zukommen (Freudenthal 1982: 171, 213 f.).<sup>689</sup> Ein Staat, also ein 'geordnetes'

---

<sup>688</sup> Als die Grundlage der materiellen Realität sieht Hobbes, entsprechend, Atome an, welche in ihren essentiellen Eigenschaften unabhängig voneinander sind (vgl. Freudenthal 1982: 142-144).

<sup>689</sup> Vgl. Kötzle 1999, Macpherson 1962, Schmidt 1965.

System aus Individuen, hat demnach konventionell-vernünftigen und also weder göttlichen noch natürlichen Charakter.

Von Hobbes führt die ideengeschichtliche Entwicklung zum neuzeitlichen nominalistischen Empirismus (John Locke, George Berkeley, David Hume), der auf den modernen politischen und wirtschaftlichen Liberalismus zuführt. Liberalistische Theorien wiederum haben zum Beispiel die Entstehung der Evolutionstheorie von Charles Darwin (1859) beeinflusst.<sup>690</sup> Nach Schweber (1977: 274-283) ist es der Einfluss von Adam Smith (1766) gewesen, aufgrund dessen Darwin in seiner Theorie von individuellen Teilen ausgeht, die frei sind, egoistische Ziele verfolgen und sich auf zufällige Weise voneinander unterscheiden.

## **Cuvier: Lebewesen als präexistente ökologische Organismen**

In der Einleitung zu dieser Arbeit (vgl. S. 4) habe ich die Differenz des modernen zum vormodernen Begriff des Lebewesens skizziert: (a) Lebewesen werden nicht mehr anhand morphologischer Eigenschaften definiert, sondern als funktional organisierte Einheiten. (b) Ihr Inneres, ihre funktionale Organisationsweise, wird als Repräsentation ihrer Umwelt (und als diese bedingend), mithin als ökologisch begriffen.

Diesen modernen Begriff des Lebewesens hat wohl als erster, Georges Cuvier im Rahmen seiner vergleichenden Anatomie als naturwissenschaftliche Theorie formuliert und empirisch zu belegen versucht (Cheung 2000, Eisel 2002: 135, Kirchhoff 2002).

---

<sup>690</sup> Zu dieser These und den Diskussionen um sie siehe Ghiselin 1969, 1974a.



Entscheidend ist nun im Kontext dieser Arbeit, dass Cuviers Theorie der Lebewesen – wie ich im Folgenden deutlich machen werde – strukturell weitgehend mit der von Leibniz in der Monadologie entwickelten Individualitätskonzeption und Theorie der Lebewesen übereinstimmt. Der Hauptunterschied besteht darin, dass Cuvier diese als Theorie der Selbstreproduktion formuliert.<sup>691</sup>

(1) Nach Leibniz ist die bestehende Welt ein System individueller Substanzen, die sich wechselseitig repräsentieren (Perzeption), deren Existenzvoraussetzung ihre *wechselseitige Kompossibilität* ist und die zusammen mit ihrem organischen Eigenkörper individuelle, hierarchisch organisierte Subsysteme (Lebewesen, natürliche Maschinen) bilden.

Nach Cuvier gilt für die Baupläne von Organismen, dass „die angemessene Harmonie zwischen den Organen, die aufeinander einwirken, eine notwendige Bedingung der Existenz des Lebewesens ist, dem sie angehören“ (1805: 47<sup>692</sup>). „Jedes organisierte Wesen formt eine Gesamtheit, ein einziges und geschlossenes System, dessen Teile sich gegenseitig entsprechen und zu derselben bestimmten Tätigkeit beitragen durch wechselseitige Rückwirkung“ (1825: 95<sup>693</sup>). Dabei sind diejenigen Teile oder Eigenschaften, „die die größte Anzahl von Beziehungen der Inkompatibilität oder der Koexistenz mit anderen haben, oder anders ausgedrückt, die auf die Einheit des Lebewesens den deutlichsten Einfluss ausüben, diejenigen, die man die *wichtigen Merkmale*, die *herrschenden*

---

<sup>691</sup> Die folgenden Ausführungen basieren auf Kirchhoff 2002: 168-173; vgl. Cheung 1999, 2000. Zum Verhältnis von Cuviers Begriff des empirischen Organismus zu Kants transzendentalphilosophischem Organismusbegriff siehe Cheung 1999, 2000, Eisel 1991, 2001.

<sup>692</sup> „l'harmonie convenable entre les organes qui agissent les uns sur les autres, est une condition nécessaire de l'existence de l'être auquel ils appartiennent“.

<sup>693</sup> „Tout être organisé forme un ensemble, un système unique et clos, dont les parties se correspondent mutuellement, et concourent à la même action définitive par une réaction réciproque.“ Vgl. 1810: 332.

*Merkmale* nennt; die anderen sind die *untergeordneten Merkmale*, und so gibt es davon verschiedene Grade“ (1817: 10 f.<sup>694</sup>).

(2) Monaden sind nach Leibniz in ihren Perzeptionen ideal *vollständig voneinander abhängig*. Nach Cuvier gilt für die Baupläne organischer Wesen das „Prinzip ... der Korrelation der Formen“ (1825: 95<sup>695</sup>), das heißt, es kann kein Teil modifiziert werden, ohne dass dies mit analogen Veränderungen in allen anderen einhergeht (ebd. u. 1810: 332).

(3) Nach Leibniz ist Perzeption ein universelles Vermögen, das jede Monade besitzt, aber bei jeder Monade *einzigartig* beschaffen ist. Nach Cuvier zeichnet sich jeder Organismus oder zumindest jede Art von Organismen durch eine qualitativ individuelle Organisationsweise aus, mit der er bzw. sie eine universelle Seinsweise repräsentiert: „Jeder organisierte Körper ... hat eine eigene Form, nicht nur im Allgemeinen und äußerlich, sondern bis ins Detail der Struktur jedes seiner Teile; und es ist diese Form, die die besondere Richtung jeder der partiellen Bewegungen bestimmt, die in ihm tätig sind, wovon die Kompliziertheit der allgemeinen Bewegung des Lebens abhängt, die seine Art konstituiert“ (1817: 16<sup>696</sup>).

---

<sup>694</sup> „qui ont le plus grand nombre de ces rapports d'incompatibilité ou de coexistence avec d'autres, ou en d'autres termes, qui exercent sur l'ensemble de l'être, l'influence la plus marquée, sont ce que l'on appelle les *caractères importants*, les *caractères dominateurs*; les autres sont les *caractères subordonnés*, et il y en a ainsi de différens degrés.“ Vgl. 1798: 16.

<sup>695</sup> „principe ... de la corrélation des formes dans les êtres organisés.“

<sup>696</sup> „Chaque corps organisé ... a une forme propre, non-seulement en général et à l'extérieur, mais jusque dans la détail de la structure de chacune de ce parties; et c'est de cette forme, qui détermine la direction particulière de chacun des mouvemens partiels qui s'exercent en lui, que dépend la complication du mouvement général de la vie, qui constitue son espèce“.

Nach Leibniz repräsentiert jeder Teil einer natürlichen Maschine diese insgesamt, nach Cuvier gilt für die Teile eines Lebewesens: „(J)edes dieser Teile – einzeln genommen – weist auf alle anderen hin und erbringt alle anderen“ (1825: 95<sup>697</sup>).

(4) Kern der Monadologie ist die Annahme, die *innere, wesentliche Bestimmung* einer Monade bestehe gerade darin, die anderen Monaden, also die '*äußere*' *substanzielle Realität* zu repräsentieren, und zwar auf einzigartige Weise; jede Monade perzipiere zwar alle anderen Monaden, aber einige in herausgehobener Weise, nämlich diejenigen, welche ihren organischen Körper bilden, und entsprechend dessen Beschaffenheit wiederum weitere Monaden.

Seit Cuvier gibt es die Vorstellung, die Lebewesen hätten einen „doppelten Raum...“, denn es ist der innere, der der anatomischen Kohärenzen und der physiologischen Kompatibilitäten, und der äußere, der der Elemente, in denen das Lebendige ruht, um daraus seinen eigenen Körper zu machen“ (Foucault 1966 / 1991: 335). Cuvier denkt die Organisationsweise eines Lebewesens als systematisch auf seine Umwelt bezogen (vgl. Trepl 1987: 93 f.), wenn er sagt: „(D)ie wahre Methode betrachtet jedes Lebewesen im Milieu aller anderen; sie zeigt alle Ausstrahlungen, durch die es sich mehr oder weniger eng in das immense Netz fügt, das die organisierte Natur bildet; ... aber zehn oder zwanzig Strahlen würden oft nicht genügen, um jene zahllosen Beziehungen auszudrücken“ (Cuvier 1828: 569<sup>698</sup>). Welche Beziehungen besonders relevant seien für das Lebewesen selbst bzw. die

---

<sup>697</sup> „chacune d'elles, prise séparément, indique et donne toutes les autres.“ Vgl. 1810: 332, 1825: 5, 98 f.

<sup>698</sup> „la véritable méthode voit chaque être au milieu de tous les autres; elle montre toutes les irradiations par lesquelles il s'enchaîne plus ou moins étroitement dans cet immense réseau qui constitue la nature organisée; ... mais dix et vingt rayons souvent ne suffiraient pas pour exprimer des innombrables rapports.“

anderen Lebewesen, bestimme die jeweilige Organisationsweise: „Diese Unterschiede in der Organisation erfordern solche in der Lebensweise“ (1817a: 3<sup>699</sup>) und „es ist notwendig, jedes Lebewesen, jede Gruppe von Lebewesen in sich selbst zu betrachten und in der Rolle, die es durch seine Eigenschaften und seine Organisation spielt“ (1828: 569<sup>700</sup>).

(5) An die Stelle von Leibniz' Theorie, die *Welt* sei ein universelles, harmonisches System, dessen Einheit auf der kompossiblen Einzigartigkeit der individuellen Substanzen beruhe, tritt bei Cuvier folgende Auffassung: Jedes Lebewesen „kann betrachtet werden als eine Teil-Maschine, die mit allen anderen koordiniert ist, deren Gesamtheit diese Welt formt“ (1805: 18<sup>701</sup>), und die Lebewesen der Erde „sind sich wechselseitig und für das Ganze notwendig“ (1825a: 265<sup>702</sup>); „die Schönheit der Welt besteht im glücklichen Zusammentreffen der Wesen, die sie zusammensetzen zu ihrer gegenseitigen Erhaltung und zur Erhaltung der Gesamtheit“ (ebd.: 266<sup>703</sup>).

(6) Leibniz folgert aus der bis ins Unendliche reichenden organischen Struktur von Lebewesen, diese müssten *prä-existent*, das heißt alle ursprünglich von Gott erschaffen sein. Cuvier schließt aus der wechselseitigen Abhängigkeit der Teile eines Organismus, dass alle Organisationsformen prä-existent sein müssten: „Man versteht also nicht, dass ein

---

<sup>699</sup> „Ces différences dans l'organisation, en nécessitent dans le genre de vie.“

<sup>700</sup> „il est nécessaire de considérer chaque être, chaque groupe d'êtres en lui-même, et dans le rôle qu'il joue par ses propriétés et son organisation“.

<sup>701</sup> „Chacun d'eux [les animaux] peut être considéré comme une machine partielle, coordonnée à toutes les autres machines dont l'ensemble forme ce monde“.

<sup>702</sup> „ils [les êtres] sont nécessaires les uns aux autres et à l'ensemble“.

<sup>703</sup> „la beauté du monde consiste dans l'heureux concours des êtres qui le composent à leur conservation mutuelle et à celle de l'ensemble“.

organisierter Körper wie ein Kristall durch sukzessive Aneinanderfügung seiner verschiedenen Elemente geformt sein könne; man ist gezwungen zuzugestehen, dass er schon als Ensemble bestand, bevor seine Entwicklung begann“ (1841: 259<sup>704</sup>).

(7) Hinsichtlich der *Veränderbarkeit* dieser präexistenten Formen haben Leibniz und Cuvier allerdings unterschiedliche Auffassungen.

Leibniz vertritt eine Theorie, die Präformations-<sup>705</sup> und Epigenesistheorie<sup>706</sup> der Embryonalentwicklung verbindet und damit zugleich beiden widerspricht:<sup>707</sup> Gott habe ursprünglich Organisationsformen präformiert, aber diese bildeten sich mechanisch in neue Formen um.<sup>708</sup> „Präformation' bedeutet ihm keineswegs, daß die einzelnen Teile des Organismus in irgendeiner *dinglich-bildlichen* Form im Samen eingeschlossen sind, daß sie in ihm irgendwie konkret und *gegenständlich* schon vorhanden seien und nur der Entfaltung bedürften, um sichtbar zu werden. Jede solche Deutung würde dem eigentlichen Sinn und dem Ursprung seines *Kraftbegriffs* widerstreiten, dessen Gehalt, wie er beständig

---

<sup>704</sup> „On ne comprend donc pas qu'un corps organisé puisse être formé, comme les cristaux, par l'adjonction successive de ses différens élémens; on est forcé d'admettre qu'il existait dans son ensemble avant que son développement commençât.“

<sup>705</sup> Albrecht von Haller (1758) und Charles Bonnet (1762, 1764 / 1781) denken Embryonalentwicklung als Prozess, in dem sich die prä-existenten Organe *vergrößern* oder *entfalten*. Vgl. Löw 1980: 101-103, Roe 1975.

<sup>706</sup> Für William Harvey (1651) und Caspar F. Wolff (1759) ist die Embryonalentwicklung ein Prozess, in dem ein einfacher, präexistenter Organismus durch *Selbstdifferenzierung* homogener Teile weitere Organe ausbildet und damit erst *nach* seiner Entstehung die vollständige Komplexität seiner spezifischen Organisationsweise realisiert. Vgl. Bayon 1938, Löw 1980: 101-103, Roe 1979.

<sup>707</sup> Vgl. Duchesneau 2001, Löw 1980: 101-106, Tymieniecka 1969: 226-228.

<sup>708</sup> Siehe T, Vorr. / G VI: 41, zitiert auf S. 460 dieser Arbeit.

hervorhebt, niemals durch die Sinne und die Phantasie, sondern allein durch das *Denken* zu erfassen ist“ (Cassirer 1966: 19).

Für Cuvier dagegen impliziert die funktionale Abhängigkeit zwischen den Teilen eines Organismus in Verbindung mit dem Prinzip der Korrelation, dass die präexistenten Organisationsformen unveränderlich sein müssen, weil sonst eine Veränderung gleichzeitig auf harmonische Weise in allen Teilen erfolgen müsste, was unmöglich sei: „Man ist also gezwungen gewisse Formen zuzugestehen, die sich perpetuiert haben seit dem Ursprung der Dinge, ohne ihre Grenzen zu überschreiten; und alle Lebewesen, die derselben dieser Formen angehören, bilden, was man eine *Art* nennt“ (1817: 19<sup>709</sup>). Organismen einer Art variierten zwar entsprechend der Variation ihrer speziellen Lebensbedingungen, aber selbst die größten Variationen beträfen immer nur oberflächliche Merkmale, niemals die Organisationsweise: „Es gibt also, bei den Tieren, Charaktere, die sich gegen alle Einflüsse – seien sie natürlich [Klima etc.] oder künstlich – sträuben, und nichts lässt darauf schließen, dass die Zeit – in ihrer Hinsicht – größere Wirkung hat als das Klima oder der gezähmte Zustand der Haustiere“ (1825: 125<sup>710</sup>). Damit widerspricht Cuvier den Transformationstheorien von Jean-Baptiste Lamarck (1809) und Étienne Geoffroy Saint-Hilaire (siehe unten). 'Evolution' kann es für Cuvier nur im ursprünglichen, wörtlichen Sinne (lateinisch *evolvere*: auseinanderwickeln) geben, in dem der Begriff von den Präformisten seiner Zeit verwendet wird.<sup>711</sup>

---

<sup>709</sup> „On est donc obligé, d'admettre certaines formes, qui se sont perpétuées depuis l'origine des choses, sans excéder ces limites; et tous les êtres appartenans à l'une de ces formes constituent ce que l'on appelle une *espèce*.“ Vgl. 1798: 11, 1805: 47, 1817: 14, 20.

<sup>710</sup> „Il y a donc, dans les animaux, des caractères qui résistent à toutes les influences, soit naturelles, soit humaines, et rien n'annonce que le temps ait, à leur égard, plus d'effet que le climat et la domesticité.“ Vgl. 1825: 119 f.

<sup>711</sup> Haller (1744: 497) hat das Wort Evolution wohl erstmals in der Biologie gebraucht, um die in der Embryonalentwicklung eines Lebe-

Die Differenz zwischen den Theorien von Leibniz und Cuvier resultiert daraus, dass Cuvier offenbar nicht auf Leibniz' metaphysische Theorie der göttlichen prästabilierten Harmonie zurückgreifen will, aber – entsprechend dessen These von der Einzigartigkeit jeder Monade – keine funktionale Äquivalenz annimmt; denn dann, wenn Teile von Organismen sich verändern und dennoch weiterhin ihre bisherige Funktion erfüllen könnten oder ein Teil ohne Veränderung seiner selbst in Abhängigkeit von der Beschaffenheit anderer Teile verschiedene Funktionen erfüllen könnte, wäre die simultane harmonische Veränderung aller Teile eines organischen Systems nicht die notwendige Voraussetzung für seine Veränderung. „Functional equivalence permits mutation and natural selection to go on in particular subsystems without requiring synchronous changes in all the other systems that make up the total organism“ (Simon 1973: 17).

(8) Trotz dieser Differenz besteht zwischen Leibniz und Cuvier aber eine grundlegende Gemeinsamkeit. Beide nehmen eine Vielheit ursprünglich erschaffener Lebewesen mit je einzigartiger Organisationsweise an.

Leibniz widerspricht allen Theorien, die die Existenz substantiell eigenständiger individueller Substanzen bestreiten; er kritisiert Spinozas pantheistische Philosophie, der zufolge die besonderen geschaffenen Naturdinge (*natura naturata*) nur Modifikationen der einen selbsttätigen Substanz (Gott, *natura naturans*) sind.

Cuvier (1825: 117, 1825a) widerspricht<sup>712</sup> Geoffroy, der – beeinflusst durch Goethes Theorie eines einheitlichen morphologischen Typus, die wiederum von Spinozas Philosophie

---

wesens erfolgende Vergrößerung oder Entfaltung der präformierten Strukturen zu bezeichnen (Wolters 2004: 611). „Evolutionstheorie bedeutet bis 1820 und später eine Theorie der präformierten, d. h. in der Regel konstanten Art“ (Löw 1980: 122, Anm. 162).

<sup>712</sup> Zum sogenannten Pariser Akademiestreit von 1830 zwischen Cuvier und Geoffroy siehe Appel 1987, Russell 1916.

beeinflusst ist<sup>713</sup> – nachzuweisen sucht, dass alle rezenten Arten von Lebewesen durch Transformation aus einer einzigen, präexistenten Art hervorgegangen seien und eine 'Einheitlichkeit organischer Komposition'<sup>714</sup> bestehe (Geoffroy 1796, 1818, 1828, 1829, 1830, 1833).

Cuvier argumentiert dabei nicht nur mit der Unveränderlichkeit der einzelnen Organisationstypen, sondern auch damit, dass die Existenz eines Lebewesens eine Vielfalt andersartiger Lebewesen voraussetze: „(W)ir glauben nicht einmal an die Möglichkeit eines sukzessiven Auftretens der verschiedenen Formen; denn es scheint uns, dass von Anfang an die Mannigfaltigkeit erforderlich für diese Harmonie und Erhaltung gewesen ist“ (1825a: 268<sup>715</sup>).

*Zusammenfassend* lässt sich sagen, dass durch Cuvier die folgende monadologische Denkfigur in die Biologie eingeführt wird: Leben vollzieht sich in Gestalt diskreter, abgegrenzter Einheiten, die eine unteilbare, einzigartige innere Beschaffenheit aufweisen. Diese sind in ihrer Existenz als abgegrenzte Einheiten wechselseitig abhängig voneinander, wobei der jeweils einzigartigen inneren Beschaffenheit einer individuellen Einheit eine jeweils einzigartige Weise der Beziehung zu den anderen individuellen Einheiten korreliert.

Von Leibniz entwickelt und von Cuvier in die Biologie eingeführt worden ist damit eine Theorie, in der Ganzheiten nicht mehr ausschließlich durch die rein interne Ordnung der

---

<sup>713</sup> Geoffroy (1830: 224) bezeichnet allerdings den Pantheismus als falsche Lehre und behauptet, seine Lehre von der Einheitlichkeit organischer Komposition habe mit diesem nichts gemeinsam.

<sup>714</sup> Exakter sei es, statt von der „*unité de composition organique*“ (1830: 87) von der „*unité de système dans la composition et l'arrangement des parties organique*“ (ebd.) zu sprechen, also von der „Einheitlichkeit des Systems in der Komposition und Zusammenstellung der organischen Teile“.

<sup>715</sup> „nous ne croyons pas même à la possibilité d'une apparition successive des formes diverses; car il nous paroît que dès le principe la diversité a été nécessaire à cette harmonie et à cette conservation“.



Beziehungen zwischen ihren Teilen charakterisiert werden, sondern diese interne Ordnung *zugleich* als bezogen auf die Umwelt der Ganzheit begriffen wird. (Damit ist im Prinzip gegeben, was Luhmann als charakteristisch für die dritte Entwicklungsphase der Systemtheorie ansieht.<sup>716</sup>)

### **Herder und Thienemann: Kulturen bzw. Biosysteme als einzigartige Einheiten von Lebensgemeinschaft und Lebensraum**

Cuvier führt diese monadologische Denkfigur insbesondere für individuelle Organismen ein, wendet sie aber auch auf das Verhältnis der verschiedenartigen Organismen zueinander an. In den später formulierten synökologischen Theorien, die der idealtypischen Theorie organischer Systeme zuzuordnen sind (die von Thienemann, Odum und Kay habe ich behandelt),

---

<sup>716</sup> Luhmann (1974: 10) unterscheidet vier Etappen systemtheoretischen Denkens: „1. Den alten und noch heute in Definitionen fortlebenden Systembegriff, der Systeme mit Hilfe der Kategorien *Ganzes* und *Teil* zu bestimmen versuchte, also als rein interne Ordnung der Beziehungen von Teilen zueinander und zum Ganzen verstand ohne jeden Bezug auf eine Umwelt. 2. Die *Gleichgewichtstheorien*, die Systeme ebenfalls als aus sich heraus bestehend ansehen, aber die Umwelt immerhin schon als Quelle von Störungen mit in Betracht zogen, die im System entweder kompensiert oder nicht kompensiert werden können. 3. Die Theorie der *umweltoffenen Systeme*, die davon ausgeht, daß Systeme sich nur durch Unterhaltung und selektive Steuerung von Austauschprozessen mit der Umwelt erhalten können. Hier wird die Interdependenz von System und Umwelt bereits als etwas Normales gesehen, und nicht als Mangel. Ein System läßt sich als grenzerhaltende und bestandserhaltende Kombination von Prozessen untersuchen. 4. *Kybernetische Systemtheorien*, die das Verhältnis von System und Umwelt als eine Differenz in der Komplexität begreifen. Die Umwelt wird dabei als übermäßig komplex angesehen. Ein System muß, wenn es sich erhalten will, seine eigene Komplexität zu der der Umwelt in ein Verhältnis der Entsprechung bringen ... und im übrigen seine geringere Komplexität durch verstärkte Selektivität wettmachen.“

steht das letztere Verhältnis im Vordergrund. In synökologischen Theorien, die der idealtypischen Theorie aggregierter Systeme zuzuordnen sind (Gleason, Andrewartha & Birch, Walter und andere), werden dagegen nur die einzelnen Organismen, nicht aber aus ihnen bestehende Systeme gemäß dieser Denkfigur interpretiert.

Wie ist es, ideengeschichtlich betrachtet, dazu gekommen, dass in der Populationsbiologie auch Vielheiten von Organismen einer Art und in der Synökologie auch Vielheiten von Organismen verschiedener Art entsprechend der monadologischen Ontologie gedacht werden?

Von der kontinentaleuropäischen Synökologie, auf die allein ich hier eingehen möchte, dürfte diese Denkfigur über die Kulturtheorie und Geschichtsphilosophie des kontinentaleuropäischen Konservatismus rezipiert worden sein sowie vermittels der physischen Geographie, die ihrerseits diese konservativen Theorien rezipiert hat.<sup>717</sup>

Im Folgenden stelle ich zunächst die Grundzüge der gegenaufklärerischen Kulturtheorie und Geschichtsphilosophie von *Johann Gottfried Herder* dar und vergleiche sie dann mit der synökologischen Theorie von *August Friederich Thienemann*, um zweierlei deutlich zu machen:

(1) Herder transformiert, in geschichtsphilosophischer und politischer Absicht, Leibniz' metaphysische Theorie, der zufolge die Welt ein prästabiliertes System individueller Monaden mit organisch organisiertem Körper ist, in die Auffassung, die Erde sei ein prästabiliertes System voneinander abgegrenzter Kulturen, die durch die 'organische' Auseinandersetzung der Volksgemeinschaft mit ihrem Lebensraum Eigenart ausbilden sollen.<sup>718</sup>

---

<sup>717</sup> Vgl. Eisel 1997: 77-80, 104 f., 2005: 45.

<sup>718</sup> Siehe Eisel 1980: 282 f., 545-547, 1992: 118-121, 128, 1997: 133-136, Kirchhoff 2005: 93. Zum Einfluss von Leibniz' Philosophie auf Herder siehe auch Dreike 1973, Irmischer 1994: 27 f. Eine differen-

(2) Thienemanns Theorie (siehe S. 205 ff.), die Erde gliedere sich in Biosysteme, die räumlich abgegrenzte, individuelle Entwicklungseinheiten einer Lebensgemeinschaft und ihres Lebensraums seien, ist eine ökologische Reformulierung von Herders Theorie.

Zum Einfluss monadologischer Denkfiguren auf die Geographie und zu deren Einfluss auf die Ökologie siehe Eisel (1980, 1991, 1992, 1997) und Trepl (1997). Wie Alexander von Humboldt (1845 ff.) die geographische, also erdräumliche, mit der biologischen, also organisch-funktionalen, Perspektive auf 'Leben' verbindet und so die Betrachtungsweise der Synökologie vorwegnimmt, hat Eisel herausgearbeitet (siehe S. 86).

### *Herders Kulturtheorie und Geschichtsphilosophie*

Herder folgt, wie er selbst sagt (SW XIII: 98), Leibniz, indem er allen Wesen oder Substanzen „*lebendige, organische Kraft*“ zuschreibt (ebd.: 274, SW XXI: 67). Diese strebe danach, sich auszudrücken, und führe dazu, dass jedes Wesen sich in charakteristischer Weise organisiere und eine bestimmte Gestalt ausbilde (SW XIII: 47, 275). „Was indeß jeder Stein- und Erdart verliehen ist: ist gewiß ein allgemeines Gesetz aller Geschöpfe unsrer Erde: dieses ist *Bildung*, bestimmte *Gestalt*, eignes *Daseyn*. Keinem Wesen kann dies genommen werden“ (ebd.: 47; vgl. ebd.: 103).

Die Gestaltungsprozesse der Geschöpfe verlaufen nach Herder allerdings nicht unabhängig voneinander, sondern integrieren jeweils die eigene Kraft und die (widerstrebenden) Kräfte der anderen Wesen, wobei die Einheit der inneren Kraft die Ganzheit der Gestalt, ihre Individualität, ausmacht.

---

ziertere Betrachtung müsste insbesondere auch den Einfluss der Philosophien von Spinoza und Shaftesbury auf Herders Denken herausarbeiten.

Die Gesamtheit dieser individuellen Gestaltungsprozesse bildet für Herder, analog zu Leibniz' These der universellen Harmonie, ein harmonisches Gesamtsystem: „Nothwendig mußte also in einer so durchdachten Erdorganisation *keine Kraft die andre, kein Trieb den andern stören*“ (ebd.: 107).<sup>719</sup> Die Erde sei eine übergeordnete Ganzheit individueller Ganzheiten: „Alle Werke Gottes haben dieses eigen, daß, ob sie gleich alle zu Einem unübersehlichen Ganzen gehören, jedes dennoch auch für sich ein Ganzes ist und den göttlichen Charakter seiner Bestimmung an sich trägt“ (ebd.: 350). So, wie die Monaden sich im Grad ihrer Aktivität, der Klarheit ihrer Perzeption und der Komplexität ihres Eigenkörpers unterscheiden, bilden nach Herder die Geschöpfe der Erde eine von Gott eingerichtete, zusammenhängende „*Reihe aufsteigender Formen und Kräfte*“ (ebd.: 167), die schon bei den unbelebten Gegenständen beginne und mit dem Menschen ende: „Vom Stein zum Krystall, vom Krystall zu den Metallen, von diesen zur Pflanzenschöpfung, von den Pflanzen zum Thier, von diesen zum Menschen sahen wir die *Form der Organisation steigen*, mit ihr auch die Kräfte und Triebe des Geschöpfs vielartiger werden, und sich endlich alle, in der Gestalt des Menschen, sofern diese sie fassen konnte, vereinen“ (ebd.). Während alle anderen Geschöpfe ihr einzigartiges Wesen im Laufe ihrer Entwicklung instinktiv verwirklichten, sei der Mensch, als Ebenbild Gottes, frei und müsse seine Möglichkeiten selbstverantwortlich realisieren: „Da unser Geschlecht selbst aus sich machen muß, was aus ihm werden kann und soll: so darf keiner, der zu ihm gehört, dabei müssig bleiben“ (SW XVII: 153; vgl. SW XIV: 241).

Herder<sup>720</sup> betont also wie die Aufklärung<sup>721</sup> die Freiheit und Selbstverantwortung des Menschen und wendet sich, eben-

---

<sup>719</sup> Vgl. SW XIII: 60 f., SW XXI: 89.

<sup>720</sup> Zum Folgenden vgl. Schwarz 1951, Eisel 1980, 1982, 1992, 1993, 1993a, 1997, Welter 2004, Kirchhoff 2005.

falls wie sie, gegen absolutistische, despotische Herrschaft; diese werde der Natur des Menschen nicht gerecht, da sie die Entfaltung der schöpferischen Potenziale und Vernunft des Menschen durch willkürliche Traditionen und unvernünftige Willkürherrschaft behindere (SW IV: 367, V: 534, 577 f.). Er widerspricht aber der aufklärerischen Idee von Freiheit sowie der aufklärerischen Gesellschaftstheorie und Geschichtsphilosophie.<sup>722</sup>

Die Aufklärung bestimmt den Menschen als freies, autonomes Subjekt und zielt auf seine vollständige Emanzipation von tradierten gesellschaftlichen Zwängen. Der Mensch soll mit seiner als ungeschichtlich und universell angesehenen Vernunft diejenige gesellschaftliche Ordnung durch Gesellschaftsvertrag herstellen,<sup>723</sup> die der Befriedigung seiner individuellen, egoistischen Bedürfnisse dient (Liberalismus), der idealen Natur des Menschen entspricht (französischer Rationalismus) bzw. aus der transzendentalen Vernunftidee des Menschen folgt (Kant). Gemäß der aufklärerischen Geschichtsphilosophie ist das Ziel der Geschichte erreicht, wenn überall auf der Welt die Gesellschaft – nach dem Vorbild der bürgerlichen europäischen Gesellschaften – auf der Grundlage der allgemeinen menschlichen Vernunft konstruiert ist und der Mensch sich mittels Technik auch von natürlichen Einschränkungen gelöst hat. So erhofft sich Condorcet „die

---

<sup>721</sup> Unter diesen Begriff fasse ich hier die Gesellschaftstheorien der französischen Aufklärung, des englischen Liberalismus und Kants Position innerhalb der deutschen Aufklärung.

<sup>722</sup> Vgl. Dreitzel 1987, Irmischer 1987, Jäger 1987, Maurer 1987.

<sup>723</sup> David Hume sieht für den Bestand einer Gesellschaft allerdings die Gewohnheit als wichtiger an als die konstruierte Zustimmung (Übergang vom Empirismus zum Konventionalismus) (Jonas 1976: 86, 90 f.) und Adam Smith fasst in ähnlicher Weise die Gesellschaft weder als einen Natur- noch als einen rational konstruierten Vernunft-, sondern als Handlungszusammenhang auf, der von den Interessen und der Arbeit der Bürger getragen werde (ebd.: 111, 118).

Zerstörung der Ungleichheit zwischen den Nationen“ (1795: 328<sup>724</sup>).

Nach Herder dagegen besteht das Ziel der Menschheitsgeschichte darin, dass sich einzigartige Kulturen ausbilden, deren Basis ihr einzigartiges Mensch-Natur-Verhältnis ist: „(Z)ur Vollkommenheit der menschlichen Natur gehört, daß sie unter jedem Himmel, nach jeder Zeit und Lebensweise sich neu organisire und gestalte“ (SW XII: 8). Jedes Volk bilde, wenn es sich vernünftig entwickle, eine Kultur aus, die an die vorgegebenen besonderen Bedingungen seines Lebensraums angepasst sei (SW XIII: 261). Herder folgt damit zunächst Montesquieu (1767), der die aufklärerischen Theorien eines universellen Naturrechts kritisiert und „den Begriff eines nach Ort und Zeit verschiedenen Naturrechts voraus(setzt)“ (Jonas 1976: 23).

Er widerspricht aber dem Determinismus und Monismus, den Montesquieu seines Erachtens vertritt: Das Klima, worunter Herder den „Inbegriff von Kräften und Einflüssen“ (SW XIII: 272) eines Lebensraums versteht, dürfe weder als ausschließliche noch als mechanisch wirkende Ursache für die Besonderheit der Völker und Kulturen angesehen werden. Es wirke vielmehr organisch, das heißt in Abhängigkeit vom individuellen Charakter des Wesens, das in ihm lebe: „Wie auch das Klima wirke; jeder Mensch, jedes Thier, jede Pflanze hat ihr eignes Klima: denn alle äußern Einwirkungen nimmt jedes nach seiner Weise auf und verarbeitet sie organisch“ (SW XIII: 277);<sup>725</sup> „das Klima zwinget nicht, sondern es neiget“ (ebd.: 273). Aufgrund des individuellen Volkscharakters – dem in der Monadologie strukturell die Einzigartigkeit (der Perzeption) jeder Monade entspricht – würden auch Völker, deren Lebensräume zunächst gleiche Bedingungen aufwiesen, eine je einzigartige Kultur ausbilden: „So vielen Einfluß das Clima auf die Bildung der Menschen habe: so kann ich

---

<sup>724</sup> „la destruction de l'inégalité entre les nations“.

<sup>725</sup> Vgl. SW XIV: 38.

doch dasselbe eigentlich nicht für die Bilderin der Schönheit ansehen. Unter einerlei Klima, in einem völlig gleichen Lande kann es so verschiedene Bildungen geben, als es Provinzen und Menschengeschlechter gibt“ (SW IV: 204).

Volk und Lebensraum bestimmen sich nach Herder wechselseitig: Das Volk verändere das Klima seines Lebensraums (SW XIII: 273) in einer seinem individuellen Volkscharakter entsprechenden Weise, womit es sich von unmittelbaren Naturzwängen löse;<sup>726</sup> zugleich werde es in seinem Charakter, in seiner Sinnlichkeit und Vernunft, durch das Klima seines Lebensraums geprägt (ebd.: 253 f., 258, 261, 273, 291). Im Laufe der Menschheitsgeschichte bilde sich so eine Vielfalt abgegrenzt nebeneinander existierender, einzigartiger, inkommensurabler Kulturen aus: „So modifizieren sich die Nationen nach Ort, Zeit und ihrem innern Charakter; jede trägt das Ebenmaas ihrer Vollkommenheit, unvergleichbar mit andern, in sich“ (SW XIV: 227; vgl. ebd.: 85 f.).

Die Kulturen bilden für Herder in ihrer Einzigartigkeit dennoch eine Einheit. Diese sei zum einen eine ideelle: Jede Kultur repräsentiert, indem sie Eigenart ausbildet, das universelle Prinzip humaner Existenz (SW XIV: 291). Die christliche Missionierung solle bewirken, dass auch tatsächlich alle Völker dieses Prinzip verwirklichen: „Vor allen Dingen müssen wir also dies neue Mittel der Bildung betrachten, das keinen geringern Zweck hatte, als alle Völker zu Einem Volk, für diese und eine zukünftige Welt glücklich, zu bilden, und das nirgend kräftiger als in Europa wirkte“ (ebd.: 289). Zum anderen bestehe eine materielle, nämlich „eine klimatische Gemeinschaft“ (SW XIII: 270, im Original gesperrt) alles Lebendigen auf der Erde: Weil die Erde eine sich bewegende Kugel mit *einer* Atmosphäre und *einem* elektrischen Meer sei, sei auf ihr alles Leben miteinander verbunden (ebd.).

---

<sup>726</sup> Ausführlich zu dieser Theorie einer Loslösung durch Anpassung siehe Eisel 1992: 117 f., 1997: 127, 2002, 2005: 53.

Die Völker, die ihre Kultur vervollkommen, sind, so Herder, organische Volksgemeinschaften. Wie in einem natürlichen Organismus müsse im Staat „das Individuum und Geschlecht ... sich zum Ganzen fügen“ (SW XVIII: 309). „Was als Individuum, als Stand, für sich allein, andern zum Nachtheil figuriren wollte, muß der Analogie der Natur zufolge früher oder später untergehn; nur als ein mitwirkendes, lebendiges Glied im Staate kanns fortdauern“ (ebd.). Einen nicht-gesellschaftlichen Naturzustand schließt Herder gegen Hobbes, Locke und Rousseau aus: „Der Naturzustand des Menschen ist der Stand der Gesellschaft; denn in dieser wird er geboren und erzogen“ (SW XIII: 375).

Jeder Mensch solle im Staat diejenige Funktion ausüben, die seinen natürlichen Begabungen entspricht: „Nur Ein Stand existirt im Staate, *Volk* (nicht Pöbel;) zu ihm gehört der König sowohl als der Bauer; jeder auf seiner Stelle, in dem ihm bestimmten Kreise“ (SW XVIII: 308). Seinerseits müsse der Staat, da „das Ganze ... nur in seinen Gliedern lebet“ (ebd.: 309), die Ausgestaltung der naturgegebenen Ungleichheit der individuellen Begabungen fördern, die im eigenverantwortlichen Dienst an der höheren Einheit stehen: „Ist der Staat das, was er seyn soll, ... so wird er jede dieser Stimmen hören, und die Thätigkeit der Menschen nach ihren verschiedenen Neigungen, Empfindbarkeiten, Schwächen und Bedürfnissen aufwecken und ermuntern“ (SW XVII: 122). Je nach seiner Rolle in der Volksgemeinschaft habe der Mensch auch eine besondere Beziehung zum Lebensraum: „Der Schäfer siehet die Natur mit andern Augen an als der Fischer und Jäger: und in jedem Erdstrich sind auch diese Gewerbe wiederum, wie die Charaktere der Nationen, verschieden“ (SW XIII: 306).

*Zusammenfassend* kann man demnach sagen: An die Stelle des von *Leibniz* konzipierten harmonischen Systems einzigartiger Lebewesen tritt bei *Herder* ein harmonisches System



einzigartiger Volksgemeinschaften. Jene sind Zentralmonaden zusammen mit ihrem jeweiligen organisch organisierten Körper, der aus untergeordneten Lebewesen als Organen besteht; diese sind organische Verbindungen individueller Menschen mit einem König oder einer staatlichen Ordnung als 'Zentralmonade'. Jene Lebewesen perzipieren jeweils einen bestimmten Teil der anderen Monaden bzw. Lebewesen vermittelt ihrer einzigartigen Organe in besonders deutlicher und einzigartiger Weise; diese Volksgemeinschaften vernehmen die besonderen Bedingungen ihres Lebensraums und gestalten ihn in einzigartiger Weise vermittelt der jeweiligen individuellen Begabungen der ihnen zugehörenden Menschen.<sup>727</sup> Die Theorien von Leibniz und Herder sind also weitgehend analog.

### *Thienemanns Theorie der Biosysteme*

Thienemanns Theorie, derzufolge Biosysteme organische, abgegrenzte Einheiten von Lebensgemeinschaft und Lebensraum sind, entspricht offensichtlich der Kulturtheorie von Herder. (Im Deutschland der Zeit von Thienemann war eine der Herderschen Theorie entsprechende Auffassung vom richtigen Verhältnis zwischen den Menschen zum Beispiel durch die Schriften von Tönnies (1887) gegenwärtig.<sup>728</sup>)

---

<sup>727</sup> Eisel (1980: 286) interpretiert etwas anders: Herder bestimme die 'Länder' als den jeweils organischen 'Leib' der kulturellen Evolution.

<sup>728</sup> Ferdinand Tönnies unterscheidet zunächst zwei Formen von Beziehungen menschlicher Willen: verneinende und bejahende; *Verbindungen* nennt er Gruppen, die auf Verhältnissen gegenseitiger Bejahung durch Förderungen, Erleichterungen und Leistungen beruhen und als einheitlich nach innen und außen wirkende Wesen oder Dinge aufgefasst werden (1887 / 1935: 3). Es gebe nun zwei Arten von Verbindung: „Das Verhältnis selber, und also die Verbindung, wird entweder als reales und organisches Leben begriffen – dies ist das Wesen der *Gemeinschaft*, oder als ideelle und mechanische Bildung – dies ist der Begriff der *Gesellschaft*“ (ebd.). Genauer charakterisiert er: „Die Theorie der Gemeinschaft geht ... von der vollkommenen Einheit

Wie Herder konstatiert Thienemann (1956: 16), Gemeinschaft sei die Lebensform der Natur, wobei für ihn „Gemeinschaft ... eine Vergesellschaftung von Organismen im gleichen Raume (ist), bei der die Einzelglieder der Gesellschaft bestimmte, lebensnotwendige Beziehungen zueinander zeigen“ (1939: 268). Ebenso wie Herder nimmt er an, dass Lebensgemeinschaft und Lebensraum sich wechselseitig beeinflussen und dass der Lebensraum die Entwicklung eines Biosystems nicht determiniert: Die Wirkungen der zufälligen Erstbesiedler blieben in der weiteren Entwicklung eines Biosystems erkennbar. (In der Theorie von Kay ist diese Annahme eines Indeterminismus in Form der Annahme alternativer Optima gegenwärtig; siehe S. 238. Clements' Monoklimaxtheorie beinhaltet dagegen einen Klimadeterminismus; siehe S. 180.)

Thienemanns Theorie unterscheidet sich strukturell darin von Herders, dass sie beschreibt, wie sich organische Systeme durch Zuwanderung ausbilden, wohingegen Herder Systeme

---

menschlicher Willen als einem ursprünglichen oder natürlichen Zustande aus, welcher trotz der empirischen Trennung und durch dieselbe hindurch, sich erhalte, je nach der notwendigen und gegebenen Beschaffenheit der Verhältnisse zwischen *verschieden bedingten* Individuen mannigfach gestaltet. Die allgemeine Wurzel dieser Verhältnisse ist der Zusammenhang des vegetativen Lebens durch die Geburt; die Tatsache, daß menschliche Willen, insofern als jeder einer leiblichen Konstitution entspricht, durch Abstammung und Geschlecht miteinander verbunden sind und bleiben, oder notwendigerweise werden“ (ebd.: 8). „Die Theorie der Gesellschaft konstruiert einen Kreis von Menschen, welche, wie in Gemeinschaft, auf friedliche Art nebeneinander leben und wohnen, aber nicht wesentlich verbunden, sondern wesentlich getrennt sind, und während dort verbunden bleibend trotz aller Trennungen, hier getrennt bleiben trotz aller Verbundenheiten. Folglich finden hier keine Tätigkeiten statt, welche aus einer a priori und notwendigerweise vorhandenen Einheit abgeleitet werden können, welche daher auch insofern, als sie durch das Individuum geschehen, den Willen und Geist dieser Einheit in ihm ausdrücken, mithin so sehr *für* die mit ihm Verbundenen als für es selber erfolgen. Sondern hier ist ein jeder für sich allein, und im Zustande der Spannung gegen alle übrigen“ (ebd.: 40).

beschreibt, die sich durch Entwicklung und Differenzierung eines von Beginn an gegebenen Volkes organisieren (ohne dass allerdings Zuwanderung ausgeschlossen würde).

Etwas anders als Herder denkt Thienemann auch die Verbindung der abgegrenzten organischen Einheiten: Er hält die Erde für ein übergeordnetes Biosystem, das eine enkaptische Hierarchie nur relativ selbständiger Einheiten ist.

Eine weitere Differenz besteht darin, dass Herder eine zyklische Struktur kultureller Entwicklung annimmt: „Nach ihrer 'Blüthe' ist das 'Verblühen' einer Kultur endgültig, doch innerhalb eines naturhaften Zyklus des Absterbens und Aufstehens Voraussetzung für eine Neugeburt“ (Welter 2004: 84). Thienemann dagegen meint zwar, dass innerhalb von Biosystemen Stoffkreisläufe durch Auf- und Abbauprozesse von Komponenten realisiert sind; die Entwicklung von Biosystemen als ganzen denkt er aber als linearen Prozess. (Eine zyklische Entwicklung ökologischer Systeme nehmen Watt, Remmert und Kay an; siehe S. 240.)

Trotz dieser Differenzen ist insgesamt festzuhalten, dass die ökologische Theorie Thienemanns diejenigen Denkfiguren reproduziert, die Herder in seiner gegenaufklärerischen Kulturtheorie und Geschichtsphilosophie formuliert und selbst zu einem großen Teil direkt aus Leibniz' Monadologie übernommen hat.

## **Koestler und Kay: Lebende Systeme als Holarchien**

In Cuviers Organismusbegriff und in Herders Kulturtheorie kann man mehr oder weniger direkte Transformationen monadologischer Denkfiguren sehen, über die diese Eingang in die Biologie gefunden haben. Im Folgenden möchte ich, am Beispiel einer der im zweiten Teil dargestellten Theorien, zeigen, dass in einer biologischen Theorie eine zentrale

monadologische Denkfigur vermutlich nicht transformierend übernommen wird, sondern re-produziert wird, um ein Problem zu lösen, das strukturell einem Leibnizschen entspricht.

Koestler stellt für lebende und soziale Systeme eine Hierarchietheorie sogenannter Holons bzw. Holarchien auf, und Kay bestimmt davon ausgehend Ökosysteme als sich selbst organisierende, hierarchisch aus Holons aufgebaute Systeme (siehe Kapitel 5.3, S. 234 ff.). Mit der Monadologie haben diese Theorien die Annahme gemeinsam, 'Leben' vollziehe sich in Form von Systemen, die selbständige übergeordnete Einheiten seien und zugleich unselbständige Teile einer übergeordneten Einheit, wobei weder die übergeordnete Einheit die untergeordneten determiniert noch umgekehrt die untergeordneten Einheiten die übergeordnete determinieren, sondern zwischen ihnen eine wechselseitige Abhängigkeit besteht. Leibniz denkt so das Verhältnis der Monaden, aus denen die organisch organisierten Körper von Lebewesen resultieren, Koestler und Kay konzipieren so Systeme aus Holons (Holarchien), zu denen sie Lebewesen bzw. Ökosysteme zählen. An die Stelle der Leibnizschen individuellen Substanzen, deren Wesen in Perzeptionen besteht, die nach einer Regel fortschreiten und Aktivität mit Passivität (die die Aktivität der anderen Monaden repräsentiert) verbinden, treten dabei die Holons: „(T)he term 'holon' may be applied to any stable biological or social sub-whole which displays rule-governed behaviour and / or structural Gestalt-constancy“ (1967: 341). „Every holon has dual tendency to preserve and assert its individuality as a quasi-autonomous whole; and to function as an integrated part of an (existing or evolving) larger whole. This polarity between Self-Assertive ... and Integrative ... tendencies is inherent in the concept of hierarchic order; and a universal characteristic of life“ (ebd.: 343).

Koestler (siehe S. 234) entwickelt seine Theorie mit derselben Intention wie Leibniz: Einerseits widersprechen beide

einem Atomismus, Koestler dem des Behaviorismus, Leibniz dem Gassendis. Andererseits wenden sich beide gegen Theorien, die zwar 'holistisch' oder 'ganzheitlich' sind, denen zufolge die Teile von Ganzheiten ihren Bezug auf das Ganze aber nicht aus sich heraus selbsttätig realisieren, sondern ohne Selbständigkeit diesem eingeordnet werden. Koestler kritisiert deshalb die Gestalttheorie, Leibniz den Pantheismus Spinozas (und ferner Descartes' Dualismus und Annahme einer ausgedehnten Substanz sowie Sturms vitalistische Theorie). Deutlich wird damit, dass Koestler mit der Theorie der Holons nicht Atomismus und Holismus *versöhnt*, entgegen seiner Aussage: „The concept of the Holon, and of the Open Hierarchic System, attempts to reconcile atomism and holism“ (1967: 348). Denn Holons sind ebenso wenig Atome wie die Monaden. Koestler reproduziert vielmehr der Struktur nach die monadologische Individualitäts- und Systemauffassung.<sup>729</sup>

Über diesen Gemeinsamkeiten dürfen allerdings die Differenzen zwischen der Monadologie und der Theorie holarchischer Systeme nicht übersehen werden. Der wohl wichtigste strukturelle Unterschied ist, dass an die Stelle von Individuen (Monaden), deren Einheit metaphysischer Natur ist und die

---

<sup>729</sup> Koestler ist sich darüber wohl nicht im Klaren. Er führt (1967: 200) die Monaden nur wie Aristoteles' Entelechien und Bergsons *élan vital* als Begriffe an, zu denen man nicht zurückkehren sollte. Dagegen greifen Nachtomy et al. 2002 explizit auf die – wie sie sie nennen – Theorie einer 'nested individuality' (2002: 206) von Leibniz zurück, um ein Problem zu lösen, das strukturell dem von Koestler (und Leibniz) entspricht, nämlich eine Alternative zu den konträren Positionen in der Debatte um die Einheiten der Selektion zu formulieren: „Many evolutionary theorists presuppose a model of individuality that will eventually reduce to spatiotemporal mechanisms, and some still look for an exclusive level or function to determine a unit of selection. In recent years, a number of alternatives to these exclusive approaches have emerged, and no consensus can be foreseen. It is for this reason that we propose the model of nested individuals“ (ebd.: 205). Vgl. Eldredges 1985 Begriff der *nested hierarchies* (siehe Fußnote 282 auf S. 213 dieser Arbeit).

jeweils das Ganze in sich 'enthalten', Individuen (Holons) treten, deren Einheit allein in der Beschaffenheit empirischer, quantifizierbarer Prozesse gründen soll<sup>730</sup> und die zwar funktionale Teile einer übergeordneten Ganzheit sind, diese aber mit ihrer Beschaffenheit nicht repräsentieren.

## **Fazit der ideengeschichtlichen Betrachtungen**

Fasst man die Ausführungen zu Cuvier, Herder und Kay bzw. Koestler zusammen, so lässt sich festhalten: Die monadologische Individualitäts- und Systemauffassung bildet eine wesentliche ideengeschichtliche Grundlage für die moderne Auffassung vom einzelnen Organismus, die wohl paradigmatisch für alle anderen biologischen Theorien organischer Systeme ist, so sehr diese auch im Einzelnen abweichen mögen. Zugleich liefert die monadologische Theorie ein Modell für biologische Theorien überorganismischer, 'superorganismischer' Einheiten.

---

<sup>730</sup> Vgl. Koestlers Theorie der *dissectibility*, die die relative Eigenständigkeit von Holons auf Differenzen von Prozessgeschwindigkeiten zurückführt (siehe S. 236).

### 9.3 Ausblick

Ich habe idealtypisch Theorien aggregierter, interaktionistischer und organischer Systeme unterschieden und gezeigt, wie diese als 'harte Kerne' von Forschungsprogrammen die Theoriebildung in der Biologie beeinflussen. Für die konträren Systemauffassungen habe ich eine ideengeschichtliche Perspektive eingenommen und damit die 'Ränder' des Raumes kultureller Denkmöglichkeiten untersucht, der in der Biologie mit Theorien über Natur ausgefüllt wird. Eine ideengeschichtliche Betrachtung für die (Varianten der) Theorie interaktionistischer Systeme steht indessen noch aus. Zu untersuchen wäre in dieser, wo Theorien von Zulassungssystemen, einseitigen Ermöglichungssystemen und kooperativen Systemen außerhalb der Biologie formuliert worden sind und wie sie Eingang in die Biologie gefunden haben.

Ausgangspunkt einer solchen Analyse könnte Adam Smith sein, der mit *An inquiry into the nature and causes of the wealth of nations* (1776) das klassische Werk des Wirtschaftsliberalismus verfasst hat. Auf dessen Theorien der Arbeitsteilung und eines auf Konkurrenz beruhenden Gleichgewichts egoistischer Einzelner müssten sich ökologische (Gleichgewichts-)Theorien von Zulassungs- wie auch von Abhängigkeitssystemen beziehen lassen. Den Einfluss von Smiths Theorie auf die Entstehung der darwinistischen Evolutionstheorie habe ich bereits erwähnt (siehe S. 478). (Im Rahmen einer solchen Analyse sollte meine Zuordnung von Nicholsons Theorie einer Dichteregulation durch Konkurrenz zur Theorie organischer Systeme überprüft werden.)

Eine differenziertere Analyse könnte die verschiedenen Positionen in der ökologischen Diskussion um das Konkurrenzausschlussprinzip auf neoliberalistische ökonomische Theorien und deren Kritik beziehen. Interessant wäre es zudem, den Hintergrund von Hubbells Thesen zu beleuchten,

dass Evolution nicht zu Divergenz, sondern zu Konvergenz führt, und dass es „*fitness invariance rules*“ (2001: 327) gibt.

Mit der Philosophie von Ockham habe ich einen ideengeschichtlichen Ausgangspunkt für moderne Theorien aggregierter Systeme rekonstruiert. Die von mir skizzierte ideengeschichtliche Entwicklungslinie, die von Ockhams Philosophie ausgeht, hat allerdings zu Theorien interaktionistischer Systeme wie der von Adam Smith geführt (siehe S. 477 f.). Noch zu bestimmen wäre demzufolge die ideengeschichtliche Traditionslinie, die die Auffassung übermittelt, dass Individuen, gerade wegen ihrer qualitativen Individualität, in einem nicht gesellschaftlichen Zustand existieren.

Die bisher vorgeschlagenen Untersuchungen würden das Forschungsprogramm dieser Arbeit systematisch erweitern und differenzieren. Inhaltlich besonders wünschenswert wäre es, die Kontroversen über die Einheiten der Selektion und um den Adaptationismus in der Evolutionstheorie (siehe S. 1 f.) in ein so ergänztes Forschungsprogramm einzubeziehen.

Recht offensichtlich ist, dass die Kontroverse über die *Einheiten der Selektion* eine zwischen Forschungsprogrammen ist, denen konkurrierende Individualitäts- und Systemauffassungen zugrunde liegen. So wären zum Beispiel Theorien, nach denen der Selektionskoeffizient eines Gens unabhängig von den anderen Genen ist, der idealtypischen Theorie aggregierter Systeme zuzuordnen; das gilt auch, wenn in ihnen, wie von Richard Dawkins, Lebewesen als notwendige 'Vehikel' für die Reproduktion der 'egoistischen Gene' oder 'Replikatoren' angesehen werden. Dagegen wären die Theorien von Ernst Mayr (vgl. S. 110) und Sewall Wright (vgl. S. 287) wohl der idealtypischen Theorie kooperativer Systeme zuzuordnen.

Dass auch die Kontroverse um den *Adaptationismus* auf die Konkurrenz der idealtypisch beschriebenen Individualitäts-



und Systemauffassungen zurückzuführen sein soll, mag verwundern. Denn zunächst einmal ist in dieser Kontroverse strittig, ob die Evolution der Arten durch ein äußeres Prinzip (Umweltselektion) oder aber durch ein inneres bestimmt ist. Welche Position in dieser Frage eingenommen werden kann, ist jedoch davon abhängig, welcher Art von System Phänotypen bzw. Genotypen zugeordnet werden: Sind sie aggregierte Systeme, insofern ihre Teile sich mehr oder weniger unabhängig voneinander verändern können und kontextunabhängige Eigenschaften haben? Oder sind sie es nicht?

Entsprechend formuliert Brian C. Goodwin in seiner Kritik adaptationistischer Theorien: „Organisms are not aggregates of elements, whether molecules, cells, organs, skeletal or other components, whose random variation results in an unconstrained variety of forms. They are self-organizing wholes governed by laws describing spatial and temporal organization such that processes of biological change involve constrained transformation, whether ontogenetic or phylogenetic“ (1984a: 113).

Diese beiden Kontroversen im Sinne des Forschungsprogramms dieser Arbeit zu untersuchen, würde vermutlich meine These stützen, dass in der biologischen Theoriebildung (konkurrierende) Individualitäts- bzw. Systemauffassungen grundlegende Bedeutung haben.

Mit der wissenschaftstheoretischen und -geschichtlichen Betrachtungsweise, die ich in dieser Arbeit eingenommen habe, lassen sich viele der anhaltenden grundsätzlichen Kontroversen in den Teildisziplinen der Biologie sowie Analogien zwischen Kontroversen in verschiedenen Teildisziplinen verständlich machen. Unterschiede und Gemeinsamkeiten verschiedener biologischer Theorien werden, über semantische Differenzen hinweg, analysierbar.

Zudem lässt sich systematisch thematisieren, dass und wie die Theoriebildung in der Biologie gesellschaftlich bedingt

ist. In dieser Arbeit habe ich solche Zusammenhänge nur für sehr grundsätzliche kulturelle Konstitutionsideen herstellen können. Denn es ging mir vorwiegend darum, idealtypische Individualitäts- und Systemauffassungen präzise zu formulieren und ein möglichst breites Spektrum biologischer Theorien auf diese zu beziehen. So war es nicht mehr möglich, den Zusammenhang zwischen 'Kultur' und Biologie für speziellere Denkfiguren zu erweisen. Das wäre in detaillierten Studien zu einzelnen biologischen Theorien oder Denkfiguren möglich.

Inwiefern kulturelle Konstitutionsideen ihrerseits durch biologische Theorien beeinflusst werden, habe ich überhaupt nicht untersucht. Die konstitutionstheoretische Perspektive, die ich in dieser Arbeit eingenommen habe, erlaubt es jedoch, solche Einflüsse zu thematisieren, ohne (befürchten zu müssen) in einen Naturalismus zu verfallen.

## 10 Zusammenfassung

Ausgangspunkt dieser Arbeit ist, dass es in der modernen Biologie zahlreiche grundlegende Kontroversen zwischen Theorien gab und gibt, für die ihre Vertreter jeweils paradigmatischen Charakter und grundsätzlich universelle Geltung beanspruchen. Warum sind diese Kontroversen noch nicht durch Falsifikation (Popper) zugunsten einer einzigen Theorie beendet worden? Warum gibt es in verschiedenen Teildisziplinen der Biologie offenbar analoge Kontroversen? Das allgemeine Interesse meiner Arbeit liegt darin, insbesondere für Theorien ökologischer Einheiten, Antworten auf diese Fragen zu geben.

Ursache für viele der Kontroversen in der Biologie ist, so die *eine Hauptthese* der Arbeit, nicht etwa, dass die konkurrierenden Theorien unzulässige Verallgemeinerungen von Erkenntnissen über an sich unterschiedlich beschaffene Gegenstände sind. Ursache ist vielmehr, dass in der Biologie mehrere konkurrierende Paradigmen bzw. disziplinäre Strukturen (Kuhn) oder Forschungsprogramme (Lakatos) existieren, deren 'harten Kern' (Lakatos) *konkurrierende Individualitäts- bzw. Systemauffassungen* bilden; weil der jeweilige 'harte Kern' vor einer Falsifikation geschützt wird, kommt es zu grundlegenden und andauernden Kontroversen, in denen sich die gegenseitigen empirischen Widerlegungsversuche als fruchtlos erweisen.

Die *andere Hauptthese* dieser Arbeit lautet: Diese konkurrierenden Individualitäts- bzw. Systemauffassungen sind intersubjektive geistesgeschichtliche Deutungsmuster, die von der Biologie rezipiert worden sind. Sie stellen *kulturelle* Bestandteile der Konstituierung biologischer Einheiten dar bzw. sie

gehören zum kulturellen Entdeckungszusammenhang (*context of discovery*) von Theorien über biologische Einheiten. Grundlegende Kontroversen in der Biologie wie beispielsweise die um Theorien ökologischer Einheiten müssen also im Zusammenhang mit konkurrierenden kulturellen Ideen gesehen werden, die sie widerspiegeln (und die in ihnen auch ausdifferenziert und weiterentwickeln werden).

Die Arbeit ist in vier Teile gegliedert. Der *erste Teil* ist wissenschaftstheoretisch-methodisch:

In Kapitel 2 erläutere ich den *wissenschaftstheoretischen Standpunkt*, der den oben formulierten Thesen zugrunde liegt, und mache damit den Diskurs-Standort der Arbeit transparent.

Zunächst behandle ich Poppers wissenschaftstheoretische Kritik am empiristischen Induktivismus und Verifikationismus sowie die Kritik an Poppers Falsifikationismus, die zu Kuhns Paradimenttheorie bzw. zu Lakatos' Theorie konkurrierender Forschungsprogramme führt. Zentral für meine Arbeit ist dabei folgende These: Man kann Theorien empirisch nicht mit voller Sicherheit als falsch erweisen, da eine unfehlbare empirische Basis nicht existiert; denn Beobachtungen sind immer theoriebeladen, so dass sich eine klare Grenze zwischen Beobachtungen und theoretischem Wissen nicht ziehen lässt (Quine, Kuhn, Lakatos). Deshalb kann es für alle Phänomene inhaltlich unverträgliche, aber empirisch äquivalente Erklärungen geben (Unterbestimmtheit *sensu* Duhem und Quine). Auch Leistungsvergleiche zwischen empirisch nicht äquivalenten konkurrierenden Theorien bleiben, wegen unterschiedlicher Stärken und Schwächen, oft ohne eindeutiges Ergebnis (Kuhn-Unterbestimmtheit). Lakatos (1974, 114) hat pointiert formuliert, dass „kein experimentelles Ergebnis je eine Theorie töten kann: Jede Theorie kann von Gegen-

beispielen entweder durch eine Hilfshypothese oder durch eine geeignete Umdeutung ihrer Termini gerettet werden.“  
Anschließend mache ich die von mir eingenommene 'konstitutionstheoretische' Perspektive deutlich, die ich als *Theorie kultureller Konstitution* bezeichne. Diese verbindet Lakatos' Theorie konkurrierender Forschungsprogramme mit Kants transzendentalphilosophischer Kritik am Empirismus wie auch am gegnerischen Rationalismus, erweitert aber dessen Konstitutionstheorie entsprechend den Wissenschaftstheorien von Eisel (2002) und Hesse (2002): Den Gegenständen einer Naturwissenschaft liegen neben den von Kant thematisierten transzendentalen Konstitutionsbedingungen der Erfahrung und Erkenntnis überhaupt auch kulturelle Ideen zugrunde, durch die sie als besondere Objekte konstituiert werden.

In Kapitel 3 des ersten Teils stelle ich die *Methode* vor, mit der ich diese Theorie kultureller Konstitution für die Analyse von (Kontroversen über) Theorien ökologischer Einheiten operationalisiere. Als begriffliches 'Werkzeug' bzw. als *Heuristik* bilde ich *idealtypische Individualitäts- bzw. Systemauffassungen*, um dann reale Theorien ökologische Einheiten daraufhin untersuchen zu können, ob sie einer dieser Auffassungen korrelieren und sich in ihrer Beschreibungs- und Erklärungsweise sowie empirischen Beweisführung durch Bezug auf eine von ihnen verständlich machen lassen.

Ich bilde folgende Idealtypen: (1) die Theorie aggregierter Systeme bzw. solitärer Individualität und (2) die organischer Systeme bzw. systemischer Individualität sowie (3) die zwischen diesen konträren Theorien vermittelnde Theorie interaktionistischer Systeme bzw. von Ko-Individualität. Letztere gliedere ich in Theorien von (3a) Zulassungs- / Permittensystemen und von (3b) Abhängigkeits- / Dependenzsystemen, die ich nochmals differenziere in Theorien (3b<sub>1</sub>) einseitiger Ermöglichungssysteme und (3b<sub>2</sub>) kooperativer Systeme.

Dabei definiere ich wie folgt: (1) Für ein *aggregiertes System* gilt: Jedes Individuum gehört ihm unabhängig von den anderen Individuen dieses Systems als Komponente zu und darüber hinaus auch unabhängig von allen anderen Individuen der betrachteten Kategorie (oder Klasse) von Gegenständen, die noch außerhalb dieses Systems existieren mögen; jedes Individuum ist auch in seinen Eigenschaften, einschließlich seiner Disposition, unabhängig von diesen.

(2) In einem *organischen System* leistet jede Komponente einen absolut notwendigen Beitrag zur Reproduktion des Systems. (2a) Es handelt sich um ein organisches System *sensu stricto*, wenn jeder Beitrag nur von einem einzigen Individuum geleistet werden kann, also jedes Individuum eine absolut notwendige Komponente, keines ersetzbar ist. (2b) Es liegt ein organisches System *sensu lato* vor, wenn zur Systemreproduktion notwendige Beiträge von verschiedenen Individuen geleistet werden können, es also funktional äquivalente Individuen gibt, die einander als Systemkomponenten ersetzen können (Äquivalenzfunktionalismus).

(3) *Interaktionistisch* ist ein System, wenn seine Zusammensetzung durch kausale Beziehungen zwischen den potenziellen und / oder den tatsächlichen Komponenten des Systems bestimmt ist, die tatsächlichen Komponenten aber in ihrer Existenz nicht wechselseitig und zugleich absolut notwendig abhängig voneinander sind. (3a) Einem Zulassungs- / Permittenssystem gehören die Komponenten unabhängig voneinander zu; sie müssen aber in bestimmter Weise voneinander verschieden sein, um kompossibel zu sein. (3b) In einem Abhängigkeits- / Dependenzsystem sind alle Komponenten unmittelbar oder mittelbar durch existenzfördernde oder -ermöglichende Beziehungen miteinander verbunden; die Abhängigkeit ist aber nicht wechselseitig und zugleich absolut notwendig. (3b<sub>1</sub>) Für *einseitige Ermöglichungssysteme* gilt: Alle Komponenten sind durch einseitige existenzermöglichende Beziehungen miteinander verbunden. (3b<sub>2</sub>) In

einem *kooperativen System* sind alle Komponenten, unmittelbar oder mittelbar, durch wechselseitig förderliche oder existenzermöglichende Beziehungen miteinander verbunden, ohne dass aber diese Beziehungen wechselseitig absolut notwendig sind.

Im *zweiten, 'empirischen' Teil* der Arbeit untersuche ich mit dieser Heuristik aus Idealtypen reale populations- und vor allem synökologische Theorien. Die behandelten Theorien lassen sich den Idealtypen im Wesentlichen folgendermaßen zuordnen:

- die von *H. G. Andrewartha* und *L. C. Birch*, *J. H. Connell*, *H. A. Gleason*, *F. Peus*, *G. H. Walter* sowie *J. A. Wiens* der Theorie aggregierter Systeme (1),
- die von *W. C. Allee et al.*, *A. J. Nicholson*, *E. P. Odum*, *J. J. Kay* und *A. F. Thienemann* der Theorie organischer Systeme (2),
- die von *P. R. Grant*, *G. E. Hutchinson*, *R. H. MacArthur* sowie auch die von *F. E. Clements* der Theorie von Zulassungssystemen (3a), wobei diese bei Grant mit einer Theorie solitärer Individualität verbunden ist und bei Clements mit einer Sukzessionstheorie, die ich als deterministische Form der Theorie einseitiger Ermöglichungssysteme interpretiere,
- die von *R. T. Paine* sowie *R. H. Whittaker* den Theorien von Zulassungs- und einseitigen Ermöglichungssystemen (3a + 3b<sub>1</sub>),
- die Auffassung von *J. M. Diamond* den Theorien von Zulassungs- und kooperativen Systemen (3a + 3b<sub>2</sub>),
- die von *A. Remane* der Theorie einseitiger Ermöglichungssysteme (3b<sub>1</sub>) und schließlich
- die neutralistische von *S. P. Hubbell* der idealtypischen Theorie aggregierter Systeme (1), sofern man seine Definition des Begriffs ökologischer Gesellschaften zugrundelegt (derzufolge diese nur trophisch ähnliche Organismenarten

umfassen), bzw. zudem der von Zulassungssystemen (1 + 3a), sofern man ökologische Gesellschaften als umfassendere Systeme definiert.

Die Untersuchungen dieser Theorien zeigen, dass Theorien ökologischer Einheiten sich tatsächlich in ihrer jeweiligen Beschreibungs- und Erklärungsweise sowie empirischen Beweisführung zu einem erheblichen Teil durch Bezug auf die idealtypischen Individualitäts- bzw. Systemauffassungen verständlich machen lassen. An einzelnen Theorien wird konkret erkennbar, wie der Entdeckungszusammenhang (*context of discovery*) die interne Logik von Theorien ökologischer Einheiten bestimmen kann und wieso oftmals – weil dieser mächtiger ist als der Rechtfertigungszusammenhang (*context of justification*) bzw. weil dieser jenen determiniert – empirische Widerlegungsversuche bei den jeweiligen Gegnern keine 'Überzeugungskraft' entfalten können.

Insgesamt machen die präzise definierten Idealtypen die unübersichtliche Vielzahl von Theorien ökologischer Einheiten rational strukturierbar und Kontroversen rekonstruierbar. Die gegenüber den verbreiteten dichotomischen Begriffssystemen differenziertere Einteilung zeigt dabei zum Beispiel, dass innerhalb der Gruppe von Auffassungen, die üblicherweise als '*holistisch*' bezeichnet werden, grundsätzlich verschiedene Ansichten existieren, die entweder der Theorie organischer Systeme oder aber der kooperativer Systeme zuzuordnen sind (oder zuweilen auch, wie MacArthurs Theorie konkurrenzinduzierter Nischendifferenzierung, der Theorie von Zulassungssystemen).

Die präzise Definition der Idealtypen erweist beispielsweise, dass die kanonische Interpretation der synökologischen Theorie von *Clements* als paradigmatisch für eine 'organismische' Auffassung nicht haltbar ist: Sie ist, in meiner Terminologie, nicht der idealtypischen Theorie organischer Systeme zuzuordnen, sondern – in Hinblick auf die synchrone Koexistenz



von Arten – derjenigen einseitiger Zulassungssysteme und – in diachroner Hinsicht, für primäre Sukzessionen – derjenigen einseitiger Ermöglichungssysteme.

Ferner erlauben es die Idealtypen, neue biologische Theorien daraufhin zu überprüfen, inwiefern sie tatsächlich neuartig sind oder aber alte Theorien (in neuen Begriffen) reformulieren. Beispielsweise wird deutlich, dass Hubbells neutralistische Theorie zwar wie die Theorien von Andrewartha und Birch sowie Gleason der idealtypischen Theorie aggregierter Systeme zuzuordnen ist, sich die Argumentation von Hubbell aber grundsätzlich von derjenigen jener Autoren unterscheidet.

Die idealtypischen Individualitäts- und Systemauffassungen haben also *systematischen und heuristischen Wert*. Dadurch allein rechtfertigt sich, nachträglich, ihre Bildung. Denn erst dieser Wert erweist, dass sie trotz ihrer Idealität keine bloßen 'Gedankenspielereien' sind, die zur Erkenntnis der Realität nichts beitragen (was durchaus möglich wäre), sondern dass sie die Realität der Kontroversen um ökologische Einheiten gerade wegen ihrer realitätsbezogenen Idealität verständlich machen können.

Im *dritten, ideengeschichtlichen Teil* der Arbeit verbinde ich die Idealtypen und damit die durch sie erschlossenen realen ökologischen Theorien mit kulturellen Ideen. Mein Ziel dabei ist es, die These zu stützen, dass die Kontroverse um Theorien ökologischer Einheiten im Zusammenhang mit konkurrierenden kulturellen Ideen gesehen werden muss: dass sie diese widerspiegelt. Als Grundkategorie, um diese Spiegelung zu demonstrieren, wähle ich den Begriff der Individualität.

Die grundlegenden kulturellen Konzeptionen dieses Begriffes findet man in den theologischen und philosophischen Reflexionen über das Wesen des Menschen und der Welt bzw., formaler, über das Verhältnis von Teil (Einzelnem) und Gan-

zem (Allgemeinem). Für die konträren Idealtypen und damit für die ökologischen Theorien, die ich diesen zugeordnet habe, führe ich detailliert vor, dass strukturell entsprechende Auffassungen in vormodernen Philosophien formuliert worden sind, und zwar eine Theorie solitärer Individualität bzw. aggregierter Systeme mit der voluntaristisch-nominalistischen Kosmologie und Ontologie von *Wilhelm von Ockham* und eine Theorie systemischer Individualität bzw. organischer Systeme mit der rationalistischen Monadologie von *Gottfried Wilhelm Leibniz*. Ich beschreibe diese Philosophien entsprechend ihrer jeweiligen immanenten Logik, orientiere mich bei meiner Darstellung aber an der Charakterisierungsebene der gebildeten Idealtypen und an dem Ziel, strukturelle Parallelen zu modernen biologischen Theorien aufzuweisen.

Ich zeige, dass Ockham und Leibniz beide die Individualität jedes Geschöpfes betonen, indem sie jedem nicht nur akzidentelle Individualität zuschreiben, sondern ein ausschließlich ihm zugehöriges Wesen (Individualontologie). Ferner arbeite ich heraus, dass sie dieses individuelle Wesen aber in konträrer Weise bestimmen: Für Ockham ist die bestehende Welt die Realisierung einer in Umfang und Zusammensetzung beliebigen, das heißt durch keinerlei Gründe, sondern allein durch Gottes allmächtigen Willen (Voluntarismus) bestimmten Teilmenge der möglichen Geschöpfe. Jedes einzigartige Wesen ist von allen anderen unabhängig. Individualität ist somit als dem Wesen nach absolut oder solitär gedacht. Für Leibniz dagegen ist die bestehende Welt das bestmögliche, in Gottes Allmacht, Güte und Weisheit gründende rationale System, welches die maximale Vielheit kompossibler Geschöpfe enthält. Das einzigartige Wesen jedes Geschöpfes besteht in seiner Weise, in Beziehung zu allen anderen Geschöpfen zu stehen, und ist insofern von diesen abhängig. Individualität ist somit als dem Wesen nach relational oder systemisch gedacht.

Somit liegen mit den Philosophien von Ockham und Leibniz

konträre Ausformulierungen des Prinzips individueller Existenz vor. Diese stecken den Rahmen ab, innerhalb dessen in der Neuzeit und Moderne die verschiedenen, konkurrierenden Konzeptionen von Individualität und von Systemen entwickelt worden sind. Und diesen Konzeptionen folgt, unbewusst, die Theoriebildung in der Biologie. Die diversen 'Schulen' des ökologischen Diskurses entpuppen sich, im Hinblick auf ihre Individualitäts- bzw. Systemauffassung, als Varianten oder auch als Mischformen dieser Philosophien.

Die ideengeschichtliche Analyse macht zudem deutlich, dass zwei konkurrierende Individualitätsbegriffe die Voraussetzung sind für die übliche Unterscheidung zwischen 'individualistisch' und 'organismisch' / 'holistisch'. Auch der Holismus ist ein Individualismus – allerdings einer von ganz anderer Art als der konventionell in der Biologie (oder auch der Soziologie) so bezeichnete. Diese Einsicht ist der Grund dafür, dass für die gebildeten Idealtypen eine neue Terminologie entwickelt wurde.

Im *vierten Teil* der Arbeit führe ich die Ergebnisse der vorangegangenen Teile zusammen. Zunächst stelle ich meiner Definition der Theorie aggregierter Systeme bzw. solitärer Individualität eine kurze Zusammenfassung von Ockhams Philosophie gegenüber, um Gemeinsamkeiten und Differenzen zwischen beiden Theorien zu explizieren. Entsprechend verfare ich für die Theorie organischer Systeme bzw. systemischer Individualität und Leibniz' Monadologie.

Anschließend zeige ich am Beispiel der Monadologie, wie die im dritten Teil betrachteten philosophischen Denkfiguren Eingang in die moderne Biologie gefunden haben könnten. Dazu gehe ich auf *Georges Cuviers* Theorie des ökologischen Organismus und auf *Johann Gottfried Herders* gegenaufklärerische Kulturtheorie und Geschichtsphilosophie ein.

In einem Ausblick weise ich auf wünschenswerte Ergänzungen dieser Arbeit hin.

Die Leistung der Arbeit lässt sich so resümieren: Sie entwickelt für die Metatheorie der Biologie die wissenschaftstheoretische, konzeptionelle und methodische Grundlage für eine rationale Rekonstruktion einer Vielzahl konkurrierender biologischer Theorien und führt diese für zahlreiche Theorien ökologischer Einheiten durch. Zugleich ermöglicht sie es, eine Ideengeschichte statt einer bloßen Realgeschichte der Biologie zu verfassen. Beides wird dadurch erreicht, dass, wohl erstmals, die von Lakatos vor allem für die Wissenschaftstheorie der Physik entwickelte Theorie der konkurrierenden Forschungsprogramme auf die Biologie angewendet und die 'harten Kerne' biologischer Forschungsprogramme mittels idealtypischer Individualitäts- bzw. Systemauffassungen einer Untersuchung zugänglich gemacht werden.

Auf diese Weise ist die Arbeit zugleich ein Beitrag zur (sich verstärkenden) Diskussion über das Phänomen und das Problem des 'Naturalismus' in der Gesellschaftstheorie. Ihre metatheoretische Analyse des *context of discovery* der Biologie macht deutlich, dass die Berufung auf ökologische Naturgesetze und die Forderung naturgemäßen Verhaltens in der gesellschaftlichen Sphäre meist, auf dem Umweg über ökologische Forschungsergebnisse, auf sich selbst rekurriert. Solche Zirkel werden aus der konstitutionstheoretischen Perspektive dieser Arbeit erkennbar (und rekonstruierbar).

Indem die Arbeit deutlich macht, dass auch in Debatten, die scheinbar rein naturwissenschaftliche Gegenstände haben, kulturelle Ideen miteinander konkurrieren können, fördert sie einen rationalen, demokratischen Diskurs über das Mensch-Natur-Verhältnis und die aufklärerische Einsicht, dass gesellschaftliche Ziele und Normen nur gesellschaftlich begründbar sind. Speziell für den Naturschutz bzw. allgemeiner die Landschaftsplanung unterstützt meine Arbeit die Kritik an den seit Mitte des 20. Jahrhunderts vorherrschenden ökologischen Begründungen und die Forderung, wieder stärker kulturell zu begründen.

# Literatur

- Abrams, Peter A. 2000: The evolution of predator-prey interactions: theory and evidence. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31: 79-105.
- Abrams, Peter A. & Holt, Robert D. 2002: The impact of consumer-resource cycles on the coexistence of competing consumers. *Theoretical Population Biology* 62: 281-295.
- Ackrill, John L. 1985: Aristoteles. Eine Einführung in sein Philosophieren. De Gruyter, Berlin & New York.
- Adams, Marilyn M. 1987: William Ockham. 2 volumes. University of Notre Dame Press, Notre Dame.
- 1990: Ockham's individualisms. In: Vossenkuhl, Wilhelm & Schönberger, Rolf (Hrsg.): Die Gegenwart Ockhams. VCH, Weinheim: 3-24.
- Adams, Robert M. 1994: Leibniz: determinist, theist, idealist. Oxford University Press, New York.
- Addicott, John F. 1984: Mutualistic interactions in population and community processes. In: Price, Peter W.; Slobodchikoff, Con N. & Gaud, William S. (Hrsg.): A new ecology. Novel approaches to interactive systems. Wiley, New York u. a.: 437-455.
- Adler, Hans 1990: Die Prägnanz des Dunklen. Gnoseologie – Ästhetik – Geschichtsphilosophie bei Johann Gottfried Herder. Meiner, Hamburg.
- Agassi, Joseph 1973: Methodological individualism. In: O'Neill, John (Hrsg.): Modes of individualism and collectivism. Heinemann, London: 185-212.
- Alechin, Vasilii V. 1925: Ist die Pflanzenassoziation eine Abstraktion oder eine Realität? *Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie* 60, Beiblatt 135: 17-25.
- Aliberti, Giovanni 2001: Über das Individuationsprinzip. Der junge Leibniz und die Auflösung der allgemeinen Substanz in der individuellen Substanz. In: Poser, Hans (Hrsg.): Nihil sine ratione. Mensch, Natur und Technik im Wirken von G. W. Leibniz, Vorträge 1. Teil. Tagungsband des VII. Internationalen Leibniz-Kongreß, Berlin, 10. - 14. September 2001. Berlin: 9-16.
- Allee, Warder C. 1938: Social life of animals. Norton, New York.
- 1951: Cooperation among animals, with human implications. (Revised edition of 'Social life of animals'). Schuman, New York.
- Allee, Warder C.; Emerson, Alfred E.; Park, Orlando; Park, Thomas & Schmidt, Karl P. 1949: Principles of animal ecology. Saunders, Philadelphia & London.
- Allen, Timothy F. H. & Hoekstra, Thomas W. 1992: Toward a unified ecology. Columbia University Press, New York.
- Allen, Timothy F. H. & Starr, Thomas B. 1982: Hierarchy. Perspectives for ecological complexity. The University of Chicago Press, Chicago & London.

- Allen, Timothy F. H.; Zellmer, Amanda J. & Wuennenberg, C. J. 2005: The loss of narrative. In: Cuddington, Kim & Beisner, Beatrix E. (Hrsg.): *Ecological paradigms lost. Routes of theory change*. Elsevier, Amsterdam u. a.: 333-370.
- Alverdes, Friedrich 1936: Organizismus und Holismus. Neuere theoretische Strömungen in der Biologie. *Der Biologe* 5: 121-128.
- Amundson, Ron 1994: Two concepts of constraint: Adaptationism and the challenge from developmental biology. *Philosophy of Science* 61: 556-578.
- Amundson, Ron & Lauder, George V. 1994: Function without purpose: The uses of causal role function in evolutionary biology. *Biology and Philosophy* 9: 443-469.
- Anderson, Derek J. 1986: Ecological succession. In: Kikkawa, Jiro & Anderson, Derek J. (Hrsg.): *Community ecology: pattern and process*. Blackwell, Melbourne u. a.,: 269-285.
- Andrewartha, Herbert G. & Birch, Louis C. 1954: *The distribution and abundance of animals*. University of Chicago Press, Chicago.
- 1984: *The ecological web. More on the distribution and abundance of animals*. University of Chicago Press, Chicago & London.
- Anselm von Canterbury: *Proslogion. Untersuchungen*. Lateinisch – deutsch. Ausgabe von P. Franciscus Salesius Schmitt O. S. B. (1984). Frommann-Holboog. Stuttgart-Bad Cannstatt.
- Apel, Karl-Otto 1955: Das Verstehen (eine Problemgeschichte als Begriffsgeschichte). In: Rothacker, Erich (Hrsg.): *Archiv für Begriffsgeschichte*, Band 1. Bouvier, Bonn: 142-199.
- Appel, Toby A. 1987: *The Cuvier – Geoffroy debate. French biology in the decades before Darwin*. Oxford University Press, New York & Oxford.
- Arendt, Hannah 1979: *Vom Leben des Geistes*. Band II: *Das Wollen*. Piper, München & Zürich.
- Aristoteles, *Kategorien*. Übersetzt u. erläutert von Klaus Oehler (1997). Akademie Verlag, Berlin.
- *Metaphysik = Metaphysik*. Schriften zur Ersten Philosophie. Übersetzt u. hrsg. von Franz F. Schwarz (1991). Reclam, Stuttgart. (Griechische Begriffe u. Zeilenangaben nach: Aristoteles' *Metaphysik*. Neubearbeitung der Übersetzung von Hermann Bonitz. Mit Einleitung u. Kommentar hrsg. von Horst Seidl. Griechischer Text in der Edition von Wilhelm Christ. Erster Halbband: Bücher I(A)-VI(E). (1989). Zweiter Halbband: Bücher VII (Z)-XIV (N). (1991). Griechisch – deutsch. Meiner, Hamburg.
- *Physik = Aristoteles' Physik: Vorlesung über Natur*. Übersetzt, mit einer Einl. u. mit Anm. hrsg. von Hans Günter Zekl. Erster Halbband: Bücher I(A)-IV(Δ). (1987). Zweiter Halbband: Bücher V(E)-VIII(Θ). (1988). Griechisch – deutsch. Meiner, Hamburg.
- *Über die Seele*. Mit Einleitung, Übersetzung (nach W. Theiler) und Kommentar hrsg. von Horst Seidl (1995). Griechischer Text in der Edition von Wilhelm Biehl und Otto Apelt. Meiner, Hamburg.

- Armstrong, David M. 1980: Universals and scientific realism. Vol. I: Nominalism and realism. Cambridge University Press, Cambridge u. a.
- Armstrong, Robert A. & McGehee, Richard 1976: Coexistence of species competing for shared resources. *Theoretical Population Biology* 9: 317-328.
- 1976a: Coexistence of two competitors on one resource. *Journal of Theoretical Biology* 56: 499-502.
- 1980: Competitive exclusion. *The American Naturalist* 115 (2): 151-179.
- Arthur, Richard 2001: Leibniz and Cantor on the actual infinite. In: Poser, Hans (Hrsg.): Nihil sine ratione. Mensch, Natur und Technik im Wirken von G. W. Leibniz, Vorträge 1. Teil. Tagungsband des VII. Internationalen Leibniz-Kongreß, Berlin, 10. - 14. September 2001. Berlin: 41-46.
- Ashton, Peter S. 1969: Speciation among tropical forest trees: Some deductions in the light of recent evidence. *Biological Journal of the Linnaean Society* 1: 155-196.
- Atran, Scott 1987: The early history of the species concept: an anthropological reading. In: Atran, Scott; Burkhardt, Richard W.; Corsi, Pietro; Diara, Anne; Fantini, Bernardino; Fischer, Jean-Louis; Hodge, M. J. S.; Laurent, Goulven; Vergata, Antonello la; Leikola, Antto; Louis, Pierre; Mayr, Ernst; Müller, Gerhard H.; Rey, Roselyne; Roger, Jacques & Sloan, Phillip R.: Histoire du concept d'espèce dans les sciences de la vie. Fondation Singer-Polignac, Paris: 1-36.
- Augustinus, Aurelius: Die Bekenntnisse. Übersetzung: Rapp, Georg (1863, verfasst 397 - 401). Liesching, Stuttgart.
- Dreiundachtzig verschiedene Fragen / De diversis quaestionibus octoginta tribus. Zum erstenmal in deutscher Sprache von Carl J. Perl (1972). Schöningh, Paderborn.
- Ayala, Francisco J. 1974: Introduction. In: Ayala, Francisco J. & Dobzhansky, Theodosius (Hrsg.): Studies in the philosophy of biology. Reduction and related problems. Macmillan, London & Basingstoke: VII-XVI.
- Bacon, Francis 1620: Novum organon scientiarum. Billium, London.
- Barbour, Michael G.; Burk, Jack H.; Pitts, Wanna D.; Gilliam, Frank S. & Schwartz, Mark W. 1999: Terrestrial plant ecology. Benjamin / Cummings, Menlo Park .
- Bartels, Andreas; Lyre, Holger & Esfeld, Michael 2004: Holism in the philosophy of physics: an introduction. *Studies in History and Philosophy of Science Part B: Studies in History and Philosophy of Modern Physics* 35 (4): 667-669.
- Bartuschat, Wolfgang 1972: Zum systematischen Ort von Kants Kritik der Urteilskraft. Klostermann, Frankfurt am Main.
- Bascompte, Jordi; Jordano, Pedro; Melián, Carlos J. & Olesen, Jens M. 2003: The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. *PNAS* 100: 9383-9387.
- Baudry, Léon 1958: Lexique philosophique de Guillaume d'Ockham. Lethielleux, Paris.
- Baumgartner, Hans M. 1997: Das Apriori der Historisierung des Apriori? Über die Grenzen eines in seiner Allgemeinheit irreführenden Konzepts. In: Hubig, Christoph (Hrsg.): Cognition humana – Dynamik des Wissens und der Werte.

- XVII. Deutscher Kongreß für Philosophie Leipzig, 23. - 27. September 1996. Vorträge und Kolloquien. Akademie Verlag, Berlin: 479-490.
- Bayon, H. P. 1938: William Harvey, physician and biologist: his precursors, opponents and successors. *Annals of Science* 3: 59-118.
- Beck, H. 1974: Ganzes / Teil. V. Die gegenwärtige Problematik. In: Ritter, Joachim (Hrsg.): Historisches Wörterbuch der Philosophie, Band 3: G - H. Wissenschaftliche Buchgesellschaft, Darmstadt: 17-20.
- Beckermann, Ansgar 1986: Descartes' metaphysischer Beweis für den Dualismus. Analyse und Kritik. Alber, Freiburg & München.
- 1992: Supervenience, emergence, and reduction. In: Beckermann, Ansgar; Flohr, Hans & Kim, Jaegwon (Hrsg.): Emergence or reduction? Essays on the prospects of nonreductive physicalism. De Gruyter, Berlin & New York: 94-118.
- 2001: Analytische Einführung in die Philosophie des Geistes. De Gruyter, Berlin & New York.
- Beckermann, Ansgar; Flohr, Hans & Kim, Jaegwon (Hrsg.) 1992: Emergence or reduction? Essays on the prospects of nonreductive physicalism. De Gruyter, Berlin & New York
- Beckmann, Jan P. 1974: Haecceitas. In: Ritter, Joachim (Hrsg.): Historisches Wörterbuch der Philosophie, Band 3. Wissenschaftliche Buchgesellschaft, Darmstadt: 985-986.
- Beckner, Morton O. 1967: Organismic biology. In: Edwards, Paul (Hrsg.): The encyclopedia of philosophy, volume five [logic - orobio]. Macmillan & The Free Press / Collier-Macmillan, New York / London: 549-551.
- Beeley, Philip 1996: Kontinuität und Mechanismus. Zur Philosophie des jungen Leibniz in ihrem ideengeschichtlichen Kontext. Steiner, Stuttgart. (= *Studia Leibnitiana*, Supplementa 30).
- Begon, Michael; Harper, John L. & Townsend, Colin R. 1986: Ecology. Individuals, populations and communities. Blackwell, Oxford u. a.
- Bell, Graham 2000: The distribution of abundance in neutral communities. *The American Naturalist* 155: 606-617.
- 2001: Neutral macroecology. *Science* 293: 2413-2418.
- 2005: The co-distribution of species in relation to the neutral theory of community ecology. *Ecology* 86 (7): 1757-1770.
- Bendall, D. S. (Hrsg.) 1983: Evolution from molecules to men. Cambridge University Press, Cambridge u. a.
- Bergandi, Donato 1995: 'Reductionist Holism': an oxymoron or a philosophical chimera of E. P. Odum's systems ecology? *Ludus vitalis* 3: 145-178.
- 2000: Eco-cybernetics: the ecology and cybernetics of missing emergences. *Kybernetes* 29 (7/8): 928-942.
- Berger, Peter L. & Luckmann, Thomas 1966: The social construction of reality. Doubleday, New York.
- 2004: Die gesellschaftliche Konstruktion der Wirklichkeit. Eine Theorie der Wissenssoziologie. Fischer, Frankfurt am Main.



- Bertalanffy, Ludwig von 1932: Theoretische Biologie. Erster Band: Allgemeine Theorie, Physikochemie, Aufbau und Entwicklung des Organismus. Borntraeger, Berlin.
- 1945: Zu einer allgemeinen Systemlehre. *Blätter für deutsche Philosophie* 18 (3/4): 139-164.
- 1950: An outline of general system theory. *British Journal for the Philosophy of Science* 1: 139-164.
- 1951: General system theory – A new approach to unity of science. *Human Biology* 23: 302-361.
- 1962: General system theory – A critical review. *General Systems* 7: 1-20.
- 1968: General system theory. Foundations, development, applications. Braziller, New York.
- Bertram, Georg W. & Liptow, Jasper (Hrsg.) 2002: Holismus in der Philosophie. Ein zentrales Motiv der Gegenwartsphilosophie. Velbrück, Weilerswist.
- Bertram, Georg W. & Liptow, Jasper 2002: Holismus in der Philosophie. Eine Einleitung. A. a. O.: 7-29.
- Beurton, Peter J. 1994: Historische und systematische Probleme der Entwicklung des Darwinismus. *Jahrbuch für Geschichte und Theorie der Biologie* 1: 93-211.
- 1999: A unified view of the gene, or how to overcome reductionism. In: Beurton, Peter J.; Raphael, Falk & Rheinberger, Hans-Jörg: Gene concepts in development and evolution: 97-119. (= Max-Planck-Institut für Wissenschaftsgeschichte, Preprint 123).
- 2000: Gene – die Atome der Evolution? *Jahrbuch für Geschichte und Theorie der Biologie* 7: 167-186.
- Birch, Louis C. 1971: The role of environmental heterogeneity and genetical heterogeneity in determining distribution and abundance. In: den Boer, Pieter J. & Gradwell, Georg R. (Hrsg.): Dynamics of populations. Proceedings of the Advanced Study Institute on 'Dynamics of Numbers in Populations', Oosterbeek, the Netherlands, 7-18 September 1970. Wageningen, Center for Agricultural Publishing: 109-126 (bis 128 mit Diskussion).
- Bird, Alexander 2004: Thomas Kuhn. In: Zalta, Edward N. (Hrsg.): *The Stanford Encyclopedia of Philosophy* (Fall 2004 Edition). URL: <<http://plato.stanford.edu/archives/fall2004/entries/thomas-kuhn/>>.
- Blank, Andreas 2003: Leibniz's *De summa rerum* and the panlogistic interpretation of the theory of simple substances. *British Journal for the History of Philosophy* 11 (2): 261-269.
- Blumenbach, Johann F. 1781: Über den Bildungstrieb und das Zeugungsgeschäfte. Dieterich, Göttingen.
- Blumenberg, Hans 1957: 'Nachahmung der Natur'. Zur Vorgeschichte der Idee des schöpferischen Menschen. *Studium Generale* 10 (5): 266-283.
- 1966: Die Legitimität der Neuzeit. Suhrkamp, Frankfurt am Main.

- 1974: Säkularisierung und Selbstbehauptung. Erweiterte und überarbeitete Neuausgabe von „Die Legitimität der Neuzeit“, erster und zweiter Teil. Suhrkamp, Frankfurt am Main.
- 1975: Die Genesis der kopernikanischen Welt. Suhrkamp, Frankfurt am Main.
- Bock, Hans H. 1977: Methoden und Probleme der numerischen Klassifikation. In: Dahlberg, Ingetraut & Dahlberg, Wolfgang (Hrsg.): Prinzipien der Klassifikation. Studien zur Klassifikation SK-1. Frankfurt am Main: 95-111.
- Bock, Walter J. 1986: Species concepts, speciation, and macroevolution. In: Iwatsuki, Kunio; Raven, Peter H. & Bock, Walter J. (Hrsg.): Modern aspects of species. University of Tokyo Press, Tokyo: 31-57.
- 2004: Species: the concept, category and taxon. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 42 (3): 178-190.
- Bodenheimer, Friedrich S. 1928: Welche Faktoren regulieren die Individuenzahl einer Insektenart in die Natur? *Biologisches Zentralblatt* 48: 714-739.
- Böhme, Gernot; Daele, Wolfgang van den & Krohn, Wolfgang 1974: Die Finalisierung der Wissenschaft. In: Diederich, Werner (Hrsg.): Theorien der Wissenschaftsgeschichte. Beiträge zur diachronen Wissenschaftstheorie. Suhrkamp, Frankfurt am Main: 276-311.
- Böhme, Hartmut 2000: Kulturwissenschaft. In: Fricke, Harald (Hrsg.): Reallexikon der deutschen Literaturwissenschaft. Neubearbeitung des Reallexikons der deutschen Literaturgeschichte, Band II: H - O. De Gruyter, Berlin & New York: 356-359.
- Boehner, Philotheus 1946: The realistic conceptualism of William Ockham. *Traditio* 4: 307-335.
- 1990: Introduction. In: Philosophical writings: a selection / William of Ockham; translated, with introduction and notes, by Philotheus Boehner; Latin texts and English translation revised by Stephan F. Brown, 1989; new foreword & bibliography by Stephen F. Brown. Hackett, Indianapolis & Cambridge: IX-LI.
- Bohr, Niels H. 1928: Das Quantenpostulat und die neuere Entwicklung der Atomistik. *Die Naturwissenschaften* 16 (15): 245-257.
- 1928a: The quantum postulate and the recent development of atomic theory. *Nature* 121: 580-590.
- 1935: Can quantum-mechanical description of physical reality be considered complete? *Physical Review* 48: 696-702.
- Bollacher, Martin 1987: 'Natur' und 'Vernunft' in Herders Entwurf einer Philosophie der Geschichte der Menschheit. In: Sauder, Gerhard (Hrsg.): Johann Gottfried Herder: 1744 - 1803. Meiner, Hamburg: 114-124.
- Bommersheim, Paul 1927: Der vierfache Sinn der inneren Zweckmäßigkeit in Kants Philosophie des Organischen. *Kant-Studien* 32: 290-309.
- Bonnet, Charles 1762: Considérations sur les corps organisés, où l'on traite de leur origine, de leur développement, de leur reproduction. Rey, Amsterdam.
- 1781: Contemplation de la nature. Œuvres d'histoire naturelle et de philosophie, Band 4. (1764 verfasst). Fauche, Neuchâtel.

- Boorse, Christopher 1976: Wright on functions. *Philosophical Reviews* 85: 70-86.
- 2002: A rebuttal on functions. In: Ariew, André, Cummins, Robert & Perlman, Mark (Hrsg.): *Functions. New essays in the philosophy of psychology and biology*. Oxford University Press, New York u. a.: 63-112.
- Borsche, Tilman 1976: Individuum, Individualität. III. Neuzeit. In: Ritter, Joachim & Gründer, Karlfried (Hrsg.): *Historisches Wörterbuch der Philosophie*, Band 4. Schwabe, Basel: 310-323.
- Bosinelli, Fabio C. M. 1991: Über Leibniz' Unendlichkeitstheorie. *Studia Leibnitiana* 32 (2): 151-169.
- Boucher, Douglas H. (Hrsg.) 1985: *The biology of mutualism: ecology and evolution*. Croom Helm, Beckenham.
- Boucher, Douglas H.; James, Sam & Keeler, Kathleen H. 1982: The ecology of mutualism. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13: 315-347.
- Bouveresse, Renée 1992: Spinoza et Leibniz. L'idée d'animisme universel. Etude suivie de la traduction inédite d'un texte de Leibniz sur l'Ethique de Spinoza et d'un texte de Louis Meyer. Vrin, Paris.
- 1995: La panpsychisme de Leibniz. In: De Gaudemar, Martine (Hrsg.): *La notion de nature chez Leibniz*. Steiner, Stuttgart: 193-204. (= *Studia Leibnitiana*, Sonderheft 24).
- Branch, George M. 1981: The biology of limpets: physical factors, energy flow, and ecological interactions. *Oceanography and Marine Biology Annual Review* 19: 235-380.
- Brandon, Robert N. 1982: The levels of selection. In: Asquith, Peter D. & Nickles, Thomas (Hrsg.): *Proceedings of the 1982 Biennial Meeting of the Philosophy of Science Association. Contributed papers*. East Lansing: 315-322.
- 1999: The units of selection revisited: The modules of selection. *Biology and Philosophy* 14: 176-180.
- Brandon, Robert N. & Burian, Richard M. (Hrsg.) 1984: *Genes, organisms, populations: controversies over the units of selection*. The MIT Press, Cambridge & London.
- 1984a: Introduction. In: Brandon, Robert N. & Burian, Richard M. (Hrsg.): *Genes, organisms, populations: controversies over the units of selection*. The MIT Press, Cambridge & London: XI-XIV.
- 1984b: Introduction to part I. [Historical readings]. A. a. O.: 2-8.
- Braun, Josias 1913: Die Vegetationsverhältnisse der Schneestufe in den Rätisch-Leptonischen Alpen. Ein Bild des Pflanzenlebens an seinen äussersten Grenzen. *Neue Denkschriften der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft* 48: 1-347.
- Braun, Josias & Furrer, Ernst 1913: Remarques sur l'étude des groupements de plantes. *Bulletin de la Société Languedocienne de Géographie* 36: 20-41.
- Braun-Blanquet, Josias 1921: Prinzipien einer Systematik der Pflanzengesellschaften auf floristischer Grundlage. *Jahrbuch der St. Gallener Naturwissenschaftlichen Gesellschaft* 57 (2): 305-351.

- Bray, J. Roger & Curtis, John T. 1957: An ordination of the upland forest communities of southern Wisconsin. *Ecological Monographs* 27: 325-349.
- Breger, Herbert 1989: Maschine und Seele als Paradigmen der Naturphilosophie bei Leibniz. In: Weizsäcker, Carl F. von & Rudolph, Enno (Hrsg.): Zeit und Logik bei Leibniz: Studien zu Problemen der Naturphilosophie, Mathematik, Logik und Metaphysik. Klett-Cotta, Stuttgart: 77-100.
- 1990: Das Kontinuum bei Leibniz. In: Lamarra, Antonio (Hrsg.): Das Unendliche bei Leibniz. Problem und Terminologie. Internationales Symposium des Lessico Intellettuale Europeo und der Gottfried-Wilhelm-Leibniz-Gesellschaft. Rom, 6. bis 8. November 1986. Dell'Ateneo, Rom: 53-67.
- Brockhaus 1998 = Brockhaus. Die Enzyklopädie in vierundzwanzig Bänden. Zwanzigste, überarbeitete und aktualisierte Auflage. Sechzehnter Band NORE – PERT. Brockhaus, Leipzig & Mannheim.
- Brogaard, Berrit 2004: Species as individuals. *Biology and Philosophy* 19: 223-242.
- Brown, Joel S. 1989: Desert rodent community structure: A test of four mechanisms of coexistence. *Ecological Monographs* 59: 1-20.
- Brown, William L. & Wilson, Edward O. 1956: Character displacement. *Systematic Zoology* 5 (2): 49-64.
- Buchenau, Artur 1968: Vorwort; Anmerkungen. In: G. W. Leibniz: Die Theodizee. Meiner, Hamburg: V-VIII; 489-500.
- Buckley, Walter 1968: Ohne Titel [Einleitung zu: 'Part II. Parts, wholes, and levels of integration']. In: Buckley, Walter (Hrsg.): Modern systems research for the behavioral scientist. A sourcebook. Aldine, Chicago: 37.
- Buller, David J. 1998: Etiological theories of function: a geographical survey. *Biology and Philosophy* 13: 505-527.
- Bunge, Mario 1979: Treatise on basic philosophy, Volume 4. Ontology II: A world of systems. Reidel, Dordrecht u. a.
- Burge, Tyler 1977: A theory of aggregates. *Noûs* 11: 97-117.
- 1979: Individualism and the mental. In: French, Peter A.; Uehling, Theodore E. & Wettstein, Howard K. (Hrsg.): Midwest Studies in Philosophy, IV: Studies in Metaphysics. University of Minnesota Press, Minneapolis: 73-121.
- 1988: Individualism and self-knowledge. *Journal of Philosophy* 85: 649 - 663.
- Burian, Richard M. 1986. The 'internal politics' of biology and the justification of biological theories. In: Donagan, Alan; Perovich, Anthony N. & Wedin, Michael V. (Hrsg.): Human nature and natural knowledge. Essays presented to Marjorie Grene on the occasion of her 75. birthday. Reidel, Dordrecht u. a.: 23-45.
- Burkard, Franz-Peter 1999: Allmacht Gottes. In: Prechtel, Peter & Burkard, Franz-Peter (Hrsg.): Metzler Philosophie Lexikon. Begriffe und Definitionen. 2., erweiterte und aktualisierte Auflage. Metzler, Stuttgart & Weimar: 18.
- 1999a: Person. A. a. O.: 431-432.
- Burkhardt, Hans 1988: Die Leibnizsche Erkenntnistheorie. In: G.-W.-Leibniz-Gesellschaft (Hrsg.): Leibniz. Tradition und Aktualität. V. Internationaler Leibniz-Kongreß. Vorträge. Hannover, 14. - 19. November 1988. Hannover: 124-131.

- 1989: The part-whole relation in the metaphysics of Leibniz. In: Rescher, Nicholas (Hrsg.): *Leibnizian inquiries. A group of essays*. Lanham, New York & London: 171-181.
- Busse, Gisela von 1928: *Die Lehre vom Staat als Organismus. Kritische Untersuchungen zur Staatsphilosophie Adam Müllers*. Junker u. Dünnhaupt, Berlin.
- Butchvarov, Panayot 1999: *Metaphysical realism*. In: Audi, Robert (Hrsg.): *The Cambridge Dictionary of Philosophy*. Press Syndicate of the University of Cambridge, Cambridge: 562-563.
- Callaway, Ragan M. & Walker, Lawrence R. 1997: Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology* 78 (7): 1958-1965.
- Canguilhem, Georges 1969: *Le XVIII<sup>e</sup> siècle. Sciences de la nature. Chapitre II: Physiologie animale*. In: Taton, René (Hrsg.): *Histoire générale des sciences. Tome II: La science moderne (de 1450 a 1800)*. Presses Universitaires de France, Paris: 619-647.
- 1992: *La connaissance de la vie. Deuxième édition revue et augmentée*. Vrin, Paris.
- Cardinale, Bradley J.; Nelson, Karen & Palmer, Margaret A. 2000: Linking species diversity to the functioning of ecosystems: on the importance of environmental context. *Oikos* 91: 175-183.
- Cardinale, Bradley J.; Palmer, Margaret A. & Collins, Scott L. 2002: Species diversity enhances ecosystem functioning through interspecific facilitation. *Nature* 415: 426-429.
- Carnap, Rudolf 1928: *Der logische Aufbau der Welt*. Weltkreis Verlag, Berlin.
- Carrier, Martin 2004: *Realismus, wissenschaftlicher*. In: Mittelstraß, Jürgen (Hrsg.): *Enzyklopädie Philosophie und Wissenschaftstheorie, Band 3: P-So*. Metzler, Stuttgart & Weimar: 506-507.
- 2004a: *Reduktion*. A. a. O.: 516-520.
- 2004b: *Selbstorganisation*. A. a. O.: 761-764.
- 2004c: *Synergetik*. A. a. O., Band 4: Sp-Z: 171-173.
- 2004d: *unabhängig / Unabhängigkeit (von Ereignissen)*. A. a. O.: 381-382.
- Cassirer, Ernst 1902: *Leibniz' System in seinen wissenschaftlichen Grundlagen*. Elwert, Marburg.
- 1910: *Substanzbegriff und Funktionsbegriff. Untersuchungen über die Grundfragen der Erkenntniskritik*. Cassirer, Berlin.
- 1918: *Kants Leben und Lehre*. Cassirer, Berlin.
- 1953: *Philosophie der symbolischen Formen. Erster Teil: Die Sprache*. (Erstausgabe 1923). Primus, Darmstadt..
- 1940: *Kant und die moderne Biologie*. [Vortragsmanuskript von 1940 / 41]. In: Orth, Wolfgang E. (Hrsg.) 1993: *Ernst Cassirer: Geist und Leben. Schriften zu den Lebensordnungen von Natur und Kunst, Geschichte und Sprache*. Reclam, Leipzig: 61-93.

- 1957: Das Erkenntnisproblem in der Philosophie und Wissenschaft der neueren Zeit. Von Hegels Tod bis zur Gegenwart (1832-1932). Kohlhammer, Stuttgart.
- 1966: Einleitung. [Zu: Schriften zur Metaphysik. II. Zur Biologie und Entwicklungsgeschichte]. In: Leibniz, H II: 3-34.
- 1966a: Einleitung. [Zu: Schriften zur Metaphysik. III. Zur Monadenlehre]. In: Leibniz, H II: 81-122.
- 1966b: Einleitung. [Zu: Schriften zur Phoronomie und Dynamik]. In: Leibniz, H I: 107-119.
- 1966c, I/II: Fußnoten des Herausgebers. In: Leibniz, H I/II.
- Caswell, Hall 1976: Community structure: a neutral model analysis. *Ecological Monographs* 46: 327-354.
- 1978: Predator-mediated coexistence: a nonequilibrium model. *The American Naturalist* 112: 127-154.
- Catovsky, Sebastian 1998: Functional groups: clarifying our use of the term. *Bulletin of the Ecological Society of America* 29: 126-127.
- Chase, Jonathan M. 2005: Towards a really unified theory for metacommunities. *Functional Ecology* 19 (1): 182-186.
- Chase, Jonathan M. & Leibold, Mathew A. 2003: Ecological niches. Linking classical and contemporary approaches. The University of Chicago Press, Chicago & London.
- Chave, Jérôme 2004: Neutral theory and community ecology. *Ecology Letters* 7 (3): 241-253.
- Chave, Jérôme & Leigh, Egbert G. 2002: A spatially explicit neutral model of beta-diversity in tropical forests. *Theoretical Population Biology* 62: 153-168.
- Chazdon, Robin L.; Careaga, Sonia; Webb, Campbell & Vargas, Orlando 2003: Community and phylogenetic structure of reproductive traits of woody species in wet tropical forests. *Ecological Monographs* 73: 331-348.
- Chesson, Peter L. 2000: Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31: 343-366.
- Chesson, Peter L. & Case, Ted J. 1986: Overview: nonequilibrium community theories: chance, variability, history, and coexistence. In: Diamond, Jared M. & Case, Ted J. (Hrsg.): Community ecology. Harper & Row, New York u. a.: 229-239.
- Chesson, Peter L. & Huntly, Nancy 1997: The roles of harsh and fluctuating conditions in the dynamics of ecological communities. *The American Naturalist* 150 (5): 519-553.
- Cheung, Tobias 1999: Das Paradox des Lebens. Einige methodische Überlegungen zur Entstehung des biologischen Organismuskonzepts. In: Körner, Stefan; Heger, Tina; Nagel, Annemarie & Eisel, Ulrich (Hrsg.): Naturbilder in Naturschutz und Ökologie. Technische Universität Berlin, Berlin: 9-18.
- 2000: Die Organisation des Lebendigen. Die Entstehung des biologischen Organismusbegriffs bei Cuvier, Leibniz und Kant. Campus Forschung, Frankfurt am Main & New York.

- 2001: Zur Rolle 'organischer Körper' in Leibniz' monadologischem System. In: Poser, Hans (Hrsg.): *Nihil sine ratione. Mensch, Natur und Technik im Wirken von G. W. Leibniz, Vorträge 1. Teil. Tagungsband des VII. Internationalen Leibniz-Kongreß, Berlin, 10. - 14. September 2001.* Berlin: 216-224.
- Cillien, Ursula 1972: Johann Gottfried Herder. Christlicher Humanismus. Henn. Ratingen u. a.
- Clark, Deborah A. & Clark, David B. 1984: Spacing dynamics of a tropical rain forest tree: Evaluation of the Janzen-Connell model. *The American Naturalist* 124 (6): 769-788.
- Clarke, Laurance R.; Geier, P. W.; Hughes, R. D. & Morris, R. F 1967: The ecology of insect populations in theory and practice. Methuen, London.
- Clements, Frederic E. 1905: Research methods in ecology. University Publishing Company, Lincoln.
- 1916: Plant succession. An analysis of the development of vegetation. Carnegie Institution of Washington, Washington.
- 1928: Plant succession and indicators. A definitive edition of *Plant succession and Plant indicators*. Hafner, New York & Collier Macmillan Publishers, London.
- 1936: Nature and structure of the climax. *The Journal of Ecology* 24 (1): 252-284.
- Clements, Frederic E. & Shelford, Victor E. 1939: Bio-ecology. Wiley & Sons, New York u. Chapman & Hall, London.
- Clements, Frederic E.; Weaver, John E. & Hanson, Herbert C. 1929: Plant competition. An analysis of community functions. Carnegie Institution of Washington, Washington.
- Cockburn, Andrew 1981: Population regulation and dispersion of the smoky mouse, *Pseudomys fumeus*. I. Dietary determinants of microhabitat preference. *Australian Journal of Ecology* 6: 231-254.
- Cody, Martin L. 1989: Discussion: structure and assembly of communities. In: Roughgarden, Jonathan; May, Robert M. & Levin, Simon A. (Hrsg.): *Perspectives in ecological theory.* Princeton University Press, Princeton: 227-241.
- Cody, Martin L. & Diamond, Jared M. 1975: Introduction. In: Cody, Martin L. & Diamond, Jared M. (Hrsg.): *Ecology and evolution of communities.* Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge: 1-14.
- Cohen, S. Marc 2003: Aristotle's Metaphysics. In: Zalta, Edward N. (Hrsg.): *The Stanford Encyclopedia of Philosophy* (Summer 2003 Edition). URL: <<http://plato.stanford.edu/archives/sum2003/entries/aristotle-metaphysics/>>.
- Cole, LaMont C. 1957: Sketches of general and comparative demography. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* 22: 1-15.
- 1960: Competitive exclusion. *Science* 132: 348-349.
- Coleman, Keith A. & Wiley, Edward O. 2001: On species individualism: a new defense of the species-as-individuals hypothesis. *Philosophy of Science* 68: 498-517.
- Colinvaux, Paul A. 1986: Ecology. Wiley, New York.
- Collins, James P. 2000: Evolutionary ecology and the use of natural selection in ecological theory: In: Keller, David R. & Golley, Frank B. (Hrsg.): *The*

- philosophy of ecology: from science to synthesis. University of Georgia Press, Athen & London: 288-303. (Erstveröffentlichung 1986: *Journal of the History of Biology* 19: 257-288).
- Collins, Scott L.; James, Frances C. & Risser, Paul G. 1982: Habitat relationships of wood warblers (Parulidae) in northern central Minnesota. *Oikos* 39: 50-58.
- Colwell, Robert K. 1994: Niche: a bifurcation in the conceptual lineage of the term. In: Keller, Evelyn F. & Lloyd, Elisabeth A. (Hrsg.): *Keywords in evolutionary biology*. Harvard University Press, Cambridge: 241-248.
- Condorcet, Jean-Antoine-Nicolas de Caritat 1795: *Esquisse d'un tableau historique des progrès de l'esprit humain*. Ouvrage posthume de Condorcet. Agasse, Paris.
- Connell, Joseph H. 1961: The influence of interspecific competition and other factors on the distribution of the barnacle *Chthamalus stellatus*. *Ecology* 42 (4): 710-723.
- 1970: A predator-prey system in the marine intertidal region. 1. *Balanus glandula* and several predatory species of *Thais*. *Ecological Monographs* 40 (1): 49-78.
- 1971: On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. In: den Boer, Pieter J. & Gradwell, Georg R. (Hrsg.): *Dynamics of populations*. Proceedings of the Advanced Study Institute on 'Dynamics of Numbers in Populations', Oosterbeek, the Netherlands, 7-18 September 1970. Wageningen, Center for Agricultural Publishing: 298-310 (bis 312 mit Diskussion).
- 1972: Community interactions on marine rocky intertidal shores. *Annual Review of Ecology and the Systematics* 3: 169-192.
- 1975: Some mechanisms producing structure in natural communities: A model and evidence from field experiments. In: Cody, Martin L. & Diamond, Jared M. (Hrsg.): *Ecology and evolution of communities*. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge: 460-490.
- 1978: Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199: 1302-1310.
- 1979: Tropical rain forests and coral reefs as open non-equilibrium systems. In: Anderson, R. M.; Turner, B. D. & Taylor, L. R. (Hrsg.): *Population dynamics*. Blackwell, Oxford: 141-163.
- 1980: Diversity and the coevolution of competitors, or the ghost of competition past. *Oikos* 35: 131-138.
- 1983: On the prevalence and relative importance of interspecific competition: evidence from field experiments. *The American Naturalist* 122: 661-696.
- Cooper, William S. 1926: The fundamentals of vegetational change. *Ecology* 7: 391-413.
- Copp, David 1973: Leibniz's thesis that not all possibles are compossible. *Studia Leibnitiana* 5: 26-42.
- Cornell, Howard V. & Lawton, John H. 1992: Species interactions, local and regional processes, and limits to the richness of ecological communities: a theoretical perspective. *Journal of Animal Ecology* 61: 1-12.
- Corning, Peter A. 1983: *The synergism hypothesis: A theory of progressive evolution*. McGraw-Hill, New York.



- 1996: Evolution and ethics ... An idea whose time has come? (Part one). *Journal of Social and Evolutionary Systems* 19: 277-285.
- 1997: Holistic Darwinism. 'Synergistic selection' and the evolutionary process. <URL: <<http://www.complexsystems.org/publications/holistic.html>> (23.07.2006).
- 1998: 'The synergism hypothesis': On the concept of synergy and its role in the evolution of complex systems. *Journal of Social and Evolutionary Systems* 21 (2): 133-172.
- 2005: Holistic Darwinism. Synergy, cybernetics, and the bioeconomics of evolution. University of Chicago Press, Chicago & London.
- Costanza, Robert; Norton, Bryan G. & Haskell, Benjamin D. (Hrsg.) 1992: Ecosystem health. New goals for environmental management. Island Press, Washington & Covela.
- Costanza, Robert & Mageau, Michael 1999: What is a healthy ecosystem? *Aquatic Ecology* 33 (1): 105-115.
- Cottingham, John 1986: Descartes. Blackwell, Oxford.
- Courtine, Jean-François 1992: Realitas. In: Ritter, Joachim & Gründer, Karlfried (Hrsg.): Historisches Wörterbuch der Philosophie, Band 8. Schwabe, Basel: 178-185.
- Couturat, Louis 1901: La logique de Leibniz. D'après des documents inédits. Paris, Alcan.
- 1902: Sur la métaphysique de Leibniz. *Revue de Métaphysique et de Morale* 10: 1-25.
- Cox, David L. 1979: Charles Elton and the emergence of modern ecology. Doctoral dissertation, Washington University, Department of Biology, Saint Louis/Missouri.
- Coyne, Jerry A.; Barton, Nicholas H. & Turelli, Michael 1997: A critique of Sewall Wright's shifting balance theory of evolution. *Evolution* 51 (3): 643-671.
- 2000: Is Wright's shifting balance process important in evolution? *Evolution* 54 (1): 306-317.
- Crosby, Alfred W. 1986: Ecological Imperialism. The biological expansion of Europe, 900 - 1900. Cambridge University Press, Cambridge.
- Cudworth, TIS = Collected works of Ralph Cudworth. Facsimile editions prepared by Bernhard Fabian, Vol. I.: Ralph Cudworth: The true intellectual system of the universe. (1977, Nachdruck der Ausgabe von 1678). Olms, Hildesheim & New York.
- Cummins, Robert 1975: Functional analysis. *The Journal of Philosophy* 72: 741-765.
- 2002: Neo-teleology. In: Ariew, André; Cummins, Robert & Perlman, Mark (Hrsg.): Functions. New essays in the philosophy of psychology and biology. Oxford University Press, New York u. a.: 157-172.
- Curtis, John T. 1955: A prairie continuum in Wisconsin. *Ecology* 36: 558-566.
- 1959: The vegetation of Wisconsin: An ordination of plant communities. University of Wisconsin Press, Madison.

- Curtis, John T. & McIntosh, Robert P. 1951: The upland forest continuum in the prairie-forest border region of Wisconsin. *Ecology* 32: 476-496.
- Cuvier, Georges 1798: Tableau élémentaire de l'histoire naturelle des animaux. Baudouin, Paris.
- 1805: Leçons d'anatomie comparée. Tome 1. Baudouin, Paris.
- 1810: Rapport historique sur le progrès des sciences naturelles depuis 1789, et sur leur état actuel. Imprimerie Impériale, Paris.
- 1817: Le règne animal distribué d'après son organisation, pour servir de base à l'histoire naturelle des animaux et d'introduction à l'anatomie comparée. Tome I, contenant l'introduction, les mammifères et les oiseaux. Déterville, Paris.
- 1817a: Mémoire sur les Céphalopodes et sur leur anatomie. In: Cuvier, Georges: Mémoires pour servir à l'histoire et à l'anatomie des mollusques. Déterville, Paris: 1-54.
- 1825: Discours sur les révolutions de la surface du globe, et sur les changemens qu'elles ont produits dans le règne animal. (3. Auflage). Dutour et d'Ocagne, Paris.
- 1825a: Nature. In: Levrault, F. G. (Hrsg.): Dictionnaire des sciences naturelles. Volume XXXIV. Levrault, Paris & Strasbourg: 261-268.
- 1828: Histoire naturelle des poissons. Volume 1. (3. Auflage). Levrault, Paris & Strasbourg.
- 1841: Histoire des sciences naturelles, depuis leur origine jusqu'à nos jours, chez tous les peuples connus. Troisième partie. Tome troisième, La première moitié du 18<sup>e</sup> siècle. (Complétée, rédigée, annotée et publiée par M. Magdeleine de Saint-Agy). Fortin & Masson, Paris.
- Daily, Gretchen C. (Hrsg.) 1997: Nature's services: societal dependence on natural ecosystems. Island Press, Washington.
- Darwin, Charles 1859: On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life. Murray, London.
- Davidson, James & Andrewartha, Herbert G. 1948: The influence of rainfall, evaporation and atmospheric temperature on fluctuations in the size of a natural population of *Thrips Imaginis* (Thysanoptera). *The Journal of Animal Ecology* 17: 200-222.
- Davies, Paul S. 2000: Malfunctions. *Biology and Philosophy* 15: 19-38.
- 2001: Norms of nature. Naturalism and the nature of functions. MIT Press, Cambridge u. a..
- Davis, Margaret B. 1986: Climatic instability, time lags, and community disequilibrium. In: Diamond, Jared M. & Case, Ted J. (Hrsg.): Community ecology. Harper & Row, New York u. a.: 269-284.
- Dawkins, Richard 1976. The selfish gene. Oxford University Press, Oxford.
- 1978: Das egoistische Gen. Springer, Berlin u. a.
- 1982: The extended phenotype. The gene as the unit of selection. Freeman, San Francisco.

- Deleuze, Gilles 1993: Spinoza und das Problem des Ausdrucks in der Philosophie. Fink, München.
- 2000: Die Falte. Leibniz und der Barock. Aus dem Französischen von Ulrich Johannes Schneider. Suhrkamp, Frankfurt am Main.
- den Boer, Pieter J. 1968: Spreading of risk and stabilization of animal numbers. *Acta Biotheoretica* 18: 165-194.
- 1977: Dispersal power and survival. Carabids in a cultivated countryside. *Miscellaneous Papers, Landbouwhogeschool Wageningen* 8: 119-147
- 1980: Exclusion or coexistence and the taxonomic or ecological relationship between species. *Netherlands Journal of Zoology* 30: 278-306.
- den Boer, Pieter J. & Reddingius, Joannes 1996: Regulation and stabilization paradigms in population ecology. Chapman & Hall, London u. a.
- Denslow, Julie S. 1980: Gap partitioning among tropical rainforest trees. *Biotropica* 12 (2), Supplement: Tropical succession: 47-55.
- Descartes, Abhandlung = Descartes, René: Abhandlung über die Methode des richtigen Vernunftgebrauchs und der wissenschaftlichen Wahrheitsforschung. Ins Deutsche übertragen von Kuno Fischer. Erneuert und mit einem Nachwort versehen von Hermann Glockner (1984). Reclam, Ditzingen.
- Beschreibung des menschlichen Körpers. Nach der ersten französischen Ausgabe von 1664 übersetzt u. mit einer historischen Einleitung u. Anmerkungen versehen von Karl E. Rothschild (1969, Erstausgabe 1648). Schneider, Heidelberg: 137-190.
- L'homme de René Descartes et la formation du foetus, avec les remarques de Louis de La Forge. À quoy l'on a ajouté Le monde ou Traité de la lumière du mesme authour. (1677). Angot, Paris.
- Meditationen = Meditationen über die Grundlagen der Philosophie mit sämtlichen Einwänden und Erwiderungen. Übersetzt u. hrsg. von Artur Buchenau (1994). Meiner, Hamburg. (Seitenangaben nach der lateinischen Erstausgabe von 1641 bzw. der erweiterten 2. Ausgabe von 1642).
- Prinzipien = Die Prinzipien der Philosophie. Übersetzt u. mit Anmerkungen versehen von Artur Buchenau (1992, lateinische Erstausgabe 1644). Meiner, Hamburg.
- de Winter, Willem 1997: The beanbag genetics controversy: Towards a synthesis of opposing views of natural selection. *Biology and Philosophy* 12 (2): 149-184.
- Diamond, Jared M. 1972: Avifauna of the eastern highlands of New Guinea. Nuttall Ornithological Club, Cambridge.
- 1973: Distributional ecology of New Guinea birds. *Science* 179: 759-769.
- 1975: Assembly of species communities. In: Cody, Martin L. & Diamond, Jared M. (Hrsg.): Ecology and evolution of communities. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge: 342-444.
- 1978: Niche shifts and the rediscovery of interspecific competition. *American Scientist* 66: 322-331.

- Diamond, Jared M. & Case, Ted J. (Hrsg.) 1986: Community ecology. Harper & Row, New York u. a.
- 1986a: Overview: Introductions, extinctions, exterminations, and invasions. In: Diamond, Jared M. & Case, Ted J. (Hrsg.): Community ecology. Harper & Row, New York u. a.: 65-79.
- Dietzsch, Steffen 1997: Differenzierungen im Begriff des Geschichtlichen: Herder und Schelling. In: Heinz, Marion (Hrsg.): Herder und die Philosophie des deutschen Idealismus. Rodopi, Amsterdam & Atlanta: 296-309.
- Dobzhansky, Theodosius 1935: A critique of the species concept in biology. *Philosophy of Science* 2: 345-355.
- 1937: Genetics and the origin of species. Columbia University Press, New York.
- 1955: A review of some fundamental concepts and problems of population genetics. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* 20: 1-15.
- 1957: Ohne Titel. Diskussionsbeitrag in: Andrewartha, Herbert G. 1957: The use of conceptual models in population ecology. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* 22: 219-232 / 236 (einschließlich Diskussion).
- 1970: Genetics of the evolutionary process. Columbia University Press, New York.
- Dommaschk, Ruth 1999: Aggregat. In: Prechtel, Peter & Burkard, Franz-Peter (Hrsg.): Metzler Philosophie Lexikon. Begriffe und Definitionen. 2., erweiterte und aktualisierte Auflage. Metzler, Stuttgart & Weimar: 11.
- Drechsler, Martin 1995: Berkeley, George. In: Lutz, Bernd (Hrsg.): Metzler Philosophen Lexikon. Von den Vorsokratikern bis zu den Neuen Philosophen. Metzler, Stuttgart & Weimar: 111-113.
- Dreike, Monika 1943: Herders Naturauffassung in ihrer Beeinflussung durch Leibniz' Philosophie. Steiner, Wiesbaden. (= *Studia Leibnitiana*, Supplementa X).
- Dreitzel, Horst 1987: Herders politische Konzepte. In: Sauder, Gerhard (Hrsg.): Johann Gottfried Herder: 1744 - 1803. Meiner, Hamburg: 267-298.
- Driesch, Hans 1905: Der Vitalismus als Geschichte und als Lehre. Barth, Leipzig.
- Drury, William H. & Nisbet, Ian C. T. 1973: Succession. *Journal of the Arnold Arboretum* 54 (3): 331-368.
- Duchesneau, François 2001: Leibniz on the sufficient reason of organic bodies. In: Poser, Hans (Hrsg.): Nihil sine ratione. Mensch, Natur und Technik im Wirken von G. W. Leibniz, Vorträge 2. Teil. Tagungsband des VII. Internationalen Leibniz-Kongress, Berlin, 10. - 14. September 2001. Berlin: 346-353.
- Duckworth, Jennifer C.; Kent, Martin & Ramsey, Paul M. 2000: Plant functional types: an alternative to taxonomic plant community description in biogeography? *Progress in Physical Geography* 24 (4): 515-542.
- Düring, Ingemar 1966: Aristoteles. Darstellung und Interpretation seines Denkens. Winter, Heidelberg.
- Duhem, Pierre 1906: La théorie physique. Son objet et sa structure. Chevalier & Rivière, Paris.

- 1958: Le système du monde. Histoire des doctrines cosmologiques de Platon à Copernic. Tome IX: La physique parsienne du XIV<sup>e</sup> siècle (suite). Hermann, Paris.
- Dulieu, Louis 1969: Le XVIII<sup>e</sup> siècle. Sciences de la nature. Chapitre III.: Médecine. Histoire générale des sciences. Tome II: La science moderne (de 1450 a 1800). In: Taton, René (Hrsg.): Histoire générale des sciences. Tome II: La science moderne (de 1450 a 1800). Presses Universitaires de France, Paris: 648-669.
- Dunbar, Max 1960: The evolution of stability in marine ecosystems. Natural selection at the level of the ecosystem. *The American Naturalist* 94: 129-136.
- Dupré, John 1981: Natural kinds and biological taxa. *The Philosophical Review* 90 (1): 66-90.
- Du Rietz, G. Einar 1921: Zur methodologischen Grundlage der modernen Pflanzensoziologie. Holzhausen, Wien.
- Ebeling, Hans 1996: Einleitung: Das neuere Prinzip der Selbsterhaltung und seine Bedeutung für die Theorie der Subjektivität. In: Ebeling, Hans (Hrsg.): Subjektivität und Selbsterhaltung. Beiträge zur Diagnose der Moderne. Herausgegeben und eingeleitet von Hans Ebeling. Suhrkamp, Frankfurt am Main: 7-40.
- Ebersole 1978: Ohne Titel (Diskussionsbeitrag). In: Sale, Peter F. 1978 [= Coexistence of coral reef fishes – a lottery for living space. *Environmental Biology of Fishes* 3 (1): 85-102]: 100-101.
- Echelard-Dumas, Marielle 1976: Der Begriff des Organismus bei Leibniz: 'biologische Tatsache' und Fundierung. *Studia Leibnitiana* 8 (2): 160-186.
- Edel, Susanne 1995: Die individuelle Substanz bei Böhme und Leibniz. Steiner, Stuttgart. (= *Studia Leibnitiana*, Sonderheft 23).
- Edlinger, Karl; Gutmann, Wolfgang F. & Weingarten, Michael 1991: Evolution ohne Anpassung. Kramer, Frankfurt am Main.
- Egerton, Frank N. 1973: Changing concepts of the balance of nature. *The Quarterly Review of Biology* 48 (2): 322-350.
- Egler, Frank E. 1968: The continuum concept of vegetation. *The Botanical Review* 34 (3): 259-267.
- Ehrlich, Paul R. & Birch, Louis C. 1967: The 'balance of nature' and 'population control'. *The American Naturalist* 101: 97-107.
- Ehrlich, Paul R. & Raven, Peter H. 1964: Butterflies and plants: a study in coevolution. *Evolution* 18: 586-608.
- Eigen, Manfred 1971: Selforganization of matter and the evolution of biological macromolecules. *Die Naturwissenschaften* 58 (10): 465-523.
- 1987: Stufen zum Leben. Die frühe Evolution im Visier der Molekularbiologie. Piper, München & Zürich.
- Einstein, Albert; Podolsky, Boris & Rosen, Nathan 1935: Can quantum-mechanical description of physical reality be considered complete? *Physical Review* 47: 777-780.

- Eisel, Ulrich 1980: Die Entwicklung der Anthropogeographie von einer 'Raumwissenschaft' zur Gesellschaftswissenschaft. Gesamthochschul-Bibliothek, Kassel.
- 1982: Die schöne Landschaft als kritische Utopie oder als konservatives Relikt. Über die Kristallisation gegnerischer politischer Philosophien im Symbol 'Landschaft'. *Soziale Welt* 33 (2): 157-168.
- 1986: Die Natur der Wertform und die Wertform der Natur. Studien zu einem dialektischen Naturalismus. Berlin.
- 1989: Brauchen wir Ökologie – Welche Ökologie brauchen wir? Ökologische Wissenschaft und gesellschaftliches Naturverhältnis. *Kommune* 10: 71-77.
- 1991: Warnung vor dem Leben. Gesellschaftstheorie als 'Kritik der Politischen Biologie'. In: Hassenpflug, Dieter (Hrsg.): Industrialismus und Ökoromantik. Geschichte und Perspektiven der Ökologisierung. Deutscher Universitäts-Verlag, Wiesbaden: 159-192.
- 1992: Individualität als Einheit der konkreten Natur: Das Kulturkonzept der Geographie. In: Glaeser, Bernhard & Teherani-Krönner, Parto (Hrsg.): Humanökologie und Kulturökologie. Grundlagen, Ansätze, Praxis. Westdeutscher Verlag, Opladen: 107-151.
- 1993: Das Raumparadigma in den Umweltwissenschaften. *Nachrichtenblatt zur Stadt- und Regionalsoziologie* 8 (1): 27-39.
- 1993a: Orte als Individuen. Ökologische Theorie und Rassismus. Unveröffentlichtes Vortragsmanuskript, Frühlingstagung der Sektion Stadt- und Regionalsoziologie 22. - 24.4.1993 in Bonn.
- 1997: Triumph des Lebens. Der Sieg christlicher Wissenschaft über den Tod in Arkadien. In: Eisel, Ulrich & Schultz, Hans-Dietrich (Hrsg.): Geographisches Denken. Kassel: 39-160. (= Urbs et Regio 65).
- 2001: Rezension von Tobias Cheung: Die Organisation des Lebendigen. Die Entstehung des biologischen Organismusbegriffs bei Cuvier, Leibniz und Kant. Campus Forschung Band 787, Frankfurt am Main, New York, 2000, 110 Seiten. *Jahrbuch für Geschichte und Theorie der Biologie* 8: 207-209.
- 2002: Leben ist nicht einfach wegzudenken. In: Lotz, Achim & Gnädinger, Johannes (Hrsg.): Wie kommt die Ökologie zu ihren Gegenständen? Gegenstandskonstitution und Modellierung in den ökologischen Wissenschaften. Lang, Frankfurt am Main: 129-151.
- 2003: Tabu Leitkultur. *Natur und Landschaft* 78 (9 / 10): 409-417.
- 2004: Politische Schubladen als theoretische Heuristik. Methodische Aspekte politischer Bedeutungsverschiebungen in Naturbildern. In: Fischer, Ludwig (Hrsg.): Projektionsfläche Natur. Zum Zusammenhang von Naturbildern und gesellschaftlichen Verhältnissen. Hamburg University Press, Hamburg: 29-43.
- 2005: Das Leben im Raum und das politische Leben von Theorien in der Ökologie. In: Weingarten, Michael (Hrsg.): Strukturierung von Raum und Landschaft. Konzepte in Ökologie und der Theorie gesellschaftlicher Naturverhältnisse. Münster: 42-62.

- Eisler, Rudolf 1904: Wörterbuch der philosophischen Begriffe, 2 Bände. Mittler, Berlin. (Zitiert nach: Die digitale Bibliothek der Philosophie. Directmedia, Berlin 2001).
- 1912: Philosophen-Lexikon. Leben, Werke und Lehren der Denker. Mittler, Berlin. (Zitiert nach: Die digitale Bibliothek der Philosophie. Directmedia, Berlin 2001).
- Eldredge, Niles 1985: Unfinished synthesis. Biological hierarchies and modern evolutionary thought. Oxford University Press, New York & Oxford.
- Elitzer, Birgit; Ruff, Anne; Trepl, Ludwig & Vicenzotti, Vera 2005: Was sind wilde Tiere? *Berichte der ANL* 29: 51-60.
- Ellenberg, Heinz 1956: Grundlagen der Vegetationsgliederung. Einführung in die Vegetationskunde für Studierende der Hochschulen. 1. Teil: Aufgaben und Methoden der Vegetationskunde. Ulmer, Stuttgart.
- Elton, Charles S. 1924: Periodic fluctuations in the numbers of animals: their causes and effects. *British Journal of Experimental Biology* 2: 119-163.
- 1927: Animal ecology. Sidgwick & Jackson, London.
- 1930: Animal ecology and evolution. Clarendon Press & Milford, Oxford & London.
- 1933: The ecology of animals. Methuen & Wiley, London & New York.
- 1946: Competition and the structure of ecological communities. *The Journal of Animal Ecology* 15: 54-68.
- 1949: Population interspersion: an essay on animal community patterns. *The Journal of Ecology* 37 (1): 1-23.
- 1953: The ecology of animals. [Reprint mit kleinen Korrekturen von Elton 1933]. Methuen & Wiley, London & New York.
- 1958: The ecology of invasions by animals and plants. Methuen, London.
- 1966: The pattern of animal communities. Methuen & Wiley, London & New York.
- Elton, Charles S. & Miller, Richard S. 1954: The ecological survey of animal communities; with a practical system of classifying habitats by structural characters. *Journal of Ecology*. 42: 460-496.
- Emerson, Alfred E. 1960. The evolution of adaptation in population systems. In: Tax, Sol (Hrsg.): Evolution after Darwin. Volume I: The evolution of life. Its origin, history and future. University of Chicago Press, Chicago: 307-348.
- Engelberg, Joseph & Boyarsky, Louis L. 1979: The noncybernetic nature of ecosystems. *The American Naturalist* 114: 317-324.
- Erdmann, Johann E. 1853: Versuch einer wissenschaftlichen Darstellung der Geschichte der neueren Philosophie. Dritte Abtheilung. Zweiter Band. Leipzig.
- Ereshefsky, Marc F. 1988: The ontological status of species: A study of individuality and its role in evolution theory. Ph. D. Dissertation, University of Wisconsin.
- (Hrsg.) 1992: The units of evolution. Essays on the nature of species. MIT Press, Cambridge & London

- Escherich, Karl 1934: Termitenwahn. Eine Münchener Rektoratsrede über die Erziehung zum politischen Menschen. Langen, München.
- Esfeld, Michael 1999: Holismus. In: Precht, Peter & Burkard, Franz-Peter (Hrsg.): Metzler Philosophie Lexikon. Begriffe und Definitionen. 2., erweiterte und aktualisierte Auflage. Metzler, Stuttgart & Weimar: 238.
- 2002: Einführung in die Naturphilosophie. Wissenschaftliche Buchgesellschaft, Darmstadt.
- 2002a: Holismus in der Philosophie des Geistes und in der Philosophie der Physik. Suhrkamp, Frankfurt am Main.
- 2002b: Was besagt semantischer Holismus? Zwei Möglichkeiten der Konzeptualisierung. In: Bertram, Georg W. & Liptow, Jasper (Hrsg.): Holismus in der Philosophie. Ein zentrales Motiv der Gegenwartsphilosophie. Velbrück, Weilerswist: 41-58.
- 2004: Wie direkt soll ein Realismus sein? Halbig, Christoph & Suhm, Christian (Hrsg.): Was ist wirklich? Neuere Beiträge zu Realismusdebatten in der Philosophie. Ontos-Verlag, Frankfurt am Main: 81-96.
- Evelyn, John 1664: Sylva, or Discourse on forest-trees and the propogation of timber in His Majesty's dominions. London.
- Ferré, Frederick 1996: Being and value. Toward a constructive postmodern metaphysics. State University of New York Press, Albany.
- Feuerbach, Ludwig: Gesammelte Werke, Band 3: Geschichte der neuern Philosophie. Darstellung, Entwicklung und Kritik der Leibnizschen Philosophie. Hrsg.: Schuffenhauer, Werner (1981, Erstausgabe 1837). Akademie-Verlag, Berlin.
- Fine, Kit 1995: Ontological dependence. *Proceedings of the Aristotelian Society* 95: 269-290.
- Finster, Reinhard 1997: Einleitung. In: Leibniz, Gottfried W.: Philosophischer Briefwechsel, Band 1: Der Briefwechsel mit Antoine Arnauld. Französisch – deutsch. Hrsg.: Finster, Reinhard. Meiner, Hamburg: IX-XXIX.
- Fischer, Ludwig (Hrsg.) 2004: Projektionsfläche Natur. Zum Zusammenhang von Naturbildern und gesellschaftlichen Verhältnissen. Hamburg University Press, Hamburg.
- Fisher, Ronald A. 1922: On the dominance ratio. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh* 42: 321-341.
- 1930: The genetical theory of natural selection. Oxford University Press, Oxford.
- Fisher, Ronald A. & Ford, E. B. 1947: The spread of a gene in natural conditions in a colony of the moth *Panaxia dominula* L. *Heredity* 1: 143-174.
- 1950: The 'Sewall Wright' effect. *Heredity* 4: 117-119.
- Flanagan, Patrick W. 1988: Holism and reductionism in microbial ecology. *Oikos* 53 (2): 274-275.
- Foerster, Heinz von 1960: On self-organizing systems and their environments. In: Yovits, Marshall C. & Cameron, Scott (Hrsg.): Self-organizing systems. Pro-



- ceedings of an interdisciplinary conference 5 and 6 May, 1959. Pergamon, London: 31-50.
- Forster, Malcolm R. 1998: Lakatos's methodology of scientific research programs. URL: <[http://philosophy.wisc.edu/forster/220/notes\\_3.html](http://philosophy.wisc.edu/forster/220/notes_3.html)>.
- Fortuna, Miguel A. & Bascompte, Jordi 2006: Habitat loss and the structure of plant-animal mutualistic networks. *Ecology Letters* 9 (3): 281-286.
- Foucault, Michel 1966: Les mots et les choses. Une archéologie des sciences humaines. Gallimard, Paris.
- 1969: L'archéologie de savoir. Gallimard, Paris.
- 1972: L'ordre du discours. Gallimard, Paris.
- 1981: Archäologie des Wissens. Frankfurt am Main, Suhrkamp.
- 1991: Die Ordnung der Dinge. Eine Archäologie der Humanwissenschaften. (Deutsche Ausgabe von Foucault 1966). Suhrkamp, Frankfurt am Main.
- Fox, Barry J. 2001: The genesis and development of guild assembly rules. In: Weiher, Evan & Keddy, Paul (Hrsg.): Ecological assembly rules: perspectives, advances, and retreats. Cambridge University Press, Cambridge u. a.: 23-57.
- Frank, Manfred 1986: Die Unhintergebarkeit von Individualität. Reflexionen über Subjekt, Person und Individuum aus Anlaß ihrer 'postmodernen' Toterklärung. Suhrkamp, Frankfurt am Main.
- Franzen, W. & Georgulis, K. 1972: Entelechie, I. In: Ritter, Joachim (Hrsg.): Historisches Wörterbuch der Philosophie, Band 2. Wissenschaftliche Buchgesellschaft, Darmstadt: 506-507.
- Frede, Dorothea 1997: Kommentar. In: Platon: Philebos. Übersetzung und Kommentar von Dorothea Frede. Vandenhoeck & Ruprecht, Göttingen: 89-380.
- Freudenthal, Gideon 1982: Atom und Individuum im Zeitalter Newtons. Zur Genese der mechanistischen Natur- und Sozialphilosophie. Suhrkamp, Frankfurt am Main.
- Friederichs, Karl 1927: Grundsätzliches über die Lebenseinheiten höherer Ordnung und den ökologischen Einheitsfaktor. *Die Naturwissenschaften* 15 (7): 153-157 u. 15 (8)182-186.
- 1929: Gedanken zur Biocönologie, insbesondere über die soziale Frage im Tierreich. *Sitzungsberichte und Abhandlungen der Naturforschenden Gesellschaft zu Rostock*, 3. Folge, Band 2, 1927/28: 47-57.
- 1943: Über den Begriff 'Umwelt' in der Biologie. *Acta Biotheoretica* 7 (3/4): 147-162.
- 1944: Umwelt als biologischer Begriff. *Forschung und Fortschritt* 20: 156-157.
- 1950: Umwelt als Stufenbegriff und als Wirklichkeit. *Studium Generale* 3: 70-74.
- 1955: Die Selbstgestaltung des Lebendigen. Synoptische Theorie des Lebens als ein Beitrag zu den philosophischen Grundlagen der Naturwissenschaft. Reinhardt, München & Basel.
- 1957: Der Gegenstand der Ökologie. *Studium Generale* 10: 112-144.
- Furth, Montgomery 1976: Monadology. In: Frankfurt, Harry G. (Hrsg.): Leibniz: a collection of critical essays. University of Notre Dame Press, London: 99-135.

- Futuyma, Douglas J. 1979: Evolutionary biology. Sinauer, Sunderland.
- 1990: Evolutionsbiologie. Aus dem Englischen übersetzt und bearbeitet von Barbara König, Universität Würzburg. Birkhäuser, Basel u. a.
- Futuyma, Douglas J. & Slatkin, Montgomery (Hrsg.) 1983: Coevolution. Sinauer, Sunderland.
- Futuyma, Douglas J. & Slatkin, Montgomery 1983a: Preface. A. a. O.: VII-VIII.
- Gams, Helmut 1918: Prinzipienfragen der Vegetationsforschung. Ein Beitrag zur Begriffsklärung und Methodik der Biocoenologie. *Vierteljahrsschrift der Naturforschenden Gesellschaft in Zürich* 63.
- Gaston, Kevin J. & Chown, Steven L. 2005: Neutrality and the niche. *Functional Ecology* 19 (1): 1-6.
- Gauch, Hugh G. 1982: Multivariate analysis in community ecology. Cambridge University Press, Cambridge.
- Gause, Georgii F. 1934: The struggle for existence. Hafner, New York.
- Gavrilets, Sergey 1997: Evolution and speciation on holey adaptive landscapes. *Trends in Ecology & Evolution* 12 (8): 307-311.
- 2004: Fitness landscapes and the origin of species. Princeton University Press, Princeton & Oxford.
- Gee, James H. R. & Giller, Paul S. 1987: Organization of communities: past and present. Blackwell, Oxford u. a.
- Gent, Werner 1926: Leibnizens Philosophie der Zeit und des Raumes. *Kant-Studien* 31: 61-88.
- Geoffroy Saint-Hilaire, Étienne 1796: Mémoire sur les rapports naturels des Makis Lemur, L. et description d'une espèce nouvelle de mammifère. *Magasin Encyclopédique, ou Journal des Sciences, des Lettres et des Arts* 7: 20-50.
- 1818: Philosophie anatomique des organes respiratoires sous le rapport de la détermination et de l'identité de leurs pièces osseuses. Tome I. Méquignon-Marvis, Paris.
- 1828: Sur le principe de l'unité de composition organique. Pichon et Didier, Paris.
- 1829: Cours de l'histoire naturelle des mammifères: les makis, les chauves-souris et la taupe. Pichon et Didier, Paris.
- 1830: Principes de philosophie zoologique, discutés en mars 1830, au sein de l'Académie royale des sciences. Pichon et Didier & Rousseau, Paris.
- 1833: Le degré d'influence du monde ambiant pour modifier les formes animales; question intéressant l'origine des espèces téléosauriennes et successivement celle des animaux de l'époque actuelle. *Mémoires de l'Académie des sciences de l'Institut de France* 12: 63-92.
- Gerhardt, Uta 2001: Idealtypus. Zur methodischen Begründung der modernen Soziologie. Suhrkamp, Frankfurt am Main.
- Gethmann, Carl F. 2004: Nominalismus. In: Mittelstraß, Jürgen (Hrsg.): Enzyklopädie Philosophie und Wissenschaftstheorie, Band 2: H-O. Metzler, Stuttgart & Weimar: 1022-1025

- 2004a: Realismus (ontologischer). A. a. O., Band 3: P-So: 502-504.
- 2004b: Realismus, kritischer. A. a. O.: 504-505.
- 2004c: Universalienstreit, moderner. A. a. O., Band 4: Sp-Z: 412-413.
- Geyer-Kordesch, Johanna 2000: Pietismus, Medizin und Aufklärung in Preussen im 18. Jahrhundert. Das Leben und Werk Georg Ernst Stahls. Niemeyer, Tübingen.
- Ghisalberti, Alessandro 1990: Gott und seine Schöpfung bei Wilhelm von Ockham. In: Vossenkuhl, Wilhelm & Schönberger, Rolf (Hrsg.): Die Gegenwart Ockhams. VCH, Weinheim: 63-76.
- Ghiselin, Michael T. 1969: The triumph of the Darwinian method. University of California Press, Berkeley.
- 1974: A radical solution to the species problem. *Systematic Zoology* 23: 536-544.
- 1974a: The economy of nature and the evolution of sex. University of California Press, Berkeley u. a.
- 1987: Species concepts, individuality, and objectivity. *Biology and Philosophy* 2: 127-143.
- 1997: Metaphysics and the origin of species. State University of New York Press, Albany.
- Giller, Paul S. 1984: Community structure and the niche. Chapman & Hall, London & New York.
- Gilpin, Michael E. & Diamond, Jared M. 1982: Factors contributing to non-randomness in species co-occurrences on islands. *Oecologia* 52 (1): 75-84.
- Gindele, Mirjam 1999: Die Funktion der Biodiversität: Zur Problematik der Redundanz von Arten in Ökologie und Naturschutz. In: Weil, Angela & Gindele, Mirjam: Über den Begriff des Gleichgewichts in der Ökologie – Ein Typisierungsvorschlag. Die Funktion der Biodiversität: Zur Problematik der Redundanz von Arten in Ökologie und Naturschutz. Universitätsverlag der TU Berlin, Berlin: 99-170. (= Landschaftsentwicklung und Umweltforschung, Nr. 112).
- Glaserfeld, Ernst von 1985: Konstruktion der Wirklichkeit und des Begriffs der Objektivität. In: Gumin, Heinz & Mohler, Armin (Hrsg): Einführung in den Konstruktivismus. Oldenbourg, München: 1-27.
- Gleason, Henry A. 1917: The structure and development of the plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 44 (10): 463-481.
- 1922: On the relation between species and area. *Ecology* 3: 158-162.
- 1926: The individualistic concept of the plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 53: 7-26.
- 1927: Further views on the succession-concept. *Ecology* 8 (3): 299-326.
- 1939: The individualistic concept of the plant association. *The American Midland Naturalist* 21: 92-110.
- 1975: Delving into the history of American ecology. [Brief vom 18.02.1952]. *Bulletin of the Ecological Society of America* 56: 7-10.
- Gloy, Karen 1995: Das Verständnis der Natur, Band 1: Die Geschichte des wissenschaftlichen Denkens. Beck, München.

- 1996: Das Verständnis der Natur, Band 2: Die Geschichte des ganzheitlichen Denkens. Beck, München.
- Godfrey-Smith, Peter 1993: Functions: consensus without unity. *Pacific Philosophical Quarterly* 74 (3): 196-208.
- 1994: A modern history theory of functions. *Noûs* 28 (3): 344-362.
- Goerdts, W. 1974: Holismus. In: Ritter, Joachim (Hrsg.): Historisches Wörterbuch der Philosophie, Band 3: G - H. Wissenschaftliche Buchgesellschaft, Darmstadt: 1167-1168.
- Goldberg, Deborah E. & Werner, Patricia A. 1983: Equivalence of competitors in plant communities: a null hypothesis and a field experimental test. *American Journal of Botany* 70: 1098-1104.
- Golley, Frank B. 1993: A history of the ecosystem concept in ecology. More than the sum of the parts. Yale University Press, New Haven & London.
- 2000: Ecosystem structure. In: Jørgensen, Sven E. & Müller, Felix (Hrsg.): Handbook of ecosystem theories and management. Lewis, Boca Raton u. a.: 21-32.
- Goodall, David W. 1963: The continuum and the individualistic association. *Vegetatio* 11: 297-316.
- Goodhart, Charles B. 1963: The Sewall Wright Effect. *The American Naturalist* 97: 407-409.
- Goodman, Daniel 1975: The theory of diversity-stability relationships in ecology. *Quarterly Review of Biology* 50: 237-266.
- Goodnight, Charles J. 1990: Experimental studies of community evolution. I. The response to selection at the community level. *Evolution* 44: 1614-1624.
- 1990a: Experimental studies of community evolution. II. The ecological basis of the response to community selection. *Evolution* 44: 1625-1636.
- Goodnight, Charles J. & Lori, Stevens 1997: Experimental studies of group selection: What do they tell us about group selection in nature? *The American Naturalist* 150: 59-79.
- Goodwin, Brian C. 1984: A relational or field theory of reproduction and its evolutionary implications. In: Ho, Mae-Wan & Saunders, Peter T. (Hrsg.): Beyond Neo-Darwinism. An introduction to the new evolutionary paradigm. Academic Press, London u. a.: 219-241.
- 1984a: Changing from an evolutionary to a generative paradigm in biology. In: Pollard, Jeffrey W. (Hrsg.): Evolutionary theory: paths into the future. Wiley, Chichester u. a.: 99-120.
- Gosztonyi, Alexander 1976: Der Raum: Geschichte seiner Probleme in Philosophie und Wissenschaften, Band 1. Alber, Freiburg & München.
- Gould, Stephen J. 1977: Eternal metaphors of paleontology. In: Hallam, Anthony (Hrsg.): Patterns of evolution as illustrated by the fossil record. Elsevier, Amsterdam u. a.: 1-26.
- Gould, Stephen J. & Lewontin, Richard 1979: The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: a critique of the adaptationist programme. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 205: 581-598.

- Graeser, Andreas 1975: Platons Ideenlehre. Sprache, Logik und Metaphysik. Eine Einführung. Haupt, Bern & Stuttgart.
- Grant, Peter R. 1966: Ecological incompatibility of bird species on islands. *The American Naturalist* 100: 451-462.
- 1969: Colonization of islands by ecologically dissimilar species of birds. *Canadian Journal of Zoology* 47: 41-43.
- 1972: Convergent and divergent character displacement. *Biological Journal of the Linnean Society* 4: 39-68.
- 1975: The classical case of character displacement. In: Dobzhansky, Theodosius; Hecht, Max K. & Steere, William C. (Hrsg.): *Evolutionary Biology*, Vol. 8. New York & London, Plenum Press: 237-337.
- 1986: Interspecific competition in fluctuating environments. In: Diamond, Jared M. & Case, Ted J. (Hrsg.) 1986: *Community ecology*. Harper & Row, New York u. a.: 173-191.
- Griesemer, James R. 1992: Niche: historical perspectives. In: Keller, Evelyn F. & Lloyd, Elisabeth A. (Hrsg.): *Keywords in evolutionary biology*. Harvard University Press, Cambridge: 231-240.
- Griffiths, Paul E. 1992: Adaptive explanations and the concept of a vestige. In: Griffiths, Paul E. (Hrsg.): *Trees of life: Essays in the philosophy of biology*. Kluwer, Dordrecht: 111-131.
- 1993: Funktionale Analyse und eigentliche Funktionen / Functional analysis and proper functions. In: Schlosser, Gerhard & Weingarten, Michael (Hrsg.): *Formen der Erklärung in der Biologie*. VWB, Berlin: 121-134.
- Grinnell, Joseph 1917: The niche-relationships of the Californian Thrasher. *The Auk* 43: 427-433.
- Grün, Klaus-Jürgen: Idealismus. In: Prechtel, Peter & Burkard, Franz-Peter (Hrsg.): *Metzler Philosophie Lexikon. Begriffe und Definitionen*. 2., erweiterte und aktualisierte Auflage. Metzler, Stuttgart & Weimar: 246.
- Gueroult, Martial 1934: *Dynamique et métaphysique Leibniziennes suivi d'une note sur le principe de la moindre action chez Maupertuis*. Les Belles Lettres, Paris.
- Gurwitsch, Aron 1974: *Leibniz: Philosophie des Panlogismus*. De Gruyter, Berlin & New York.
- Gutmann, Mathias 1996: *Die Evolutionstheorie und ihr Gegenstand. Beitrag der Methodischen Philosophie zu einer konstruktiven Theorie der Evolution*. VWB, Berlin.
- Gutman, Mathias & Janich, Peter 2001: Methodologische Grundlagen der Biodiversität. In: Janich, Peter; Gutmann, Mathias & Prieß, Kathrin (Hrsg.): *Biodiversität. Wissenschaftliche Grundlagen und gesetzliche Relevanz*. Springer, Berlin u. a.: 281-353.
- Gutmann, Wolfgang F. 1993: Ist Form real? In: Weingarten, Michael & Gutmann, Wolfgang F. (Hrsg.): *Geschichte und Theorie des Vergleichs in den Biowissenschaften*. Kramer, Frankfurt am Main: 91-110.

- Gutmann, Wolfgang F. & Bonik, Klaus 1981: Kritische Evolutionstheorie. Ein Beitrag zur Überwindung altdarwinistischer Dogmen. Gerstenberg, Hildesheim.
- Habermas, Jürgen 1965: Erkenntnis und Interesse. In: Habermas, Jürgen: Technik und Wissenschaft als 'Ideologie'. Suhrkamp, Frankfurt am Main: 146-168.
- 1992: Individuierung durch Vergesellschaftung. Zu George Herbert Meads Theorie der Subjektivität. In: Habermas, Jürgen: Nachmetaphysisches Denken. Philosophische Aufsätze. Suhrkamp, Frankfurt am Main: 187-241.
- Habermehl, Peter 1995: Augustinus, Aurelius. In: Lutz, Bernd (Hrsg.): Metzler Philosophen Lexikon. Von den Vorsokratikern bis zu den Neuen Philosophen. Metzler, Stuttgart & Weimar: 53-57.
- Hagen, Joel B. 1989: Research perspectives and the anomalous status of modern ecology. *Biology and Philosophy* 4: 433-455.
- 1992: An entangled bank. The origins of ecosystem ecology. Rutgers University Press, New Brunswick.
- Hahn, Rainald 1982: Die Theorie der Erfahrung bei Popper und Kant. Zur Kritik des Kritischen Rationalismus am transzendentalen Apriori. Alber, Freiburg & München.
- Hairston, Nelson G.; Smith, Frederick E. & Slobodkin, Lawrence B. 1960: Community structure, population control, and competition. *The American Naturalist* 94: 421-425.
- Haldane, Richard B & Haldane, John S. 1883: The relation of philosophy to science. In: Seth, Andrew & Haldane, John S. (Hrsg.): Essays in philosophical criticism. Longmans, London: 41-66.
- Haldane, John B. S. 1924: A mathematical theory of natural and artificial selection, Part 1. *Transactions of the Cambridge Philosophical Society* 23 (2): 19-41.
- 1957: A defense of beanbag genetics. *Perspectives in Biology and Medicine* 7: 343-359.
- Halder, Alois 2000: Philosophisches Wörterbuch. Mitbegründet von Max Müller. Völlig überarbeitete Neuauflage. Herder, Freiburg u. a.
- Hall, Arthur D. & Fagen, R. E. 1968: Definition of system. (Revidierte Fassung der Einleitung zu Hall & Fagen 1956: Systems engineering). In: Buckley, Walter (Hrsg.): Modern systems research for the behavioral scientist. Aldine, Chicago: 81-92.
- Haller, Albrecht von 1744: Anmerkungen. In: Haller, Albrecht von (Hrsg.): H. Boerhaave: Praelectiones academicae in proprias institutiones rei medicae, V 2. Göttingen.
- 1758: Sur la formation du coeur dans le poulet. Bousquet, Lausanne.
- Hampicke, Ulrich 1979: Ökologie und Umweltideologie. In: Immler, Hans (Hrsg.): Materialien zur Sozialökologie. Gesamthochschule Kassel, Kassel: 34-49.
- Hanski, Ilkka 1998: Metapopulation dynamics. *Nature* 396: 41-49.
- Hanski, Ilkka & Gilpin, Michael E. (Hrsg.) 1997: Metapopulation biology: ecology, genetics, and evolution. Academic Press, San Diego.

- Hard, Gerhard 1969: 'Kosmos' und 'Landschaft'. Kosmologische und landschafts-physiognomische Denkmotive bei Alexander von Humboldt und in der geographischen Humboldt-Auslegung des 20. Jahrhunderts. In: Pfeiffer, Heinrich (Hrsg.): Alexander von Humboldt. Werk und Werkgestaltung. Piper, München: 133-177.
- 1970: Die 'Landschaft' der Sprache und die 'Landschaft' der Geographen. Semantische und forschungslogische Studien zu einigen zentralen Denkfiguren in der deutschen geographischen Literatur. Dümmler, Bonn. (= Colloquium Geographicum, Bd. 11).
- 1970a: 'Was ist eine Landschaft?' Über Etymologie als Denkform in der geographischen Literatur. In: Bartels, Dietrich (Hrsg.): Wirtschafts- und Sozialgeographie. Köln & Berlin: 66-84.
- 1977: Zu den Landschaftsbegriffen der Geographie. Wallthor, Alfred H. v. & Quirin, Heinz (Hrsg.): 'Landschaft' als interdisziplinäres Forschungsproblem. Provinzialinstitut für westfälische Landes- und Volksforschung des Landesverbandes Westfalen-Lippe, Münster: 13-23.
- Hardin, Garrett 1960: The competitive exclusion principle. An idea that took a century to be born has implications in ecology, economics, and genetics. *Science* 131: 1292-1297.
- Harms, Kyle E.; Wright, S. Joseph; Calderón, O.; Hernández, A. & Herre, E. A. 2000: Pervasive density-dependent recruitment enhances seedling diversity in a tropical forest. *Nature* 404: 493-495.
- Harner, E. James & Whitmore, R. C. 1977: Multivariate measures of niche overlap using discriminant analysis. *Theoretical Population Biology* 12: 21-36.
- Harper, John L. 1969: The role of predation in vegetational diversity. *Brookhaven Symposia in Biology* 22: 48-62.
- 1982: After description. In: Newman, E. I. (Hrsg.): The plant community as a working mechanism. Blackwell, Oxford: 12-25.
- Harrington, Anne 1996: Reenchanted science: holism in German culture from Wilhelm II to Hitler. Princeton, Princeton University Press.
- Harrison, Susan 1998: Do taxa persist as metapopulations in evolutionary time? In: McKinney, Michael L. & Drake, James A. (Hrsg.): Biodiversity dynamics: Turnover of populations, taxa, and communities. New York, Columbia University Press: 19-30.
- Hartmann, Dirk & Janich, Peter 1996: Methodischer Kulturalismus. In: Hartmann, Dirk & Janich, Peter (Hrsg.): Methodischer Kulturalismus: Zwischen Naturalismus und Postmoderne. Suhrkamp, Frankfurt am Main: 9-69.
- Hartmann, Fritz 2000: Die Leibniz-Stahl-Korrespondenz als Dialog zwischen monadischer und dualistisch-'psycho-somatischer' Anthropologie. In: Engelhardt, Dietrich von (Hrsg.): Georg Ernst Stahl (1659-1734) in wissenschaftshistorischer Sicht. Leopoldina-Meeting am 29. und 30. Oktober 1998 in Halle (S.). Deutsche Akademie der Naturforscher Leopoldina, Halle: 97-124. (= Acta historica Leopoldina, 30)

- 2001: Mechanismus-Organismus-Konzepte von G. W. Leibniz und G. E. Stahl im Vergleich. In: Poser, Hans (Hrsg.): *Nihil sine ratione. Mensch, Natur und Technik im Wirken von G. W. Leibniz, Vorträge 1. Teil. Tagungsband des VII. Internationalen Leibniz-Kongreß*, Berlin, 10. - 14. September 2001. Berlin: 462-469.
- Hartshorn, G. S. 1978: Treefalls and tropical forest dynamics. In: Tomlinson, Philip B. & Zimmerman, Martin H. (Hrsg.): *Tropical trees as living systems*. Cambridge University Press, Cambridge: 617-638.
- Hartz, Glenn A. 1992: Leibniz's phenomenalism. *The Philosophical Review* 101 (3): 511-549.
- 2001: Inconsistency in Leibniz's metaphysics of body is consistent with his strategy. In: Poser, Hans (Hrsg.): *Nihil sine ratione. Mensch, Natur und Technik im Wirken von G. W. Leibniz, Vorträge 1. Teil. Tagungsband des VII. Internationalen Leibniz-Kongreß*, Berlin, 10. - 14. September 2001. Berlin: 470-477.
- Hartz, Glenn A. & Cover, Jan A. 1988: Space and time in the Leibnizian metaphysics. *Noûs* 22: 493-513.
- Harvey, William 1651: *Exercitationes de generatione animalium. Quibus accedunt quaedam de partu, de membranis ac humoribus uteri et de conceptione*. London.
- He, Fangliang 2005: Deriving a neutral model of species abundance from fundamental mechanisms of population dynamics. *Functional Ecology* 19 (1): 187-193.
- Healey, Richard 1999: Holism and nonseparability in physics. In: Zalta, Edward N. (Hrsg.): *The Stanford Encyclopedia of Philosophy* (Fall 1999 Edition). URL: <<http://plato.stanford.edu/archives/fall1999/entries/physics-holism/>>.
- Hecht, Helmut 1996: Descartes in einer Leibniz-Welt. *Berliner Debatte INITIAL. Zeitschrift für sozialwissenschaftlichen Diskurs* 5: 11-17.
- Hegel, Georg W. F.: *Enzyklopädie = Enzyklopädie der philosophischen Wissenschaften im Grundrisse*. Hrsg.: Nicolin, Friedhelm & Pöggeler, Otto (1975). Hamburg, Meiner.
- *Vorlesungen über die Geschichte der Philosophie*, 3 Bände. Hrsg.: Irrlitz, Gerd (1971). Reclam, Leipzig.
- *Logik = Wissenschaft der Logik*. Erster und zweiter Teil. Hrsg.: Lasson, Georg (1975). Meiner, Hamburg.
- *Phänomenologie = Phänomenologie des Geistes*. Neu hrsg. von Hans-Friedrich Wessels und Heinrich Clairmont. Mit einer Einleitung von Wolfgang Bonsiepen. (1988, Erstausgabe 1807). Meiner, Hamburg.
- Heger, Tina 2004: *Zur Vorhersagbarkeit biologischer Invasionen. Entwicklung und Anwendung eines Modells zur Analyse der Invasion gebietsfremder Arten*. Berlin. (= *Neobiota* 4).
- Heidenhain, Martin 1925: Über die Grundlagen einer synthetischen Theorie des tierischen Körpers. (Beitrag VIII zur synthetischen Morphologie). Teil I. *Klinische Wochenschrift* 4 (3): 97-102.
- 1925a: Über die Grundlagen einer synthetischen Theorie des tierischen Körpers. (Beitrag VIII zur synthetischen Morphologie). Teil II. *Klinische Wochenschrift* 4 (11): 481-486.



- Hekman, Susan J. 1983: Weber, the ideal type, and contemporary social theory. University of Notre Dame Press, Notre Dame.
- Hempel, Carl G. 1959: The logic of functional analysis. Groß, Llewellyn (Hrsg.): Symposium on sociological theory. New York, Harper & Row: 271-307.
- Hempel, Carl G. & Oppenheim, Paul 1948: Studies in the logic of explanation. *Philosophy of Science* 15: 135-175.
- Hengeveld, Rob & Walter, G. Hugh 1999: The two coexisting ecological paradigms. *Acta Biotheoretica* 47 (2): 141-170.
- Hennig, Willi 1950: Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik Deutscher Zentral-Verlag, Berlin.
- Henrich, Dieter 1979: 'Identität' – Begriffe, Probleme, Grenzen. In: Marquard, Odo & Stierle, Karlheinz (Hrsg.): Identität. Fink, München: 133-186.
- Herder, Johann G. 1995: Ideen zur Philosophie der Geschichte der Menschheit. Mit einem Vorwort vom Gerhart Schmidt. (Nach der historisch-kritischen Ausgabe von Bernhard Suphan (Hrsg.) 1877 - 1913: Johann Gottfried Herder. Sämtliche Werke. 33 Bände, Berlin). Syndikat, Bodenheim.
- SW = Johann Gottfried Herder. Sämtliche Werke. 33 Bände. Hrsg. von Suphan, Bernhard. (1967, Nachdruck der Erstausgabe von 1877 - 1913, Berlin). Olms, Hildesheim.
- SW IV: 343-461: Journal meiner Reise im Jahre 1769.
- SW IV: 198-218 = Stücke aus einem älteren 'Critischen Wäldchen'. (1767).
- SW V: 475-594 = Auch eine Philosophie der Geschichte zur Bildung der Menschheit. (1774).
- SW XII: 1-308 = Vom Geist der Ebräischen Poesie. (1783).
- SW XIII = Ideen zur Philosophie der Geschichte der Menschheit. Erster u. zweiter Teil. (Erstausgabe 1784 bzw. 1785).
- SW XIV = Ideen zur Philosophie der Geschichte der Menschheit. Dritter u. vierter Teil. (Erstausgabe 1787 bzw 1791).
- SW XVII u. XVIII = Briefe zur Beförderung der Humanität. (1793-1797).
- SW XXI: 1-190 = Verstand und Erfahrung. Eine Metakritik zur Kritik der reinen Vernunft. Erster Theil. (Erstausgabe 1799).
- Herring, Herbert 1995: Einleitung. In: Herring, Herbert (Hrsg.): G. W. Leibniz. Fünf Schriften zur Logik und Metaphysik. Reclam, Stuttgart.
- Hesse, Heidrun 1997: Erklären und Verstehen in der Ökologie. In: Brandenburgische Technische Universität Cottbus (Hrsg.): Tagungsband zum Arbeitskreistreffen 'Theorie in der Ökologie' der Gesellschaft für Ökologie, Beschreibung und Erklärung von Mustern und Prozessen auf Ökosystem- und Landschaftsebene: 9-30. (= BTUC, Aktuelle Reihe 4/1997).
- 1999: Ordnung und Kontingenz. Handlungstheorie versus Systemfunktionalismus. Alber, Freiburg & München.
- 2000: Vom Zweck zur Funktion – Hinweise aus wissenschaftsphilosophischer Sicht. In: Jax, Kurt (Hrsg.): Funktionsbegriff und Unsicherheit in der Ökologie: Beiträge zu einer Tagung des Arbeitskreises 'Theorie' in der Gesellschaft für Öko-

- logie vom 10. bis 12. März 1999 im Heinrich-Fabri-Institut der Universität Tübingen in Blaubeuren. Lang, Frankfurt am Main u. a.: 19-30.
- 2002: Zur Konstitution naturwissenschaftlicher Gegenstände – insbesondere in der Biologie. In: Lotz, Achim & Gnädinger, Johannes (Hrsg.): Wie kommt die Ökologie zu ihren Gegenständen? Gegenstandskonstitution und Modellierung in den ökologischen Wissenschaften. Lang, Frankfurt am Main: 117-127. (= Theorie in der Ökologie, Band 7).
- Hesse, Richard 1924: Tiergeographie auf ökologischer Grundlage. Fischer, Jena.
- Hessen, Johannes 1958: Das Kausalprinzip. Reinhard, München & Basel.
- Hettner, Alfred 1934: Der Begriff der Ganzheit in der Geographie. *Geographische Zeitschrift* 40: 141-144.
- Hintikka, Jaakko 1976: Leibniz on plenitude, relations, and the 'reign of law'. In: Frankfurt, Harry G. (Hrsg.): Leibniz: a collection of critical essays. University of Notre Dame Press, London: 155-190.
- Hirschberger, Johannes 1991: Geschichte der Philosophie. Band I: Altertum und Mittelalter, Band II: Neuzeit und Gegenwart. Herder, Freiburg, Basel & Wien.
- Ho, Mae-Wan & Saunders, Peter T. (Hrsg.) 1984: Beyond Neo-Darwinism. An introduction to the new evolutionary paradigm. Academic Press, London u. a.
- Hobbes, Thomas: Leviathan = Leviathan oder Stoff, Form und Gewalt eines kirchlichen und bürgerlichen Staates. Hrsg. u. eingeleitet von Iring Fetscher. (2002, Erstveröffentlichung 1651). Suhrkamp, Frankfurt am Main.
- Vom Bürger = Vom Menschen. Vom Bürger. Hrsg. und eingeleitet von Günter Gawlick. (1977, Erstveröffentlichung 1642). Meiner, Hamburg.
- Vom Körper. Ausgewählt u. übersetzt von Max Frischeisen-Köhler. 2., mit Literaturhinweisen und Register versehene Auflage. (1967, Erstveröffentlichung 1655). Meiner, Hamburg.
- Hochstetter, Erich 1927: Studien zur Metaphysik und Erkenntnistheorie Wilhelms von Ockham. De Gruyter, Berlin & Leipzig.
- Höffe, Otfried 1996: Immanuel Kant. Beck, München.
- Hözel, Emil 1896: Das geographische Individuum bei Carl Ritter und seine Bedeutung für den Begriff des Naturgebietes und der Naturgrenze. *Geographische Zeitschrift* 2: 378-396 u. 433-444.
- Hoffmann, Fritz 1984: Nominalismus, I. In: Ritter, Joachim & Gründer, Karlfried (Hrsg.): Historisches Wörterbuch der Philosophie, Band 6. Wissenschaftliche Buchgesellschaft, Darmstadt: 874-884.
- Hogrebe, Wolfram 1997: Einleitung. In: Hubig, Christoph (Hrsg.): Cognition humana – Dynamik des Wissens und der Werte. XVII. Deutscher Kongreß für Philosophie Leipzig, 23. - 27. September 1996. Vorträge und Kolloquien. Akademie Verlag, Berlin: 477-478.
- Holling, Crawford S. 1973: Resilience and stability of ecological systems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 4:1-23.

- 1986: The resilience of terrestrial ecosystems: local surprise and global change. In: Clark, William C. & Munn, R. E. (Hrsg.): Sustainable development of the biosphere. Cambridge University Press, Cambridge: 292-317.
- 1992: Cross-scale morphology, geometry, and dynamics of ecosystems. *Ecological Monographs* 62 (4): 447-502.
- Holmgren, Milena; Scheffer, Marten & Husten, Miachel A. 1997: The interplay of facilitation and competition in plant communities. *Ecology* 78 (7): 1966-1975.
- Holz, Hans H. 1983: Dialektik und Widerspiegelung. Pahl-Rugenstein, Köln.
- 1992: Gottfried Wilhelm Leibniz. Campus, Frankfurt am Main & New York.
- 1994: Descartes. Campus, Frankfurt am Main & New York.
- 1997: Einheit und Widerspruch. Problemgeschichte der Dialektik in der Neuzeit, Band III: Die Ausarbeitung der Dialektik. Metzler, Stuttgart & Weimar.
- Holzkamp, Klaus 1968: Wissenschaft als Handlung. Versuch einer neuen Grundlegung der Wissenschaftslehre. De Gruyter, Berlin.
- Horn, Henry S. 1980: Sukzession. In: May, Robert M. (Hrsg.): Theoretische Ökologie. Verlag Chemie, Weinheim u. a.: 167-182.
- Horn, Joachim C. 1970: Monade und Begriff. Der Weg von Leibniz zu Hegel. Henn, Wuppertal & Kastellaun.
- Howarth, Francis G. 1985 Impacts of alien land arthropods and molluscs on native plants and animals in Hawai'i. In: Stone, Charles P. & Scott, J. Michael (Hrsg.): Hawai'i's terrestrial ecosystems: preservation and management. Proceedings of a Symposium held June 5-6, 1984 at Hawai'i Volcanoes National Park. University of Hawaii, Honolulu: 149-179.
- Howe, Henry F. & Smallwood, Judith 1982: Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13: 201-228.
- Hoyer, Ulrich 1995: Gassendi, Pierre. In: Lutz, Bernd (Hrsg.): Metzler Philosophen Lexikon. Von den Vorsokratikern bis zu den Neuen Philosophen. Metzler, Stuttgart & Weimar: 307-309.
- Hubbell, Stephen P. 1979: Tree dispersion, abundance, and diversity in a tropical dry forest. *Science* 203: 1299-1309.
- 1984: Seed predation and the coexistence of tree species in tropical forests. *Oikos* 35: 214-299.
- 1997: A unified theory of biogeography and relative species abundance and its application to tropical rain forests and coral reefs. *Coral Reefs* 16, Supplement: S9-S21.
- 1998: The maintenance of diversity in a neotropical tree community: Conceptual issues, current evidence, and challenges ahead. In: Dallmeier, Francisco & Comiskey, James A. (Hrsg.): Forest biodiversity research, monitoring and modeling. Conceptual background and old world case studies. UNESCO & The Parthenon Publishing Group, Paris & New York: 17-44.
- 2001: The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. Princeton University Press, Princeton & Oxford.

- 2001a: The unified neutral theory of biodiversity and biogeography: a synopsis of the theory and some challenges ahead. In: Silvertown, Jonathan & Antonovics, Janis (Hrsg.): Integrating ecology and evolution in a spatial context. The 14th Special Symposium of the British Ecological Society held at Royal Holloway College, University of London, 29 - 31 August, 2000. Blackwell, Oxford u. a.: 393-411.
- 2005: Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence. *Functional Ecology* 19 (1): 166-172.
- 2006: Neutral theory and the evolution of functional equivalence. *Ecology* 87 (6): 1387-1396.
- Hubbell, Stephen P.; Ahumada, Jorge A.; Condit, Richard & Foster, Robin B. 2001: Local neighborhood effects on long-term survival of individual trees in a neotropical forest. *Ecological Research* 16: 859-875.
- Hubbell, Stephen P. & Borda-de-Água, Luís 2004: The unified neutral theory of biodiversity and biogeography: reply. *Ecology* 85 (11): 3175-317.
- Hubbell, Stephen P. & Foster, Robin B. 1983: Diversity of canopy trees in a neotropical forest and implications for the conservation of tropical trees. In: Sutton, Stephen L.; Whitmore, Timothy C. & Chadwick, A. C. (Hrsg.): Tropical rain forest: ecology and management. Blackwell, Oxford: 25-41.
- 1986: Biology, chance, and history and the structure of tropical rain forest tree. Community ecology. In: Diamond, Jared M. & Case, Ted J. (Hrsg.) 1986: Community ecology. Harper & Row, New York u. a.: 314-329.
- 1992: Short-term dynamics of a neotropical forest: why ecological research matters to tropical conservation and management. *Oikos* 63: 48-61.
- Hubbell, Stephen P.; Foster, Robin B.; O'Brien, Sean T.; Wechsler, Benjamin; Condit, Richard; Harms, Kyle E.; Wright, S. Joseph & Loo de Lao, Suzanne 1999: Light gaps, recruitment limitation and tree diversity in a neotropical forest. *Science* 283: 554-557.
- Hubig, Christoph 1987: Idiographische und nomothetische Forschung in wissenschaftstheoretischer Sicht. In: Jüttemann, Gerd & Thomae, Hans (Hrsg.): Biographie und Psychologie. Springer, Berlin, Heidelberg, New York, London, Paris, Tokyo: 64-72.
- Hübener, Wolfgang 1976: Konzeptualismus. In: Ritter, Joachim & Gründer, Karlfried (Hrsg.): Historisches Wörterbuch der Philosophie, Band 4. Wissenschaftliche Buchgesellschaft, Darmstadt: 1086-1091.
- 1983: Die Nominalismus-Legende. Über das Mißverhältnis zwischen Dichtung und Wahrheit in der Deutung der Wirkungsgeschichte des Ockhamismus. In: Bolz, Norbert W. & Hübener, Wolfgang (Hrsg.): Spiegel und Gleichnis. Festschrift für Jacob Taubes. Königshausen und Neumann, Würzburg: 87-111.
- 1988: 'Notio completa'. Die theologischen Voraussetzungen von Leibniz' Postulat der Unbeweisbarkeit der Existentialsätze und die Idee des logischen Formalismus. In: Heinekamp, Albert (Hrsg.): Leibniz: Questions de logique. Steiner, Stuttgart: 108-116. (= *Studia Leibnitiana*, Sonderheft 15).

- Hughes, Roger N. 1980: Predation and community structure. In: Price, James H.; Irvine, David E. G. & Farnham, W. F. (Hrsg.): *The shore environment. Volume 2: Ecosystems*. Academic Press, London u. a.: 699-728.
- Huisman, Jef & Weissing, Franz J. 1999: Biodiversity of plankton by species oscillations and chaos. *Nature* 402: 407-410.
- Hull, David 1976: Are species really individuals? *Systematic Zoology* 25: 174-191.
- 1978: A matter of individuality. *Philosophy of Science* 45: 335-360.
- 1988: *Science as a process*. University of Chicago Press, Chicago.
- 1989: *The metaphysics of evolution*. State University of New York Press, Albany.
- Hulley, Pat E.; Walter, G. Hugh & Craig, Adrian J. F. K. 1988: Interspecific competition and community structure, I. Shortcomings of the competition paradigm. *Rivista di Biologia – Biology Forum* 81 (1): 57-71.
- Humboldt, Alexander von 1806: *Ideen zur Physiognomik der Gewächse*. In: Zaunick, Rudolph (Hrsg.) 1958: *Alexander von Humboldt. Kosmische Naturbetrachtung. Sein Werk im Grundriß*. Kröner, Stuttgart: 196-217.
- 1845-1862: *Kosmos. Entwurf einer physischen Weltbeschreibung*. 5 Bände. Cotta, Stuttgart & Tübingen.
- Hume, David 1748: *Philosophical essays concerning human understanding*. [Ab 1758: *An enquiry concerning human understanding*]. Millar, London.
- Hurtt, George C. & Pacala, Stephen W. 1995: The consequences of recruitment limitation. Reconciling chance, history, and competitive differences between plants. *Journal of Theoretical Biology* 176: 1-12.
- Husserl, LU, II/1 = Husserl, Edmund 1913: *Logische Untersuchungen. Zweiter Band: Untersuchungen zur Phänomenologie und Theorie der Erkenntnis, I. Teil*. Niemeyer, Tübingen.
- Hutchinson, G. Evelyn 1941: Ecological aspects of succession in natural populations. *The American Naturalist* 75: 406-418.
- 1943: Food, time and culture. *The New York Academy of Sciences* 15: 152-154.
- 1948: Circular causal mechanisms in ecology. *Annals of the New York Academy of Sciences* 50 (4): 221-246.
- 1953: The concept of pattern in ecology. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 105: 1-12.
- 1957 (Copyright 1958): Concluding Remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* 22: 415-427.
- 1959: Homage to Santa Rosalia; or, why are there so many kinds of animals? *The American Naturalist* 93: 145-159.
- 1961: The paradox of the plankton. *The American Naturalist* 95: 137-145.
- 1965: *The ecological theater and the evolutionary play*. Yale University Press, New Haven.
- 1978: *An introduction to population ecology*. Yale University Press, New Haven & London.

- Hutton, Sarah 2001: The Cambridge Platonists. In: Zalta, Edward N. (Hrsg.): The Stanford Encyclopedia of Philosophy (Winter 2001 Edition). URL: <<http://plato-stanford.edu/archives/win2001/entries/cambridge-platonists/>>.
- Huxley, Julian 1942: Evolution. The modern synthesis. Allen & Unwin, London.
- Imbach, Ruedi 1984: Abstraktive und intuitive Erkenntnis. Einleitung zu Text 22. In: Wilhelm von Ockham. Texte zur Theorie der Erkenntnis und der Wissenschaft. Lateinisch – deutsch. Herausgegeben, übersetzt und kommentiert von Ruedi Imbach. Reclam, Stuttgart: 122-135.
- 1984a: Anmerkungen. A. a. O.: 217-232.
- 1984b: Der Begriff der Wissenschaft. Einleitung zu Text 24. A. a. O.: 180-187.
- 1984c: Die Erkenntnis des Einzelnen. Einleitung zu Text 23. A. a. O.: 168-171.
- 1984d: Grundbegriffe aus der '*Summa Logicae*'. Einleitung zu den Texten 9-11. A. a. O.: 52-57.
- 1984e: Grundbegriffe aus der '*Summa Logicae*'. Einleitung zu den Texten 16-21. A. a. O.: 94-99.
- Irscher, Hans D. 1987: Die geschichtsphilosophische Kontroverse zwischen Kant und Herder. In: Gajek, Bernhard (Hrsg.): Hamann – Kant – Herder. Acta des vierten Internationalen Hamann-Kolloquiums im Herder-Institut zu Marburg / Lahn 1985. Lang, Frankfurt am Main u. a.: 111-192.
- 1997: Aspekte der Geschichtsphilosophie Johann Gottfried Herders. In: Heinz, Marion (Hrsg.): Herder und die Philosophie des deutschen Idealismus. Rodopi, Amsterdam & Atlanta: 5-47.
- Ishiguro, Hidé 1976: Leibniz' theory of the ideality of relations. In: Frankfurt, Harry G. (Hrsg.): Leibniz: a collection of critical essays. University of Notre Dame Press, London: 191-213.
- 1998: Unity without simplicity: Leibniz on organisms. *Monist* 81 (4): 534-552.
- Ives, Anthony R. 2005: Community diversity and stability: changing perspectives and changing definitions. In: Cuddington, Kim & Beisner, Beatrix (Hrsg.): Ecological paradigms lost. Routes of theory change. Elsevier, Amsterdam u. a.: 159-182.
- Jäger, Hans-Wolf 1987: Herder und die französische Revolution. In: Sauder, Gerhard (Hrsg.): Johann Gottfried Herder: 1744 - 1803. Meiner, Hamburg: 299-307.
- Janich, Peter 1980: Die Protophysik der Zeit. Konstruktive Begründung und Geschichte der Zeitmessung. Suhrkamp, Frankfurt am Main.
- 1996: Konstruktivismus und Naturerkenntnis. Auf dem Weg zum Kulturalismus. Suhrkamp, Frankfurt am Main.
- Janich, Peter & Weingarten, Michael 1999: Wissenschaftstheorie der Biologie. Methodische Wissenschaftstheorie und die Begründung der Wissenschaften. Fink, München.
- Janke, Wolfgang 1989: Perzeption. In: Ritter, Joachim & Gründer, Karlfried (Hrsg.): Historisches Wörterbuch der Philosophie, Band 7. Schwabe, Basel: 382-386.

- Jantsch, Erich 1992: Die Selbstorganisation des Universums. Vom Urknall zum menschlichen Geist. (Erstausgabe 1979). Hanser, München & Wien.
- Janzen, Daniel H. 1966: Coevolution of mutualism between ants and acacias in Central America. *Evolution* 20: 249-275.
- 1967: Interaction of the bull's-horn acacia (*Acacia cornigera* L.) with an ant inhabitant (*Pseudomyrmex ferruginea* F. Smith) in eastern Mexico. *Kansas University Science Bulletin* 47: 315-558.
- 1970: Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *The American Naturalist* 104: 501-528.
- 1980: When is it coevolution? *Evolution* 34: 611-612.
- Jax, Kurt 1998: Holocoen and ecosystem – on the origin and historical consequences of two concepts. *Journal of the History of Biology* 31: 113-142.
- 2002: Die Einheiten der Ökologie. Analyse, Methodenentwicklung und Anwendung in Ökologie und Naturschutz. Lang, Frankfurt am Main u. a.
- 2006: Ecological units. *The Quarterly Review of Biology* 81: 237-258.
- Jax, Kurt; Vareschi, Ekkehard & Zauke, Gerd-Peter 1993: Entwicklung eines theoretischen Konzepts zur Ökosystemforschung Wattenmeer. Forschungsbericht: 108 02 085/02, UBA-FB 93-101. Oldenburg. (= UBA-Texte 47/93).
- Jax, Kurt; Jones, Clive G. & Pickett, Steward T. A. 1998: The self-identity of ecological units. *Oikos* 82 (2): 253-264.
- Jelden, Eva 1999: Mechanistisch. In: Precht, Peter & Burkard, Franz-Peter (Hrsg.): Metzler Philosophie Lexikon. Begriffe und Definitionen. 2., erweiterte und aktualisierte Auflage. Metzler, Stuttgart & Weimar: 354.
- Jørgensen, Sven E. 2000: A general outline of thermodynamic approaches to ecosystem theory. In: Jørgensen, Sven E. & Müller, Felix (Hrsg.): Handbook of ecosystem theories and management. Lewis, Boca Raton u. a.: 113-133.
- Jørgensen, Sven E.; Patten, Bernard C. & Straškraba, Milan 1992: Ecosystems emerging: toward an ecology of complex systems in a complex future. *Ecological Modelling* 62 (1-3): 1-27.
- Jørgensen, Sven E. & Straškraba, Milan 2000: Ecosystems as cybernetic systems. In: Jørgensen, Sven E. & Müller, Felix (Hrsg.): Handbook of ecosystem theories and management. Lewis, Boca Raton u. a.: 249-264.
- Joger, Ulrich 1993: Adaptation. In: Kuttler, Wilhelm (Hrsg.): Handbuch der Ökologie. Mit Beiträgen zahlreicher Fachgelehrter. Analytica, Berlin: 21-26.
- Johnson, Marc T. J. & Agrawal, Anurag A. 2003: The ecological play of predator-prey dynamics in an evolutionary theatre. *Trends in Ecology & Evolution* 18: 549-551.
- Johnson, Roswell H. 1910: Determinate evolution in the color-pattern of the lady-beetles. Carnegie Institution of Washington, Washington.
- Jolley, Nicholas 1984: Leibniz and Locke: a study of the *New essays on human understanding*. Clarendon Press, Oxford.
- 1986: Leibniz and phenomenalism. *Studia Leibnitiana* 18 (1): 38-51.

- Jonas, Friedrich 1976: *Geschichte der Soziologie I: Aufklärung, Liberalismus, Idealismus, Sozialismus, Übergang zur industriellen Gesellschaft*. Mit Quellentexten. Rowohlt, Reinbek.
- Jones, Todd 2004: Reductionism and antireductionism: rights and wrongs. *Metaphilosophy* 35 (5): 614-647.
- Jordan III, William R. 2003: *The Sunflower Forest: ecological restoration and the new communion with nature*. University of California Press, Berkeley & Los Angeles.
- Jordano, Pedro; Bascompte, Jordi & Olesen, Jens M. 2005: The ecological consequences of complex topology and nested structure in pollination webs. In: Waser, Nickolas M. & Ollerton, Jeff: *Plant-pollinator interactions. From specialization to generalization*. University of Chicago Press, Chicago: 173-199.
- Kaehler, Klaus E. 1979: *Leibniz – der methodische Zwiespalt der Metaphysik der Substanz*. Meiner, Hamburg.
- 1989: *Leibniz' Position der Rationalität. Die Logik im metaphysischen Wissen der 'natürlichen Vernunft'*. Alber, Freiburg & München.
- 1994: Kants transzendente Reformulierung der substantiellen Einheit des leibnizschen Subjekts. In: Christin, Renato (Hrsg.): *Leibniz und die Frage nach der Subjektivität*. Steiner, Stuttgart: 159-170. (= *Studia Leibnitiana*, Sonderheft 22).
- 1997: Descartes und die transzendente Phänomenologie. In: Hubig, Christoph (Hrsg.): *Cognitio humana – Dynamik des Wissens und der Werte*. XVII. Deutscher Kongreß für Philosophie. Leipzig, 23. - 27. September 1996, Vorträge und Kolloquien. Akademie Verlag, Berlin: 423-432.
- Kambartel, Friedrich 1968: *Erfahrung und Struktur. Bausteine zu einer Kritik des Empirismus und Formalismus*. Suhrkamp, Frankfurt am Main.
- 2004: a priori. In: Mittelstraß, Jürgen (Hrsg.): *Enzyklopädie Philosophie und Wissenschaftstheorie, Band 1: A-G*. Metzler, Stuttgart & Weimar: 146-148.
- Kamlah, Andreas 1980: Wie arbeitet die analytische Wissenschaftstheorie? *Zeitschrift für allgemeine Wissenschaftstheorie* 11: 23-44.
- Kanitscheider, Bernulf 1981: *Wissenschaftstheorie der Naturwissenschaft*. De Gruyter, Berlin & New York.
- Kant, KdU = Kritik der Urteilskraft. Werkausgabe in 12 Bänden, Band X. Hrsg.: Weischedel, Wilhelm (1996, Erstausgabe (A): 1790, zweite Ausgabe (B): 1793). Suhrkamp, Frankfurt am Main.
- KrV = Kritik der reinen Vernunft. (1993, Erstausgabe (A): 1781, Ausgabe (B): 1787). Reclam, Stuttgart.
- Prolegomena = Prolegomena zu einer jeden künftigen Metaphysik, die als Wissenschaft wird auftreten können. Hrsg.: Vorländer, Karl. (1969, Erstausgabe 1783). Meiner, Hamburg.



- Kauffman, Stuart A. 1983: Developmental constraints: internal factors in evolution. In: Goodwin, Brian C.; Holder, Nigel & Wylie, C. C. (Hrsg.): Development and evolution. Cambridge University Press, Cambridge u. a.: 195-225.
- 1993: The origins of order. Self-organization and selection in evolution. Oxford University Press, New York & Oxford.
- Kaulbach, Friedrich 1960: Die Metaphysik des Raumes bei Leibniz und Kant. Kölner Universitäts-Verlag, Köln.
- 1971: Aggregat. In: Ritter, Joachim (Hrsg.): Historisches Wörterbuch der Philosophie, Band 1. Wissenschaftliche Buchgesellschaft, Darmstadt: 102.
- 1971a: Bewegung. A. a. O.: 864-879.
- 1972: Einführung in die Metaphysik. Wissenschaftliche Buchgesellschaft, Darmstadt.
- 1990: Philosophie des Perspektivismus. 1. Teil: Wahrheit und Perspektive bei Kant, Hegel und Nietzsche. Mohr, Tübingen.
- Kauppi, Raili 1960: Über die Leibnizsche Logik. Mit besonderer Berücksichtigung des Problems der Intension und der Extension. Societas philosophica, Helsinki. (= Acta Philosophica Fennica XII).
- Kay, James J. 1977: An investigation into engineering design principles for a conservator society. Master's Thesis. University of Waterloo, Waterloo.
- 1997: Some notes on: The ecosystem approach, ecosystems as complex systems. In: Murray, Tamsyn & Gallopin, Gilberto (Hrsg.): Integrated conceptual framework for tropical agroecosystem research based on complex systems theories. (Working Document No. 167). Centro Internacional de Agricultura Tropical, Cali: 69-98.
- 2000: Ecosystems as self-organising holarchic open systems: Narratives and the second law of thermodynamics. In: Jørgensen, Sven E. & Müller, Felix (Hrsg.): Handbook of ecosystem theories and management. Lewis, Boca Raton u. a.: 135-159.
- 2002: On complexity theory, exergy and industrial ecology: Some implications for construction ecology. In: Kibert, Charles J.; Sendzimir, Jan & Guy, G. Bradley (Hrsg.): Construction ecology: Nature as a basis for green buildings. Spon Press, London: 72-107.
- Keddy, Paul & Weiher, Evan 2001: Introduction: The scope and goals of research on assembly rules. In: Weiher, Evan & Keddy, Paul (Hrsg.): Ecological assembly rules: perspectives, advances, and retreats. Cambridge University Press, Cambridge u. a.: 1-20.
- Keller, David R. & Golley, Frank B. 2000: Entities and process in ecology. In: Keller, David R. & Golley, Frank B. (Hrsg.): The philosophy of ecology. From science to synthesis. University of Georgia Press, Athen & London: 21-33.
- 2000a: Introduction: Ecology as a science of synthesis. A. a. O.: 1-19.
- Khalil, Elias L. 1997: Economics, biology, and naturalism: Three problems concerning the question of individuality. *Biology and Philosophy* 12 (2): 185-206.

- Khamara, Edward J. 1988: Indiscernibles and the absolute theory of space and time. *Studia Leibnitiana* 20 (2): 140-159.
- Kible, Brigitte 1992: Realität, formale/ objektive. In: Ritter, Joachim & Gründer, Karlfried (Hrsg.): *Historisches Wörterbuch der Philosophie*, Band 8. Schwabe, Basel: 193-199.
- Kiefer, Jürgen 1979: Physik und Leben. In: Kanitscheider, Bernulf (Hrsg.): *Materie – Leben – Geist. Zum Problem der Reduktion der Wissenschaften*. Berlin, Duncker & Humblot: 43-65.
- Kimura, Motoo 1968: Evolutionary rate at the molecular level. *Nature* 217: 624-626.
- 1983: *The neutral theory of molecular evolution*. Cambridge University Press, Cambridge.
- 1991: Recent development of the neutral theory viewed from the wrightian tradition of theoretical population genetics. *PNAS* 88: 5969-5973.
- 1995: Limitations of Darwinian selection in a finite population. *PNAS* 92: 2343-2344.
- King, Jack L. & Jukes, Thomas H. 1969: Non-Darwinian evolution. *Science* 164: 788-798.
- Kingsland, Sharon E. 1991: Defining ecology as a science. In: Real, Leslie A. & Brown, James H. (Hrsg.): *Foundations of ecology. Classic papers with commentaries*. The University of Chicago Press, Chicago & London: 1-13.
- 1995: *Modeling nature. Episodes in the history of population ecology*. Second edition. University of Chicago Press, Chicago & London.
- Kingsolver, Joel G. & Paine, Robert T. 1991: Conversational biology and ecological debate. In: Real, Leslie A. & Brown, James H. (Hrsg.): *Foundations of ecology. Classic papers with commentaries*. The University of Chicago Press, Chicago & London: 309-317.
- Kinzig, Ann P.; Pacala, Stephen W. & Tilman, David 2001: Looking back and peering forward. In: Kinzig, Ann P.; Pacala, Stephen W. & Tilman, David (Hrsg.): *The functional consequences of biodiversity. Empirical progress and theoretical extensions*. Princeton University Press, Princeton & Oxford: 314-329.
- Kirchhoff, Thomas 2002: Der Organismus – zur 'metaphysischen Konstitution' eines empirischen Gegenstandes. In: Lotz, Achim & Gnädinger, Johannes (Hrsg.): *Wie kommt die Ökologie zu ihren Gegenständen? Gegenstandskonstitution und Modellierung in den ökologischen Wissenschaften*. Lang, Frankfurt am Main: 153-179.
- 2005: Kultur als individuelles Mensch-Natur-Verhältnis. Herders Theorie kultureller Eigenart und Vielfalt. In: Weingarten, Michael (Hrsg.): *Strukturierung von Raum und Landschaft. Konzepte in Ökologie und der Theorie gesellschaftlicher Naturverhältnisse*. Münster: 63-106.
- Kirchhoff, Thomas & Trepl, Ludwig 2001: Vom Wert der Biodiversität. Über konkurrierende politische Theorien in der Diskussion um Biodiversität. In: Spehl, Harald & Held, Martin (Hrsg.): *Vom Wert der Vielfalt: Diversität in Ökonomie*

- und Ökologie. *Analytica*, Berlin: 27-44. (= Zeitschrift für angewandte Umweltforschung, Sonderheft 13).
- Kitcher, Philip 1984: Species. *Philosophy of Science* 51: 308-333.
- 1987: Ghostly whispers: Mayr, Ghiselin, and the 'Philosophers' on the ontological status of species. *Biology and Philosophy* 2: 184-192.
- 1989: Some puzzles about species. In: Ruse, Michael (Hrsg.): What the philosophy of biology is. Kluwer, Dordrecht u. a.: 183-208.
- Klomp, H. 1961: The concept 'similar ecology' and 'competition' in animal ecology. *Archives Néerlandaises de Zoologie* 14: 90-102.
- Knebel, Sven K. 2001: Intrinsic and extrinsic denomination: What makes Leibniz's departure from the schoolmen so bewildering? In: Poser, Hans (Hrsg.): Nihil sine ratione. Mensch, Natur und Technik im Wirken von G. W. Leibniz, Vorträge 2. Teil. Tagungsband des VII. Internationalen Leibniz-Kongreß, Berlin, 10. - 14. September 2001. Berlin: 615-619.
- 2001a: Über die Quelle von Leibnizens Ablehnung des 'Naturgesetzes' als extrinsische Denomination vom Handeln Gottes. In: Hüttemann, Andreas (Hrsg.): Kausalität und Naturgesetz in der frühen Neuzeit. Steiner, Stuttgart: 155-168. (= *Studia Leibnitiana*, Sonderheft 31).
- 2001b: Universalien, I. Antike; Mittelalter. In: Ritter, Joachim; Gründer, Karlfried & Gabriel, Gottfried (Hrsg.): Historisches Wörterbuch der Philosophie, Band 11. Schwabe, Basel: 179-187.
- Kneitel, Jamie M. & Chase, Jonathan M. 2004: Trade-offs in community ecology: linking spatial scales and species coexistence. *Ecology Letters* 7: 69-80.
- Knobloch, Eberhard 1990: L'infini dans les mathématiques de Leibniz. In: Lamarra, Antonio (Hrsg.): Das Unendliche bei Leibniz. Problem und Terminologie. Internationales Symposium des Lessico Intellettuale Europeo und der Gottfried-Wilhelm-Leibniz-Gesellschaft. Dell'Ateneo, Rom: 33-51.
- Knuutila, Simo 1997: Modalität und die Semantik möglicher Welten. In: Hubig, Christoph (Hrsg.): *Cognitio humana – Dynamik des Wissens und der Werte*. XVII. Deutscher Kongreß für Philosophie. Leipzig, 23. - 27. September 1996, Vorträge und Kolloquien. Akademie Verlag, Berlin: 466-478.
- Kobusch, Theo 1976: Individuum, Individualität. I. Antike und Frühscholastik. In: Ritter, Joachim & Gründer, Karlfried (Hrsg.): Historisches Wörterbuch der Philosophie, Band 4. Schwabe, Basel: 300-304.
- Koch, Arthur L. 1974: Coexistence resulting from an alteration of density dependent and density independent growth. *Journal of Theoretical Biology* 44 (2): 373-386.
- 1974a: Competitive coexistence of two predators utilizing the same prey under constant environmental conditions. *Journal of Theoretical Biology* 44 (2): 387-395.
- Kochanski, Zdzislaw 1979: Kann Biologie zur Physiko-Chemie reduziert werden? In: Kanitscheider, Bernulf (Hrsg.): *Materie – Leben – Geist. Zum Problem der Reduktion der Wissenschaften*. Berlin, Duncker & Humblot: 67-120.

- Köchy, Kristian 2001: Organische Vollkommenheit. Zur Funktion des Lebendigen für Leibniz' Auseinandersetzung mit dem Theodizeeproblem. In: Poser, Hans (Hrsg.): Nihil sine ratione. Mensch, Natur und Technik im Wirken von G. W. Leibniz, Vorträge 2. Teil. Tagungsband des VII. Internationalen Leibniz-Kongreß, Berlin, 10. - 14. September 2001. Berlin: 620-627.
- König, Josef 1946: Das System von Leibniz. In: Patzig, Günther (Hrsg.) 1978: Josef König, Vorträge und Aufsätze. Alber, Freiburg & München: 27-61.
- Körner, Stefan & Eisel, Ulrich 2001: Rekonstruktion zentraler Naturschutzideen. In: Eisel, Ulrich, Hanisch, Jochen, Jax, Kurt, Körner, Stefan, Nagel, Annemarie, Peters, Wolfgang, Schulz, Jürgen, Trepl, Ludwig: Naturschutzstrategie: Argumentenetz für den Naturschutz. UFO-Plan 2000, BfN-Vorhaben 800 881 001, Endbericht, Oktober 2001: 45-222.
- Körner, Stefan; Nagel, Annemarie & Eisel, Ulrich 2003: Naturschutzbegründungen. Bundesamt für Naturschutz, Bonn-Bad Godesberg.
- Koestler, Arthur 1967: The ghost in the machine. Hutchinson, London u. a.
- 1969: Beyond atomism and holism – the concept of the holon [+ Discussion + Afterthoughts]. In: Koestler, Arthur & Smythies, John R. (Hrsg.): Beyond reductionism. New perspectives in the life sciences. London, Hutchinson: 192-216 / 227 (mit Diskussion).
- Kötzle, Markus 1993: Säkularisierung als Prozeß der Gottsuche – Die Machtergreifung der technischen Vernunft als Säkularisierungsprozeß. In: Landschaftsplanung zwischen Rationalität und Natur. Projektbericht FB 14, Technische Universität Berlin. Berlin: 143-179.
- 1999: Eigenart durch Eigentum. Die Transformation des christlichen Ideals der Individualität in die liberalistische Idee von Eigentum. Berlin. (= Beiträge zur Kulturgeschichte der Natur, Band 10).
- Kogge, Werner 2001: Blinde Spiegel. Zur Konzeption der künstlichen Maschine bei Leibniz. In: Poser, Hans (Hrsg.): Nihil sine ratione. Mensch, Natur und Technik im Wirken von G. W. Leibniz, Vorträge 2. Teil. Tagungsband des VII. Internationalen Leibniz-Kongreß, Berlin, 10. - 14. September 2001. Berlin: 628-635.
- Konersmann, Ralf 1982: Organizismus. In: Ritter, Joachim & Gründer, Karlfried (Hrsg.): Historisches Wörterbuch der Philosophie, Band 6. Wissenschaftliche Buchgesellschaft, Darmstadt: 1358-1361.
- Krafft, Fritz 1981: Das Verdrängen teleologischer Denkweisen in den exakten Naturwissenschaften. In: Poser, Hans (Hrsg.): Formen teleologischen Denkens. Philosophische und wissenschaftstheoretische Analysen. Kolloquien an der Technischen Universität Berlin, WS 1980 / 81. Berlin: 31-60.
- Kranichfeld, Hermann 1921: Gemeinschaftsdienliche Zweckmäßigkeit, die Lösung des Problems der Dysteleologie. *Naturwissenschaftliche Wochenschrift* N. F. 20: 513-523.
- Krebs, Angelika; Kambartel, Friedrich & Jantschek, Thorsten 2004: Person. In: Mittelstraß, Jürgen (Hrsg.): Enzyklopädie Philosophie und Wissenschaftstheorie, Band 3: P-So. Metzler, Stuttgart & Weimar: 89-92

- Krings, H. & Baumgartner, Hans M. 1972: Erkennen, Erkenntnis, I. In: Ritter, Joachim (Hrsg.): Historisches Wörterbuch der Philosophie, Band 2. Wissenschaftliche Buchgesellschaft, Darmstadt: 643-662.
- Kripke, Saul A. 1993: Name und Notwendigkeit. (Erstausgabe 1972: Naming and necessity). Suhrkamp, Frankfurt am Main.
- Krohn, Wolfgang 1977: Die 'Neue Wissenschaft' der Renaissance. In: Böhme, Gernot; Daele, Wolfgang van den & Krohn, Wolfgang: Experimentelle Philosophie. Ursprünge autonomer Wissenschaftsentwicklung. Suhrkamp, Frankfurt am Main: 13-128.
- Krohn, Wolfgang & Küppers, Günter (Hrsg.) 1992: Emergenz. Die Entstehung von Ordnung, Organisation und Bedeutung. Suhrkamp, Frankfurt am Main.
- Kühnelt, W. 1960: 1. Diskussionsbeitrag. [In: Kolloquium über Biozönose-Fragen]. *Zeitschrift für angewandte Entomologie* 47: 91-95.
- Küppers, Günter & Krohn, Wolfgang 1992: Selbstorganisation. Zum Stand einer Theorie in den Wissenschaften. In: Krohn, Wolfgang & Küppers, Bernd-Olaf (Hrsg.): Emergenz. Die Entstehung von Ordnung, Organisation und Bedeutung. Suhrkamp, Frankfurt am Main Emergenz: 7-26
- Kuhn, Thomas S. 1962: The structure of scientific revolutions. University of Chicago Press, Chicago.
- 1970: The structure of scientific revolutions. 2nd edition, with postscript. University of Chicago Press, Chicago.
- 1993: Die Struktur wissenschaftlicher Revolutionen. Zweite revidierte und um das Postskriptum von 1969 ergänzte Auflage. Frankfurt am Main, Suhrkamp.
- Kunze, Peter 1984: Anmerkungen des Herausgebers. In: Kunze, Peter (Hrsg.): Wilhelm von Ockham: Summe der Logik. Aus Teil I: Über die Termini. Meiner, Hamburg: 131-162.
- 1984a: Einführung. A. a. O.: VII-XX.
- Lachmann, Rolf-Jürgen 1999: Idealtypus. In: Prechtel, Peter & Burkard, Franz-Peter (Hrsg.): Metzler Philosophie Lexikon. Begriffe und Definitionen. 2., erweiterte und aktualisierte Auflage. Metzler, Stuttgart & Weimar: 247.
- Lack, David 1948: Natural selection and family size in the starling. *Evolution* 2: 95-110.
- 1954: The natural regulation of animal numbers. Clarendon Press, Oxford.
- 1973: Ecological isolation in birds. Harvard University Press, Cambridge.
- Lakatos, Imre 1970: Falsificationism and the methodology of scientific research programmes. In: Lakatos, Imre & Musgrave, Alan (Hrsg.): Criticism and the growth of knowledge. Proceedings of the international colloquium in the Philosophy of Science, London, 1965. Cambridge University Press, London: 91-196.
- 1971: History of science and its rational reconstructions. In: Buck, Roger C. & Cohen, Robert S. (Hrsg.): Boston Studies in the Philosophy of Science, Volume 8. Reidel, Dordrecht: 91-135.

- 1974: Die Geschichte der Wissenschaft und ihre rationalen Rekonstruktionen. In: Diederich, Werner (Hrsg.): Theorien der Wissenschaftsgeschichte. Beiträge zur diachronen Wissenschaftstheorie. Suhrkamp, Frankfurt am Main: 271-311.
- 1974a: Falsifikation und die Methodologie wissenschaftlicher Forschungsprogramme. In: Lakatos, Imre & Musgrave, Alan (Hrsg.): Kritik und Erkenntnisfortschritt. Abhandlungen des Internationalen Kolloquiums über die Philosophie der Wissenschaft, London 1965, Band 4. Vieweg, Braunschweig: 89-189.
- 1978: The methodology of scientific research programmes. Philosophical papers, Volume 1. Edited by John Worrall and Gregory Currie. Cambridge University Press.
- 1982: Die Methodologie der wissenschaftlichen Forschungsprogramme. Philosophische Schriften, Band 1. Herausgegeben von John Worrall und Gregory Currie. Vieweg, Braunschweig & Wiesbaden: 1-240.
- Lamarck, Jean-Baptiste-P.-A. 1809: Philosophie zoologique, ou Exposition des considérations relatives à l'histoire naturelle des animaux ... , Band 1. Dentu, Paris.
- Lande, Russell 1976: Natural selection and random genetic drift in phenotypic evolution. *Evolution* 30: 314-334.
- LaPorte, Joseph 2004: Natural kinds and conceptual change. Cambridge University Press, Cambridge u. a.
- Laudan, Larry 1977: Progress and its problems. Towards a theory of scientific growth. Routledge, London.
- Law, Richard 1985: Evolution in a mutualistic environment. In: Boucher, Douglas H. (Hrsg.): The biology of mutualism: ecology and evolution. Croom Helm, Beckenham: 145-170.
- Law, Richard & Watkinson, Andrew R. 1989: Competition. In: Cherrett, John M. (Hrsg.): Ecological concepts. The contribution of ecology to an understanding of the natural world. The First Jubilee Symposium to Celebrate the 75th Anniversary of the British Ecological Society, University College, London, 12-13 April 1988. Blackwell, Oxford u. a.: 243-284.
- Lawton, John H. 1994: What do species do in ecosystems? *Oikos* 71: 367-374.
- Lawton, John H. & Brown, V.K. 1993: Redundancy in ecosystems. In: Schulze, Ernst-Detlef & Mooney, Harold A. (Hrsg.): Biodiversity and ecosystem function. Springer, Berlin u. a.: 255-270.
- Lawton, John H. & Strong, Donald R. 1981: Community patterns and competition in folivorous insects. *The American Naturalist* 118 (3): 317-338.
- Leibniz, AG = Leibniz, Gottfried Wilhelm: Philosophical Essays. Hrsg. u. Übersetzer: Ariew, Roger & Garber, Daniel (1989). Hackett, Indianapolis.
- *Animadversiones Stahlī = Animadversiones circa assertiones aliquas Theoriae medicae verae Clar. Stahlī, cum eiusdem Leibnitii ad Stahlianas observationes responsionibus.* (1709 verfasst). In: Leibniz, Dut. II, p. II: 131-161.
- *Antibarbarus physicus = Antibarbarus physicus pro philosophia reali contra renovationes qualitatum scholasticarum et intelligentiarum chimaericum.* (1687 verfasst). In: Leibniz, G VII: 337-344.

- BKP = Bemerkungen zum allgemeinen Teil der Kartesischen Prinzipien. (1692 verfasst). (Deutsch zitiert nach Leibniz, HI: 285-328).
- Brief an Toland, 30. April 1709. In: DesMaizeaux, Pierre (Hrsg.) 1726: A collection of several pieces of Mr. John Toland etc., 2 volumes. London: II, 383-387.
- C = Opuscules et fragments inédits. Extraits des manuscrits de la Bibliothèque Royale de Hanovre édités par Louis Couturat (1988, 2. Nachdruckauflage der Ausgabe von 1903). Olms, Hildesheim u. a.
- De ipsa natura = De ipsa natura sive de vi insita actionibusque creaturarum, pro dynamicis suis confirmandis illustrandisque. (1698 verfasst). In: Leibniz, G IV: 504-516. (Englisch zitiert nach Leibniz, L: 498-507).
- Dut. = Opera omnia. Nunc primum collecta, in classes distributa, praefationibus et indivibus exornata, studio Ludovici Dutens. Band II: Logica et metaphysica. (1989, Nachdruck der Erstausgabe von 1768). Olms, Hildesheim u. a.
- DM = Discours de Métaphysique / Metaphysische Abhandlung. Übersetzt u. mit einem Vorwort und Anmerkungen herausgegeben von Herbert Herring. (1991, 1686 verfasst). Meiner, Hamburg.
- EWI = Betrachtungen über die Erkenntnis, die Wahrheit und die Ideen. [Meditationes de cognitione, veritate et ideis]. In: G. W. Leibniz. Fünf Schriften zur Logik und Metaphysik. Übersetzt u. hrsg. von Herbert Herring. (1995, 1684 erstveröffentlicht). Reclam. Stuttgart: 9-16.
- FC = Lettres et opuscules inédits de Leibniz précédés d'une introduction par A. Foucher de Careil. Hrsg.: de Careil, A. Foucher (1854). De Ladrangé, Paris.
- FC-nouv. = Nouvelles lettres et opuscules inédites de Leibniz précédés d'une introduction par A. Foucher de Careil. Hrsg.: de Careil, A. Foucher (1857). Durand, Paris.
- G = Die philosophischen Schriften von G. W. Leibniz, 7 Bände. Hrsg.: Gerhardt, Carl I. (1965, Nachdruck der Ausgabe von 1875 - 1890). Olms, Hildesheim.
- GI = Generales inquisitiones de analysi notionum et veritatum / Allgemeine Untersuchungen über die Analyse der Begriffe und Wahrheiten. Hrsg., übersetzt u. mit einem Kommentar versehen von Franz Schupp (1982, 1686 verfasst). Lateinisch – deutsch. Meiner, Hamburg.
- GM = Mathematische Schriften, 7 Bände. Hrsg.: Gerhardt, Carl I. (1962, Nachdruck der Ausgabe von 1849 - 1863). Olms, Hildesheim.
- Grua = Textes inédits, d'après les manuscrits de la Bibliothèque Provinciale de Hanovre publiés et annotés par Gaston Grua (1948). Presses Universitaires de France, Paris.
- H = Hauptschriften zur Grundlegung der Philosophie, 2 Bände. Übersetzt von A. [Arthur] Buchenau. Durchgesehen und mit Einleitungen und Erläuterungen hrsg. von Ernst Cassirer (1966). Meiner, Hamburg.
- L = Philosophical papers and letters. A selection translated and edited, with an introduction by Leroy E. Loemker (1976). Reidel, Dordrecht & Boston.

- LA = Philosophischer Briefwechsel, Band 1: Der Briefwechsel mit Antoine Arnauld. Französisch – deutsch. Hrsg. u. übersetzt von Reinhard Finster (1997). Meiner, Hamburg.
- LaG = Betrachtungen über die Lehre von einem allumfassenden Geiste. In: G. W. Leibniz. Fünf Schriften zur Logik und Metaphysik. Übersetzt u. hrsg. von Herbert Herring (1995, 1702 verfasst). Reclam. Stuttgart: 46-59. (Französisch zitiert nach Leibniz, G VI: 529-538/ *Considérations sur la doctrine d'un esprit universel unique*).
- LC = Samuel Clarke: Der Briefwechsel mit G. W. Leibniz von 1715/ 1716. A collection of papers which passed between the late learned Mr. Leibniz and Dr. Clarke in the years 1715 / 1716 relating to the principles of natural philosophy an religion. Übersetzt u. mit einer Einführung, Erläuterungen u. einem Anhang hrsg. von Ed Dellian (1990). Meiner, Hamburg.
- Mon. = Text ohne Überschrift, der die sogenannte Monadologie enthält. (1714 verfasst). (Deutsch zitiert nach Leibniz, H II: 435-456, französisch nach Leibniz, G VI: 607-623).
- NE = Nouveaux essais sur l'entendement humain / Neue Abhandlungen über den menschlichen Verstand. Hrsg. u. übersetzt von Wolf von Engelhardt und Hans Heinz Holz (1996, 1704 verfasst, 1765 erstveröffentlicht). Suhrkamp, Frankfurt am Main.
- Nsys = Neues System der Natur und der Verbindung der Substanzen sowie der Vereinigung zwischen Seele und Körper. [*Système nouveau de la nature et de la communication des substances, aussi bien que de l'union, qu'il y a entre l'âme et le corps*]. In: G. W. Leibniz. Fünf Schriften zur Logik und Metaphysik. Übersetzt u. hrsg. von Herbert Herring (1995, 1765 erstveröffentlicht). Reclam. Stuttgart: 21-34. (Französisch zitiert nach Leibniz, G IV: 477-487).
- Princ. de vie = Considerations sur les principes de vie, et sur les natures plastiques, par l'auteur du systeme de l'harmonie préétablie. (1705 verfasst). (Deutsch zitiert nach Leibniz, H II: 63-73, französisch nach Leibniz, G VI: 539-546).
- Princ. de vie, Eclairc. = Eclaircissement sur les natures plastiques et les principes de vie et de mouvement, par l'auteur du systeme de l'harmonie préétablie. (1705). In: Leibniz, G VI: 546-555.
- Princ. Individ. = Disputatio metaphysica de principio individui. (1663 verfasst). In: Leibniz, G IV: 15-26.
- Rorarius = Erwiderungen auf die Betrachtungen über das System der prästabilierten Harmonie in der zweiten Auflage des Bayleschen 'Dictionnaire historique et critique' (Artikel: Rorarius). (1702). (Deutsch zitiert nach Leibniz, H II: 382-405.)
- Spec. Dyn. = Specimen dynamicum pro admirandis naturae legibus circa corporum vires et mutuas actiones detegendis et ad suas causas revocandis, Teil I. (1695 verfasst). (Deutsch zitiert nach Leibniz, H I: 256-272, lateinisch nach Leibniz, GM VI: 234-254).



- T = Die Theodizee. Übersetzung von Artur Buchenau. Einführender Essay von Morris Stockhammer. (1968; 1710 erstveröffentlicht). Meiner, Hamburg.
- T, Einl. Abh. = Die Theodizee. Einleitende Abhandlung über die Übereinstimmung des Glaubens mit der Vernunft. A. a. O.: 33-94.
- T, Hobbes' Werk = Die Theodizee. Anhang: Betrachtungen über das von Herrn Hobbes veröffentlichte englische Werk über Freiheit, Notwendigkeit und Zufall. A. a. O.: 426-440.
- T, KA = Die Theodizee. Anhang: Kurzer Abriss der Streitfrage auf schulgerechte Beweise gebracht. A. a. O.: 412-425.
- T, Ursprung d. Übels = Die Theodizee. Anhang: Bemerkungen über das vor kurzem in England veröffentlichte Buch über den Ursprung des Übels. A. a. O.: 441-488.
- T, Vorr. = Die Theodizee. Vorrede. A. a. O.: 1-32.
- UdD = Über den ersten Ursprung der Dinge. [De rerum originatione radicali]. (1697 verfasst). In: G. W. Leibniz. Fünf Schriften zur Logik und Metaphysik. Übersetzt u. hrsg. von Herbert Herring (1995). Reclam. Stuttgart: 35-45.
- VNG = Vernunftprinzipien der Natur und der Gnade. (1714 verfasst). (Deutsch zitiert nach Leibniz, H II: 423-434, französisch nach Leibniz, G VI: 598-606).
- Leibold, Mathew A. 1995: The niche concept revisited: mechanistic models and community context. *Ecology* 76 (5): 1371-1382.
- Lenk, Hans 1995: Interpretation und Realität. Vorlesungen über Realismus in der Philosophie der Interpretationskonstrukte. Suhrkamp, Frankfurt am Main.
- Lenoble, F. 1927: À propos des associations végétales. *Bulletin de la Société Botanique de France* 73: 873-893.
- 1928: Associations végétales et espèces. *Arch. Bot. Bull. Mens.* 2 (1): 1-14.
- 1928a: Nouvelles considérations sur les associations végétales. *Arch. Bot. Bull. Mens.* 2 (7): 129-131.
- Lenoir, Timothy 1982: The strategy of life. Teleology and mechanics in nineteenth century german biology. Reidel, Dordrecht u. a.
- Leshner, James H. 1971: Aristotle on form, substance, and universals: a dilemma. *Phronesis* 16: 169-178.
- Leśniewski, Stanisław 1916: Podstawach ogólnej teorii mnogości [Über die Grundlagen der Mengenlehre]. Moskau.
- 1927: O podstawach matematyki [Über die Grundlagen der Mathematik], Kap. I-III. *Przegląd Filozoficzny* 30: 164-206. [Englische Übersetzung in: Surma, Stanisław J.; Szrednicki, Jan T. & Barnett, D.I. (Hrsg.) 1992: Stanisław Leśniewski. Collected works, Band 1. Kluwer, Dordrecht].
- Levin, Simon A. 1970: Community equilibria and stability, and an extension of the competitive exclusion principle. *The American Naturalist* 104: 413-423.
- Levins, Richard 1962: Theory of fitness in a heterogeneous environment, I. The fitness set and adaptive function. *The American Naturalist* 96: 361-378.
- 1963: Theory of fitness in a heterogeneous environment, II. II. Developmental flexibility and niche selection. *The American Naturalist* 97: 75-90.

- 1964: Theory of fitness in a heterogeneous environment, III. The response to selection. *Journal of Theoretical Biology* 110: 224-240.
- 1964a: Theory of fitness in a heterogeneous environment, IV. The adaptive significance of gene flow. *Evolution* 18 (4): 635-638.
- 1965: Theory of fitness in a heterogeneous environment, V. Optimal genetic systems. *Genetics* 52: 891-904.
- 1967: Theory of fitness in a heterogeneous environment, VI. The adaptive significance of mutation. *Genetics* 56: 163-178.
- 1968: Evolution in changing environment. Some theoretical explorations. Princeton University Press, Princeton.
- 1969: Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin of the Entomological Society of America* 15: 237-240.
- Levins, Richard & Lewontin, Richard C. 1980: Dialectics and reductionism in ecology. *Synthese* 43: 47-78.
- 1985: The dialectical biologist. Harvard University Press, Cambridge & London.
- 1994: Holism and reductionism in ecology. *CNS* 5 (4): 33-40.
- Lewin, Roger 1983: Santa Rosalia was a goat. *Science* 221: 636-639.
- Lewontin, Richard C. 1970: The units of selection. *Annual Review of Ecology and Systematics* 1: 1-18.
- 1974: Analysis of variance and analysis of causes. *American Journal of Human Genetics* 26: 400-411.
- 1974a: The genetic basis of evolutionary change. Columbia University Press, New York & London.
- 1983: Gene, organism and environment. In: Bendall, D. S. (Hrsg.): Evolution from molecules to men. Cambridge University Press, Cambridge u. a.: 273-285.
- Lindeman, Raymond L. 1942: The trophic-dynamic aspect of ecology. *Ecology* 23: 399-418.
- Liske, Michael-Thomas 1985: Aristoteles und der aristotelische Essentialismus. Individuum, Art, Gattung. Alber, Freiburg & München.
- Locke, Essay = Locke, John: An essay concerning human understanding. (ohne Jahr, 1689 erstveröffentlicht). Routledge, London.
- Löther, Rolf 1972: Die Beherrschung der Mannigfaltigkeit. Philosophische Grundlagen der Taxonomie. Fischer, Jena.
- Löw, Reinhard 1980: Philosophie des Lebendigen. Der Begriff des Organischen bei Kant, sein Grund und seine Aktualität. Suhrkamp, Frankfurt am Main.
- Løgstrup, Knud E. 1981: Das singuläre Universale. In: Maurin, Krzysztof; Michalski, Krzysztof & Rudolph, Enno (Hrsg.): Offene Systeme II, Logik und Zeit. Klett-Cotta, Stuttgart: 284-298.
- Łomnicki, Adam 1988: Population ecology of individuals. Princeton University Press, Princeton.
- Looijen, Richard C. 1998: Holism and reductionism in biology and ecology. The mutual dependence of higher and lower level research programmes. Gronningen.

- Loreau, Michel 2000: Biodiversity and ecosystem functioning: recent theoretical advances. *Oikos* 91: 3-17.
- 2004: Does functional redundancy exist? *Oikos* 106: 606-611.
- Loreau, Michel; Naeem, Shahid & Inchausti, Pablo (Hrsg.) 2002: Biodiversity and ecosystem functioning: synthesis and perspectives. Oxford University Press, Oxford u. a.
- Lorenz, Kuno 1980: Mereologie. In: Ritter, Joachim & Gründer, Karlfried (Hrsg.): Historisches Wörterbuch der Philosophie, Band 5. Schwabe, Basel: 1145-1148.
- 1989: Leibnizens Monadenlehre. Versuch einer logischen Rekonstruktion metaphysischer Konstruktionen. In: Weizsäcker, Carl F. von & Rudolph, Enno (Hrsg.): Zeit und Logik bei Leibniz: Studien zu Problemen der Naturphilosophie, Mathematik, Logik und Metaphysik. Klett-Cotta, Stuttgart: 11-31.
- 2004: Gegenstand. In: Mittelstraß, Jürgen (Hrsg.): Enzyklopädie Philosophie und Wissenschaftstheorie, Band 1: A-G. Metzler, Stuttgart & Weimar: 714-715.
- 2004a: Individualität. A. a. O., Band 2: H-O: 227.
- 2004b: Individuativum. A. a. O.: 229.
- 2004c: Individuum. A. a. O.: 229-231.
- 2004d: Kontinuativum. A. a. O.: 456.
- 2004e: konträr. A. a. O.: 462.
- 2004f: univok. A. a. O., Band 4: Sp-Z: 420-422.
- Lotka, Alfred J. 1924: Elements of mathematical biology. Dover, New York.
- Lotz, Johannes B. 1998: Einzigkeit. In: Brugger, Walter (Hrsg.): Philosophisches Wörterbuch. Unter Mitwirkung der Professoren der philosophischen Fakultät der Hochschule für Philosophie, München, und anderer. Herder, Freiburg u. a.: 80-81.
- 1998a: Person. A. a. O.: 285-287.
- Loucks, Orié L. 1970: Evolution of diversity, efficiency and community stability. *American Zoologist* 10: 17-25.
- Loux, Michael J. 2005: Metaphysics. A contemporary introduction. Routledge, London & New York.
- Lovejoy, Arthur O. 1936/ 1993: Die große Kette der Wesen. Geschichte eines Gedankens. (Erstausgabe 1936: The great chain of being. A study of the history of an idea). Suhrkamp, Frankfurt am Main.
- Luhmann, Niklas 1962/ 2005: Funktion und Kausalität. In: Luhmann, Niklas (Hrsg.): Soziologische Aufklärung 1, Aufsätze zur Theorie sozialer Systeme. VS Verlag für Sozialwissenschaften, Wiesbaden: 11-38. (Erstveröffentlichung 1962: *Kölner Zeitschrift für Soziologie und Sozialpsychologie* 14: 617-644).
- 1971 / 1974: Moderne Systemtheorien als Form gesamtgesellschaftlicher Analyse. In: Luhmann, Niklas & Habermas, Jürgen (Hrsg.): Theorie der Gesellschaft oder Sozialtechnologie – Was leistet die Systemforschung? Suhrkamp, Frankfurt am Main: 7-24.
- 1971a/1974a: Systemtheoretische Argumentationen. Eine Entgegnung auf Jürgen Habermas. A. a. O.: 291-405.

- 1984: Organisation. In: Ritter, Joachim & Gründer, Karlfried (Hrsg.): Historisches Wörterbuch der Philosophie, Band 6. Wissenschaftliche Buchgesellschaft, Darmstadt: 1326-1328.
- 1987: Soziale Systeme. Grundriß einer allgemeinen Theorie. Suhrkamp, Frankfurt am Main.
- Lyotard, Jean-Francois 1979: La condition postmoderne: Rapport sur le savoir. Minuit, Paris.
  
- MacArthur, Robert H. 1955: Fluctuations of animal populations, and a measure of community stability. *Ecology* 36: 533-536.
- 1957: On the relative abundance of bird species. *PNAS* 43: 293-295.
- 1958: Population ecology of some warblers of northeastern coniferous forests. *Ecology* 39: 599-619
- 1960: On the relative abundance of species. *The American Naturalist* 94: 25-36.
- 1962: Some generalized theorems of natural selection. *PNAS* 48 (11): 1893-1897.
- 1968: The theory of the niche. In: Lewontin, Richard C. (Hrsg.): Population biology and evolution. Proceedings of the International Symposium Sponsored by Syracuse University and the New York State Science and Technology Foundation. Syracuse University Press, Syracuse: 159-176.
- 1969: Species packing, and what interspecies competition minimizes. *PNAS* 64 (4): 1369-1371.
- 1970: Species packing and competitive equilibrium for many species. *Theoretical Population Biology* 1: 1-11.
- 1972: Geographical ecology. Patterns in the distribution of species. Harper & Row, New York u. a.
- MacArthur, Robert H. & Levins, Richard 1964: Competition, habitat selection and character displacement in a patchy environment. *PNAS* 51: 1207-1210.
- 1967: The limiting similarity, convergence and divergence of coexisting species. *The American Naturalist* 101: 377-385.
- MacArthur, Robert H. & MacArthur, John W. 1961: On bird species diversity. *Ecology* 42: 594-598.
- MacArthur, Robert H.; MacArthur, John W. & Preer, James 1962: On bird species diversity. *The American Naturalist* 96: 167-174.
- MacArthur, Robert H. & Pianka, Eric R. 1966: On optimal use of a patchy environment. *The American Naturalist* 100: 603-609.
- MacArthur, Robert H. & Wilson, Edward O. 1963: An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution* 17: 373-387.
- 1967: The theory of island biogeography. Princeton University Press, Princeton.
- Macpherson, Crawford B. 1962: The political theory of possessive individualism. Hobbes to Locke. Clarendon, Oxford.
- 1973: Die politische Theorie des Besitzindividualismus. Von Hobbes bis Locke. Suhrkamp, Frankfurt am Main.

- Maestre, Fernando T.; Valladares, Fernando & Reynolds, James F. 2005: Is the change of plant-plant interactions with abiotic stress predictable? A meta-analysis of field results in arid environments. *Journal of Ecology* 93 (4): 748-757.
- Magallón, Susan & Sanderson, Michael J. 2001: Absolute diversification rates in angiosperm clades. *Evolution* 55 (9): 1762-1780.
- Mahner, Martin & Bunge, Mario 2000: Philosophische Grundlagen der Biologie. Mit einem Geleitwort von Gerhard Vollmer. Springer, Berlin u. a.
- Malsch, Wilfried 1990: Herders ambivalente Zivilisationskritik an Aufklärung und technischem Fortschritt. In: Mueller-Vollmer, Kurt (Hrsg.): Herder today: contributions from the International Herder Conference, Nov. 5 - 8, 1987, Stanford, California. De Gruyter, Berlin & New York: 64-84.
- Margalef, Ramón 1958: Mode of evolution of species in relation to their place in ecological succession. XVth International Congress of Zoology, Sect. 10, paper 17.
- Marquard, Odo 1987 Transzendentaler Idealismus. Romantische Naturphilosophie. Psychoanalyse. Dinter, Köln.
- Martin, Gottfried 1950: Ist Ockhams Relationstheorie Nominalismus? In: Wilhelm Ockham (1349 - 1949). Aufsätze zu seiner Philosophie und Theologie. Coelde, Münster: 31-49.
- 1958: Der Begriff der Realität bei Leibniz. *Kant-Studien* 49 (1): 82-94.
- 1965: Allgemeine Metaphysik. De Gruyter, Berlin.
- Mastermann, Margaret 1974: Die Natur eines Paradigmas. In: Lakatos, Imre & Musgrave, Alan (Hrsg.): Kritik und Erkenntnisfortschritt. Vieweg, Braunschweig: 59-88.
- Mates, Benson 1986: The philosophy of Leibniz. Oxford University Press, New York.
- Maturana, Humberto R. & Varela, Francisco J. 1973: De maquinas y seres vivos. Una teoria sobre la organización biológica. Editorial Universitaria, Santiago de Chile.
- 1980: Autopoiesis and cognition. The realization of the living. Reidel, Dordrecht u. a.
- Maula, Erkkka 1967: On Plato and plenitude. *Ajatus* 29: 12-50.
- Maurer, Michael 1987: Die Geschichtsphilosophie des jungen Herders in ihrem Verhältnis zur Aufklärung. In: Sauder, Gerhard (Hrsg.): Johann Gottfried Herder: 1744 - 1803. Meiner Hamburg: 141-155.
- May, Gerhard 1978: Schöpfung aus dem Nichts. Die Entstehung der Lehre von der creatio ex nihilo. De Gruyter, Berlin & New York.
- May, Robert M. 1972: What is the chance that a large complex system will be stable? *Nature* 237: 413-414.
- 1973: Stability and complexity in model ecosystems. Princeton University Press, Princeton.
- 1977: Thresholds and breakpoints in ecosystems with a multiplicity of stable states. *Nature* 269: 471-477.

- May, Robert M. & MacArthur, Robert H. 1972: Niche overlap as a function of environmental variability. *PNAS* 69 (5): 1109-1113.
- May, Robert M. & Seger, Jon 1986: Ideas in ecology. *American Scientist* 74: 256-267.
- Maynard Smith, John 1982: The evolution of social behavior: A classification of models. In: King's College Sociobiology Group (Hrsg.): Current problems in sociobiology. Cambridge University Press, Cambridge: 28-44.
- 1984: Game theory and the evolution of behaviour. *The Behavioral and Brain Sciences* 7: 95-125.
- 1989: Evolutionary genetics. Oxford University Press, Oxford u. a.
- Mayr, Ernst 1942: Systematics and the origin of species from the viewpoint of a zoologist. Columbia University Press, New York.
- 1949: Speciation and selection. *Proceedings of the American Philosophical Society* 93: 514-519.
- 1956: Integration of genotypes: synthesis. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* 20: 327-333.
- 1959: Where are we? *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* 24: 1-14.
- 1963: Animal species and evolution. Harvard University Press, Cambridge.
- 1967: Animal species and evolution. [2. Aufl.] Harvard University Press, Cambridge.
- 1967a: Artbegriff und Evolution. Parey, Hamburg & Berlin.
- 1969: Principles of systematic zoology. McGraw-Hill, New York.
- 1970: Populations, species, and evolution. An abridgment of *Animal species and evolution*. Harvard University Press, Cambridge.
- 1975: Grundlagen der zoologischen Systematik. Theoretische und praktische Voraussetzungen für Arbeiten auf systematischem Gebiet. Parey, Hamburg & Berlin.
- 1975a: The unity of the genotype. *Biologisches Zentralblatt* 94: 377-388.
- 1984: Die Entwicklung der biologischen Gedankenwelt. Vielfalt, Evolution und Vererbung. [Erstveröffentlichung 1982: The growth of biological thought]. Springer, Berlin u. a.
- 1987: The ontological status of species: Scientific progress and philosophical terminology. *Biology and Philosophy* 2: 145-166.
- 2000: The biological species concept. In: Wheeler, Quentin D. & Meier, Rudolf (Hrsg.): Species concepts and phylogenetic theory. A debate. Columbia University Press, New York: 17-29.
- McGehee, Richard & Armstrong, Robert A. 1977: Some mathematical problems concerning the ecological principle of competitive exclusion. *Journal of Difference Equations and Applications* 23: 30-52.
- McIntosh, Robert P. 1967: The continuum concept of vegetation. *The Botanical Review* 33 (2): 130-187.
- 1975: H. A. Gleason – 'individualistic ecologist' 1882-1975: His contributions to ecological theory. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 102: 253-273.

- 1980: The background and some current problems of theoretical ecology. *Synthese* 43 (2): 195-255.
- 1985: The background of ecology. Concept and theory. Cambridge University Press, Cambridge u. a.
- 1995: H. A. Gleason's 'individualistic concept' and theory of animal communities: a continuing controversy. *Biological Reviews* 60 (2): 317-357.
- McLaughlin, Peter 2001: What functions explain. Functional explanation and self-reproducing systems. Cambridge University Press, Cambridge u. a.
- 2005: Funktion. In: Krohs, Ulrich & Toepfer, Georg (Hrsg.): Philosophie der Biologie. Eine Einführung. Suhrkamp, Frankfurt am Main: 19-35.
- McNaughton, S.J. & Coughenour, Michael B. 1981: The cybernetic nature of ecosystems. *The American Naturalist* 117 (6): 985-990.
- McRae, Robert 1978: Leibniz: Perception, apperception, and thought. University of Toronto Press, Toronto, Buffalo & London.
- Mead, Georg H. 1934: Mind, self and society from the standpoint of a social behaviorist. Edited by Charles W. Morris. University of Chicago, Chicago.
- Mensching, Günther 1992: Das Allgemeine und das Besondere. Der Ursprung des modernen Denkens im Mittelalter. Metzler, Stuttgart.
- 1995: Duns Scotus, Johannes. In: Lutz, Bernd (Hrsg.): Metzler Philosophen Lexikon. Von den Vorsokratikern bis zu den Neuen Philosophen. Metzler, Stuttgart & Weimar: 231-235.
- Merleau-Ponty, Maurice 1945: Phénoménologie de la perception. Gallimard, Paris.
- Messer, August 1923: Geschichte der Philosophie vom Beginn der Neuzeit bis zur Aufklärungszeit. Quelle & Meyer, Leipzig.
- Metz, Wilhelm 2001: Vernunft; Verstand, V. 17. und 18. Jh. In: Ritter, Joachim; Gründer, Karlfried & Gabriel, Gottfried (Hrsg.): Historisches Wörterbuch der Philosophie, Band 11. Schwabe, Basel: 809-820.
- Metzger, Wolfgang 1971: Atomismus, II. In: Ritter, Joachim (Hrsg.): Historisches Wörterbuch der Philosophie, Band 1. Wissenschaftliche Buchgesellschaft, Darmstadt: 604-605.
- Meyer, Ahlrich 1969: Mechanische und organische Metaphorik politischer Philosophie. *Archiv für Begriffsgeschichte* 13: 128-199
- Meyer, Martin F. 1999: Entität. In: Prechtel, Peter & Burkard, Franz-Peter (Hrsg.): Metzler Philosophie Lexikon. Begriffe und Definitionen. 2., erweiterte und aktualisierte Auflage. Metzler, Stuttgart & Weimar: 134 f.
- Meyer-Abich, Adolf 1941: Hauptgedanken des Holismus. *Acta Biotheoretica* 5: 85-116.
- Meyers Enzyklopädisches Lexikon 1976 = Meyers Enzyklopädisches Lexikon in 25 Bänden. Neunte, völlig neu bearbeitete Auflage zum 150jährigen Bestehen des Verlages. Band 17: Nau - Os. Bibliographisches Institut, Mannheim u. a.
- Miller, Alexander 2005: Realism. In: Zalta, Edward N. (Hrsg.): The Stanford Encyclopedia of Philosophy (Fall 2005 Edition). URL: <<http://plato.stanford.edu/archives/fall2005/entries/realism/>>.

- Millstein, Roberta L. 2000: Chance and macroevolution. *Philosophy of Science* 67 (4): 603-624.
- 2005: Discussion of 'Four case studies on chance in evolution': Philosophical themes and questions. <URL: <http://philsci-archive.pitt.edu/archive/000024-45/01/Millstein-ChanceDisc-2.pdf>> (12.05.2007).
- Mittelstraß, Jürgen 1981: Das Wirken der Natur. Materialien zur Geschichte des Naturbegriffs. In: Rapp, Friedrich (Hrsg.): *Naturverständnis und Naturbeherrschung. Philosophiegeschichtliche Entwicklung und gegenwärtiger Kontext*. Fink, München: 36-69.
- 2004: Epagoge. In: Mittelstraß, Jürgen (Hrsg.): *Enzyklopädie Philosophie und Wissenschaftstheorie, Band 1: A-G*. Metzler, Stuttgart & Weimar: 562-563.
- 2004a: Monadentheorie. A. a. O., Band 2: H-O: 924-926.
- Model, Anselm 1987: *Metaphysik und reflektierende Urteilskraft bei Kant: Untersuchungen zur Transformation des leibnizschen Monadenbegriffs in der 'Kritik der Urteilskraft'*. Athenäum, Frankfurt am Main.
- Möbius, Karl A. 1877: *Die Auster und die Austernwirthschaft*. Wiegandt, Hempel & Parey, Berlin.
- Montesquieu, Charles Louis de Secondat 1767: *Oeuvres de M. de Montesquieu. Tome 2: De l'esprit des loix*. Nourse, London.
- Moravec, Jaroslav 1989: Influences of the individualistic concept of vegetation on syntaxonomy. *Vegetatio* 81 (1-2): 29-39.
- Müller, Felix & Nielsen, Søren N. 2000: Ecosystems as subjects of self-organising processes. In: Jørgensen, Sven E. & Müller, Felix (Hrsg.): *Handbook of ecosystem theories and management*. Lewis, Boca Raton u. a.: 177-194.
- Müller, Klaus 1996: *Allgemeine Systemtheorie. Geschichte, Methodologie und sozialwissenschaftliche Heuristik eines Wissenschaftsprogramms*. Westdeutscher Verlag, Opladen.
- Mueller, Laurence D. & Joshi, Amitabh 2000: *Stability in model populations*. Princeton University Press, Princeton & Oxford.
- Müller, Max & Halder, Alois 1971: *Kleines Philosophisches Wörterbuch*. Herder, Freiburg, Basel & Wien.
- Mugnai, Massimo 1992: Leibniz' theory of relations. Steiner, Stuttgart. (= *Studia Leibnitiana*, Supplementa XXXVIII).
- Nachtomy, Ohad 2002: Leibniz on possible individuals. *Studia Leibnitiana* 34 (1): 31-58.
- Nachtomy, Ohad; Shavit, Ayelet & Smith, Justin 2002: Leibnizian organisms, nested individuals, and units of selection. *Theory in Biosciences* 121: 205-230.
- Naeem, Shahid 1998: Species redundancy and ecosystem reliability. *Conservation Biology* 12 (1): 39-45.
- Naeem, Shahid; Thompson, Lindsey J.; Lawler, Sharon P.; Lawton, John H. & Woodfin, Richard M. 1995: Biodiversity and ecosystem functioning: empirical



- evidence from experimental microcosms. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B* 347: 249-262.
- Nagel, Annemarie & Eisel, Ulrich 2001: Ökonomische Argumente im Naturschutz. In: Eisel, Ulrich; Hanisch, Jochen; Jax, Kurt; Körner, Stefan; Nagel, Annemarie; Peters, Wolfgang; Schulz, Jürgen & Trepl, Ludwig: Naturschutzstrategie: Argumentenetz für den Naturschutz. UFO-Plan 2000, BfN-Vorhaben 800 881 001, Endbericht, Oktober 2001: 279-315.
- Nagel, Ernest 1952: Wholes, sums, and organic unities. *Philosophical Studies* 3 (2): 17-32.
- 1961: The structure of science. Problems in the logic of scientific explanation. Routledge & Kegan Paul, London.
- 1965: Über die Aussage: 'Das Ganze ist mehr als die Summe seiner Teile'. In: Topitsch, Ernst (Hrsg.): Logik der Sozialwissenschaften. Kiepenheuer & Witsch, Köln & Berlin: 225-235. (Zuerst 1952 unter dem Titel: Wholes, sums, and organic unities).
- Neander, Karen 1991: Functions as selected effects: The conceptual analyst's defense. *Philosophy of Science* 58 (2): 168-184.
- 1991a: The teleological notion of 'function'. *The Australasian Journal of Philosophy* 69 (4): 454-468.
- Needham, Joseph 1928: Organicism in biology. *Journal of Philosophical Studies* 3: 29-40.
- Neumann, Günther 2001: Die Einheit der Natur. Leibniz' Kraftbegriff als Kritik des mechanischen Naturverständnisses. In: Poser, Hans (Hrsg.): Nihil sine ratione. Mensch, Natur und Technik im Wirken von G. W. Leibniz, Vorträge 2. Teil. Tagungsband des VII. Internationalen Leibniz-Kongreß, Berlin, 10. - 14. September 2001. Berlin: 881-888.
- Nichols, George E. 1917. The interpretation and application of certain terms and concepts in the ecological classification of plant communities. *Plant World* 20: 305-319 u. 341-353.
- 1923: A working basis for the ecological classification of plant communities. *Ecology* 4: 11-23 u. 154-179.
- Nicholson, Alexander J. 1927: A new theory of mimicry in insects. *Australian Zoologist* 5: 10-104.
- 1933: The balance of animal populations. *Journal of Animal Ecology* 2 (1): 131-178.
- 1947: Fluctuation of animal populations. *Report of the Australian and New Zealand Association for the Advancement of Science* 26: 134-148.
- 1950: Population oscillations caused by competition for food. *Nature* 165: 476-477.
- 1954: An outline of the dynamics of animal populations. *Australian Journal of Zoology* 2 (1): 9-65.
- 1957: The self-adjustment of populations to change. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* 22: 153-172 / 173 (einschließlich Diskussion).

- 1958: Dynamics of insect populations. *Annual Review of Entomology* 3: 107-136.
- 1960: The role of population dynamics in natural selection. In: Tax, Sol (Hrsg.): *Evolution after Darwin*. Volume I: The evolution of life. Its origin, history and future. University of Chicago Press, Chicago: 477-521.
- Nicholson, Alexander J. & Bailey, Victor A. 1935: The balance of animal populations. – Part I. *Proceedings of the Zoological Society of London* 3: 551-598.
- Nicolis, Grégoire & Prigogine, Ilya 1977: *Self-organization in nonequilibrium systems: from dissipative structures to order through fluctuations*. Wiley, New York.
- Nicolson, Malcolm 2001: 'Towards establishing ecology as a science instead of an art': the work of John T. Curtis on the plant community continuum. *Web Ecology* 2: 1-6.
- Nicolson, Malcolm & McIntosh, Robert T. 2002: H. A. Gleason and the individualistic hypothesis revisited. *Bulletin of the Ecological Society of America* 83: 133-142.
- Nobis, Heribert M. 1966: Die Bedeutung der Leibnizschrift 'De ipsa natura' im Lichte ihrer begriffsgeschichtlichen Voraussetzungen. *Zeitschrift für philosophische Forschung* 20: 525-538.
- Noon, Barry R. 1981: The distribution of an avian guild along a temperate elevational gradient: The importance and expression of competition. *Ecological Monographs* 51: 105-124.
- Noone, Timothy N. 2003: Universals and individuation. In: Williams, Thomas (Hrsg.): *The Cambridge companion to Duns Scotus*. Cambridge University Press, Cambridge: 100-128.
- Nortmann, Ulrich 1997: *Allgemeinheit und Individualität. Die Verschiedenartigkeit der Formen in 'Metaphysik'*. Z. Schöningh, Paderborn u. a.
- Noy-Meir, Imanuel & van der Maarel, Eddy 1987: Relations between community theory and community analysis in vegetation science: some historical perspectives. *Vegetatio* 69: 5-15.
- O'Briant, Walther H. 1990: The justification of evil and the pre-established harmony. In: Poser, Hans & Heinekamp, Albert (Hrsg.): *Leibniz in Berlin*. Steiner, Stuttgart: 70-78. (= *Studia Leibnitiana*, Sonderheft 16).
- Ockham, Expos. Periherm. = Guillelmi de Ockham: *Expositio in librum perihermenias Aristoteles*. Hrsg.: Gambatese, Angelus & Brown, Stephanus (1978). In: Ockham, OPh II: 340-504.
- Expos. Phys. Aristotelis, Prol. = *Expositio super VIII libros Physicorum Aristotelis, Prologus*. In: Boehner, Philotheus (Hrsg.) 1957: *Ockham, Philosophical Writings*. Nelson, Edinburgh, London & Melbourne: 2-16.
- Expos. Porphyrii = *Expositio in librum porphyrii de praedicabilibus*. Hrsg.: Moody, Ernestus A. (1978). In: Ockham, OPh II.
- OPh = *Opera Philosophica et Theologica, Opera Philosophica*. 7 Bände. St. Bonaventura University, New York.

- OTh = Opera Philosophica et Theologica, Opera Theologica. 10 Bände. St. Bonaventura University, New York.
- PW = Philosophical writings: a selection/ William of Ockham; translated, with introduction and notes, by Philotheus Boehner; Latin texts and English translation revised by Stephan F. Brown, 1989; new foreword & bibliography by Stephen F. Brown (1990). Hackett, Indianapolis & Cambridge.
- QL = Quodlibeta septem. Hrsg.: Wey, Joseph C. (1980). St. Bonaventura University, New York. (= OTh IX).
- QV = Quaestiones variae. Hrsg.: Etzkorn, Girardus; Kelley, Franciscus E. & Wey, Joseph C. (1984). St. Bonaventura University, New York. (= OTh VIII).
- Sent. I, Prolog. u. d. 1 = Scriptum in librum primum sententiarum (Ordinatio), prologus et distinctio prima. Hrsg.: Gál, Gedeone & Brown, Stephanus (1967). St. Bonaventura University, New York. (= OTh I).
- Sent. I, d. 2 u. 3 = Scriptum in librum primum sententiarum (Ordinatio), distinctiones II-III. Hrsg.: Brown, Stephanus & Gál, Gedeone (1970). St. Bonaventura University, New York. (= OTh II).
- Sent. I, d. 4-18 = Scriptum in librum primum sententiarum (Ordinatio), distinctiones IV-XVIII. Hrsg.: Etzkorn, Girardus I. (1977). St. Bonaventura University, New York. (= OTh III).
- Sent. I, d. 19-48 = Scriptum in librum primum sententiarum (Ordinatio), distinctiones XIX-XLVIII. Hrsg.: Etzkorn, Girardus & Kelley, Franciscus E. (1979). St. Bonaventura University, New York. (= OTh IV).
- Sent. II = Quaestiones in librum secundum sententiarum (Reportatio), Hrsg.: Gál, Gedeon & Wood, Rega (1981). St. Bonaventura University, New York. (= OTh V).
- Sent. IV = Quaestiones in librum quartum sententiarum (Reportatio). Hrsg.: Wood, Rega & Gál, Gedeon (1984). St. Bonaventura University, New York. (= OTh VII).
- SL = Summa logicae. Hrsg.: Boehner, Philotheus, Gál, Gedeon & Brown, Stephanus (1974). St. Bonaventura University, New York. (= OPh I).
- Texte = Wilhelm von Ockham. Texte zur Theorie der Erkenntnis und der Wissenschaft. Lateinisch – deutsch. Hrsg., übersetzt u. kommentiert von Ruedi Imbach (1984). Reclam, Stuttgart.
- Odling-Smee, F. John; Laland, Kevin N. & Feldman, Marcus W. 2003: Niche construction. The neglected process in evolution. Princeton & Oxford, Princeton University Press.
- Odum, Eugene P. 1969: The strategy of ecosystem development. *Science* 164: 262-270.
- 1971: Fundamentals of ecology. (3. Aufl.). Saunders, Philadelphia, London & Toronto.
- 1977: The emergence of ecology as a new integrative discipline. *Science* 195: 1289-1293.

- Odum, Eugene P. & Odum, Howard T. 1953: Fundamentals of ecology. Saunders, Philadelphia.
- 1959: Fundamentals of ecology. (2. Aufl.). Saunders, Philadelphia.
- Odum, Eugene P. & Smalley, Alfred E. 1959: Comparison of population energy flow of a herbivorous and a deposit-feeding invertebrate in a salt marsh ecosystem. *PNAS* 45(4): 617-622.
- Odum, Howard T. 1951: The stability of the world strontium cycle. *Science* 114: 407-411.
- 1956: Efficiencies, size of organisms, and community structure. *Ecology* 37: 592-597.
- 1957: Trophic structure and productivity of Silver Springs, Florida. *Ecological Monographs* 27: 55-112.
- Odum, Howard T.; Brown, Mark T. & Ulgiati, Sergio 2000: Ecosystems as energetic systems. In: Jørgensen, Sven E. & Müller, Felix (Hrsg.): Handbook of ecosystem theories and management. Lewis, Boca Raton u. a.: 281-302.
- Odum, Howard T. & Odum, Eugene P. 1955: Trophic structure and productivity of a windward coral reef community on Eniwetok Atoll. *Ecological Monographs* 25: 291-320.
- Odum, Howard T. & Pinkerton, Richard C. 1955: Time's speed regulator: The optimum efficiency for maximum power output in physical and biological systems. *American Scientist* 43: 331-343.
- Oehler, Klaus 1997: Anmerkungen. In: Aristoteles. Kategorien. Übersetzt u. erläutert von Klaus Oehler. Akademie Verlag, Berlin: 183-351.
- Oeing-Hanhoff, L. 1974: Hylemorphismus. In: Ritter, Joachim (Hrsg.): Historisches Wörterbuch der Philosophie, Band 3. Wissenschaftliche Buchgesellschaft, Darmstadt: 1236-1237.
- 1976: Individuum, Individualität. II. Hoch- und Spätscholastik. In: Ritter, Joachim & Gründer, Karlfried (Hrsg.): Historisches Wörterbuch der Philosophie, Band 4. Schwabe, Basel: 304-310.
- Okasha, Samir 2006: Evolution and the levels of selection. Clarendon Press, Oxford.
- O'Neill, Robert V. 2001: Is it time to bury the ecosystem concept? (With full military honors, of course!). *Ecology* 82 (12): 3275-3284.
- O'Neill, Robert V.; DeAngelis, Donald L.; Waide, Jack B. & Allen, Timothy F. H. 1986: A hierarchical concept of ecosystems. Princeton University Press, Princeton.
- Paine, Robert T. 1966: Food web complexity and species diversity. *The American Naturalist* 100: 65-75.
- 1969: A note on trophic complexity and community stability. *The American Naturalist* 103: 91-93.
- 1974: Intertidal community structure. Experimental studies on the relationship between a dominant competitor and its principal predator. *Oecologia* 15 (2): 93-120.

- Patten, Bernard C. 1971: Systems analysis and simulation in ecology. Academic Press, Cambridge.
- 1975: Ecosystem as a coevolutionary unit: a theme for teaching systems ecology. In: Innis, George S. (Hrsg.): New directions in the analysis of ecological systems. Part 1. The Society for Computer Simulation, La Jolla: 1-8.
- Patten, Bernard C. & Auble, Gregor T. 1981: System theory of the ecological niche. *The American Naturalist* 117: 893-922.
- Patten, Bernard C. & Odum, Eugene P. 1981: The cybernetic nature of ecosystems. *The American Naturalist* 118: 886-895.
- Penzlin, Heinz 1988: Ordnung – Organisation – Organismus. Zum Verhältnis zwischen Physik und Biologie. *Sitzungsberichte der Sächsischen Akademie der Wissenschaften zu Leipzig, Mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse* 120 (6): 1-32.
- Perler, Dominik 1998: René Descartes. Beck, München.
- Pettit, Philip 1993: The common mind. An essay on psychology, society and politics Oxford University Press, Oxford u. a.
- Peus, Fritz 1954: Die Auflösung der Begriffe 'Biotop' und 'Biozönose'. *Deutsche Etymologische Zeitschrift* N. F. 1: 271-308.
- Phillips, Denis C. 1970: Organicism in the late nineteenth and early twentieth centuries. *Journal of the History of Ideas* 31: 413-432.
- 1976: Holistic thought in social science. Stanford University Press, Stanford.
- Phillips, John F. V. 1934: Succession, development, the climax, and the climax organism: an analysis of concepts, Part I. *The Journal of Ecology* 22: 554-571.
- 1935: Succession, development, the climax, and the climax organism: an analysis of concepts, Part II. *The Journal of Ecology* 23: 210-246.
- 1935a: Succession, development, the climax, and the climax organism: an analysis of concepts, Part III. *The Journal of Ecology* 23: 488-508.
- Pianka, Eric R. 1970. On *r*- and *K*-selection. *The American Naturalist* 104: 592-597.
- 1974: Niche overlap and diffuse competition. *PNAS* 71 (5): 2141-2145.
- 1980: Konkurrenz und Theorie der ökologischen Nische. In: May, Robert M. (Hrsg.): Theoretische Ökologie. Verlag Chemie, Weinheim u. a.: 105-128.
- 2000: Evolutionary ecology. Sixth edition. Benjamin-Cummings & Addison-Wesley-Longman, San Francisco.
- Pickett, Steward T. A. 1980: Non-equilibrium coexistence of plants. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 107: 238-248.
- Pickett, Steward T. A.; Parker, V. Thomas & Fiedler, Peggy L. 1992: The new paradigm in ecology: Implications for conservation biology above the species level. In: Fiedler, Peggy L. & Jain, Subodh K. (Hrsg.): Conservation biology. The theory and practice of conservation, preservation, and management. New York, Chapman & Hall: 65-88.
- Pieper, Annemarie 1973: Individuum. In: Krings, Hermann; Baumgartner, Hans M. & Wild, Christoph (Hrsg.): Handbuch philosophischer Grundbegriffe, Band II: Gesetz - Relation. Kösel, München: 728-737.

- Piepmeyer, Rainer 1980: Leben, IV. Frühe Neuzeit bis vor Kant. In: Ritter, Joachim & Gründer, Karlfried (Hrsg.): Historisches Wörterbuch der Philosophie, Band 5. Wissenschaftliche Buchgesellschaft, Wiesbaden: 62-71.
- Platon, Parmenides. Griechisch / deutsch. Übersetzt und hrsg. von Ekkehard Martens (2001). Reclam, Stuttgart.
- Phaidon. Übersetzt und hrsg. von Barbara Zehnpfennig (1991). Griechisch – deutsch. Meiner, Hamburg.
- Staat = Der Staat (Politeia). Übersetzt und hrsg. von Karl Vretska. Bibliographisch ergänzte Aufl. (2003). Reclam, Stuttgart.
- Symposion = Sämtliche Werke, Band 2. Hrsg.: Otto, Walter F.; Grassi, Ernesto & Plamböck, Gert O. (1975). Nach der Übersetzung von Hieronymus Müller. Rowohlt, Hamburg.
- Theätet. Griechisch / deutsch. Übersetzt u. hrsg. von Ekkehard Martens (1999). Reclam, Stuttgart.
- Timaios. Hrsg., übersetzt, mit einer Einleitung und mit Anmerkungen versehen von Hans Günter Zekl (1992). Griechisch – deutsch. Meiner, Hamburg.
- Poincaré, Henri 1902: La science et l'hypothèse. Bohème, Rueil-Malmaison.
- Polly, P. David 2006 (im Druck): Adaptive zones and the pinniped ankle. A three-dimensional quantitative analysis of carnivoran tarsal evolution. In: Sargis, Eric J. & Dagosto, Marian (Hrsg.): Mammalian evolutionary morphology: A tribute to Frederick S. Szalay. Springer, New York u. a. [Zitiert nach der vorab unter der URL <<http://www.qmw.ac.uk/~ugha096/Papers/Polly,%202006,%203D%20ankles.pdf>> veröffentlichten Fassung].
- Pontin, A. J. 1982: Competition and coexistence of species. Pitman, Boston u. a.
- Popper, Karl R. 1935: Logik der Forschung. [Erstausgabe von 1934 mit der Jahresangabe 1935]. Springer, Wien.
- 1949: Naturgesetze und theoretische Systeme. In: Albert, Hans (Hrsg.) 1972: Theorie und Realität. Mohr, Tübingen: 43-58.
- 1973: Objektive Erkenntnis. Ein evolutionärer Entwurf. Hoffmann & Campe, Hamburg.
- 1994: Logik der Forschung. Zehnte, verbesserte und vermehrte Auflage. Mohr, Tübingen.
- Porphyrius: Porphyrius. On Aristotle's Categories. Translated by Steven K. Strange. (1992). Cornell University Press, London & Ithaca.
- Poser, Hans 1969: Zur Theorie der Modalbegriffe bei G. W. Leibniz. Steiner, Wiesbaden. (= *Studia Leibnitiana*, Supplementa VI).
- 1981: Die Einheit von Teleologie und Erfahrung bei Leibniz und Wolff. In: Poser, Hans (Hrsg.): Formen teleologischen Denkens. Philosophische und wissenschaftstheoretische Analysen. Kolloquien an der Technischen Universität Berlin, WS 1980 / 81. Berlin, 99-117.
- 1984: Apriorismus der Prinzipien und Kontingenz der Naturgesetze. Das Leibniz-Paradigma der Naturwissenschaft. In: Heinekamp, Albert (Hrsg.): Leibniz' Dynamica. Symposium der Leibniz-Gesellschaft in der Evangelischen Akademie

- Loccum, 2. bis 4. Juli 1982. Steiner, Stuttgart: 164-179. (= *Studia Leibnitiana*, Sonderheft 13).
- 1990: Die Idee des Unendlichen und die Dinge. In: Lamarra, Antonio (Hrsg.): Das Unendliche bei Leibniz. Problem und Terminologie. Internationales Symposium des Lessico Intellettuale Europeo und der Gottfried-Wilhelm-Leibniz-Gesellschaft. Dell'Ateneo, Rom: 225-233.
- 1992: Die beste der möglichen Welten? Ein Topos Leibnizscher Metaphysik im Lichte der Gegenwart. In: Heinekamp, Albert & Robinet, André (Hrsg.): Leibniz: Le meilleur des mondes. Steiner, Stuttgart: 23-36. (= *Studia Leibnitiana*, Sonderheft 21).
- 2001 (Hrsg.): Nihil sine ratione. Mensch, Natur und Technik im Wirken von G. W. Leibniz, Vorträge 1. Teil. Tagungsband des VII. Internationalen Leibniz-Kongreß, Berlin, 10. - 14. September 2001. Berlin.
- 2001a (Hrsg.): Nihil sine ratione. Mensch, Natur und Technik im Wirken von G. W. Leibniz, Vorträge 2. Teil. Tagungsband des VII. Internationalen Leibniz-Kongreß, Berlin, 10. - 14. September 2001. Berlin.
- 2001b: Wissenschaftstheorie. Eine philosophische Einführung. Reclam, Stuttgart.
- Prantl, Carl 1997: Geschichte der Logik im Abendlande, Band III / IV. (Nachdruck d. Ausg. von 1867 / 1870). Wissenschaftliche Buchgesellschaft, Darmstadt.
- Precht, Peter 1995: Smith, Adam. In: Lutz, Bernd (Hrsg.): Metzler Philosophen Lexikon. Von den Vorsokratikern bis zu den Neuen Philosophen. Metzler, Stuttgart & Weimar: 833-836.
- 1999: Element. In: Precht, Peter & Burkard, Franz-Peter (Hrsg.): Metzler Philosophie Lexikon. Begriffe und Definitionen. 2., erweiterte und aktualisierte Auflage. Metzler, Stuttgart & Weimar: 127.
- 1999a: Identität. A. a. O.: 250.
- 1999b: Individuum, Individualität. A. a. O.: 258.
- Price, James H 1980: Niche and community in the inshore benthos with emphasis on the macroalgae. In: Price, James H.; Irvine, David E. G. & Farnham, W. F. (Hrsg.): The shore environment. Volume 2: Ecosystems. Academic Press, London u. a.: 487-564.
- Price, Peter W. 1980: Evolutionary biology of parasites. Princeton University Press, Princeton.
- 1984: Alternative paradigms in community ecology. In: Price, Peter W.; Slobodchikoff, Con N. & Gaud, William S. (Hrsg.): A new ecology. Novel approaches to interactive systems. Wiley, New York u. a.: 353-383.
- 1984a: Communities of specialists: Vacant niches in ecological and evolutionary time. In: Strong, Donald R.; Simberloff, Daniel; Abele, Lawrence G. & Thistle, Anne B. (Hrsg.): Ecological communities: Conceptual issues and the evidence. Princeton University Press, Princeton: 510-523.
- Price, Peter W.; Gaud, William S. & Slobodchikoff, Con N. 1984: Introduction: Is there a new ecology? In: Price, Peter W.; Slobodchikoff, Con N. & Gaud,

- William S. (Hrsg.): A new ecology. Novel approaches to interactive systems. Wiley, New York u. a.: 1-11.
- Price, Peter W.; Slobodchikoff, Con N. & Gaud, William S. (Hrsg.) 1984: A new ecology. Novel approaches to interactive systems. Wiley, New York u. a.
- Prigogine, Ilya 1947: Étude thermodynamique des phénomènes irréversibles. Dunod, Paris.
- 1955: Introduction to thermodynamics of irreversible processes. Thomas Publisher, Springfield.
- Provine, William B. 1986: Sewall Wright and evolutionary biology. The University of Chicago Press, Chicago & London.
- 1992: The R. A. Fisher-Sewall Wright controversy. In: Sarkar, Sahotra (Hrsg.): The founders of evolutionary genetics. A centenary reappraisal. Kluwer, Dordrecht u. a.: 201-229.
- Pulliam, H. Ronald 2000: On the relationship between niche and distribution. *Ecology Letters* 3: 349-361.
- Purves, Drew W. & Pacala, Stephen W. 2005: Ecological drift in niche-structured communities: neutral pattern does not imply neutral process. In: Burslem, David., Pinard, Michelle, Hartley, Sue (Hrsg.): Biotic interactions in the tropics. Their role in the maintenance of species diversity. Cambridge University Press, Cambridge u. a.: 107-138.
- Putnam, Hilary 1975: The meaning of 'meaning'. In: Putnam, Hilary (Hrsg.): Mind, language, and reality. Philosophical Papers, Volume 2. Cambridge University Press, Cambridge u. a.: 251-271.
- Quante, Michael 1999: Reduktionismus. In: Prechtl, Peter & Burkard, Franz-Peter (Hrsg.): Metzler Philosophie Lexikon. Begriffe und Definitionen. 2., erweiterte und aktualisierte Auflage. Metzler, Stuttgart & Weimar: 501.
- Quine, Willard von O. 1948: On what there is. *The Review of Metaphysics* 2: 21-28.
- 1951: Two dogmas of empiricism. *Philosophical Review* 60: 20-43.
- 1952: Methods of logic. Routledge & Paul, London.
- 1964: Methods of logic. (Revidierte Ausgabe von Quine 1952). Holt, Rinehart & Wilson, New York u. a.
- 1979: Zwei Dogmen des Empirismus. In: Quine, Willard von O.: Von einem logischen Standpunkt. Neun logisch-philosophische Essays. Mit einem Nachwort von Peter Bosch. (1951 in Englisch erstveröffentlicht). Ullstein, Frankfurt am Main u. a.: 27-50.
- 1998: Grundzüge der Logik. (10. Auflage der 1. deutschen Ausgabe aus dem Jahr 1974 von Quine 1952 / 1964). Suhrkamp, Frankfurt am Main.
- Rabotnov, Tikhon A. 1995: Phytozoölogie. Struktur und Dynamik natürlicher Ökosysteme. Aus dem Russischen von A. Netschajev. Ulmer, Stuttgart.



- Ramenskij/ Ramensky, L. G. 1910: O sravnitelnom metode ekologičeskogo izučenija rastitelnych soobščestv. Dnevnik XII s'ezda russkich estestvoispytatelej i vračej, Abt. 9, 9: 389-390.
- 1924: Osnovnye zakonomernosti rastitelnogo pokrova i ich izučenie. Věstnik opytnogo děla Sredne-Chernoz. Voronež: 37-73.
- 1925: Osnovnye zakonomernosti rastitelnogo pokrova i ich izučenie (na osnove geobotaničeskich issledovanij v Voronežskoj gubernii. Voronež: 1-37.
- 1926: Die Grundgesetzmässigkeiten im Aufbau der Vegetationsdecke. [Zusammenfassung von Ramenskij 1924, verfasst von Selma Ruoff]. *Botanisches Centralblatt N. F.* 7: 453-455.
- 1930: Zur Methodik der vergleichenden Bearbeitung und Ordnung von Pflanzenlisten und anderen Objekten, die durch mehrere, verschiedenartig wirkende Faktoren bestimmt werden. (1929 erstveröffentlicht). *Beiträge zur Biologie der Pflanzen* 18: 269-304.
- Rang, Bernhard 1998: Kraftbegriff und Weltmaschine: Die Überwindung des Cartesianismus durch Leibniz. In: Fludernik, Monika & Nestvold, Ruth (Hrsg.): Das 18. Jahrhundert. Wissenschaftlicher Verlag Trier, Trier: 17-30.
- Rapoport, Anatol 1968: Foreword. In: Buckley, Walter (Hrsg.): Modern systems research for the behavioral scientist. A sourcebook. Aldine, Chicago: XIII-XXII.
- Rapp, Christof 1995: Identität, Persistenz und Substantialität. Alber, München & Freiburg.
- Rapp, Friedrich 1981: Kausale und teleologische Erklärungen. In: Poser, Hans (Hrsg.): Formen teleologischen Denkens. Philosophische und wissenschaftstheoretische Analysen. Kolloquien an der Technischen Universität Berlin, WS 1980/ 81. Berlin: 3-15.
- Rapport, David J. 1989: What constitutes ecosystem health? *Perspectives in Biology and Medicine* 33: 120-132.
- Rathcke, Beverly J. 1976: Competition and coexistence within a guild of herbivorous insects. *Ecology* 57: 76-87.
- Rather, Leland J. & Frerichs, John B. 1968: The Leibniz-Stahl controversy – I: Leibniz' objections to the *Theoria medica vera*. *Clio Medica* 3: 21-40.
- 1970: The Leibniz-Stahl controversy – II: Stahl's survey of the principle points of doubt. *Clio Medica* 5: 53-67.
- Redfield, Garth W. 1988: Holism and reductionism in community ecology. *Oikos* 53 (2): 276-278.
- Reichenbach, Hans 1938: Experience and prediction. University of Chicago Press, Chicago.
- Remane, Adolf 1939: Die Gemeinschaft als Lebensform in der Natur. In: Löhr, Hanns; Ritterbusch, Paul & Weinhandl, Ferdinand (Hrsg.): Wissenschaftliche Akademie des NSD-Dozentenbundes der Christian-Albrechts-Universität Kiel. Wachholz, Neumünster. *Jahresbände der Wissenschaftlichen Akademien des NSD-Dozentenbundes* 1: 55-73.
- 1950: Ordnungsformen der lebenden Natur. *Studium Generale* 3 (8): 404-410.

- 1968: System und Klassifikation in der Biologie. In: Diemer, Alwin (Hrsg.): System und Klassifikation in Wissenschaft und Dokumentation. Vorträge und Diskussionen im April 1967 in Düsseldorf. Hain, Meisenheim am Glan: 32-41.
- Remmert, Hermann 1985: Was geschieht im Klimax-Stadium? *Die Naturwissenschaften* 42: 505-512.
- 1987: Sukzessionen im Klimax-System. *Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie* 16: 27-33.
- 1991. The mosaic-cycle concept of ecosystems – an overview. In: Remmert, Hermann (Hrsg.): The mosaic-cycle concept of ecosystems. Springer, Berlin u. a.: 1-21.
- Rescher, Nicholas 1967: The philosophy of Leibniz. Prentice-Hall, Englewood Cliffs.
- 1981: Leibniz on intermonadic relations. In: Parkinson, G. H. R. (Hrsg.): Truth, knowledge and reality, inquiries into the foundations of 17. century rationalism. Steiner, Stuttgart: 1-19. (= *Studia Leibnitiana*, Sonderheft 9).
- 2001: Contingentia mundi. Leibniz on the world's contingency. *Studia Leibnitiana* 33: 145-162.
- 2002: Leibniz on god's free will and the world's contingency. *Studia Leibnitiana* 34: 208-220.
- 2003: On Leibniz. University of Pittsburgh Press, Pittsburgh.
- Rescher, Nicholas & Oppenheim, Paul 1955: Logical analysis of Gestalt concepts. *British Journal for the Philosophy of Science* 6: 89-106.
- Rheinberger, Hans J. 2002: Natur und Wissenskulturen. Sorbonne-Vorlesungen über Pluralismus und Epistemologie Metzler, Stuttgart & Weimar.
- Richards, O. W. 1961: The theoretical and practical study of natural insect populations. *Annual Review of Entomology* 6: 147-162.
- Rickert, Heinrich 1899: Kulturwissenschaft und Naturwissenschaft. Wagner's Universitäts-Buchdruckerei, Freiburg.
- 1902: Die Grenzen der naturwissenschaftlichen Begriffsbildung. Eine logische Einleitung in die historischen Wissenschaften. Mohr, Tübingen & Leipzig.
- 1924: Die Probleme der Geschichtsphilosophie. Eine Einführung. Winter, Heidelberg.
- 1926: Kulturwissenschaft und Naturwissenschaft. (6. Auflage, 1. Auflage 1899). Mohr, Tübingen.
- 1928: Der Gegenstand der Erkenntnis. Einführung in die Transzendentalphilosophie. Mohr, Tübingen.
- 1929: Die Grenzen der naturwissenschaftlichen Begriffsbildung. Eine logische Einleitung in die historischen Wissenschaften. Fünfte, verbesserte, um einen Anhang und ein Register vermehrte Auflage. Mohr, Tübingen & Leipzig.
- Ricklefs, Robert E. 1973: Ecology. Chiron, Portland.
- 1997: The economy of nature. A textbook in basic ecology. Fourth edition. Freeman, New York.

- Ridder, Lothar 2002: Mereologie. Ein Beitrag zur Ontologie der Erkenntnistheorie. Klostermann, Frankfurt am Main.
- Riedel, Manfred 2004: Aggregat. In: Mittelstraß, Jürgen (Hrsg.): Enzyklopädie Philosophie und Wissenschaftstheorie, Band 1: A-G. Metzler, Stuttgart & Weimar: 52-53.
- Ritter, Carl 1817: Die Erdkunde im Verhältniß zur Natur und zur Geschichte des Menschen, oder allgemeine, vergleichende Geographie, als sichere Grundlage des Studiums und Unterrichts in physikalischen und historischen Wissenschaften. Erster Theil. Reimer, Berlin.
- Ritter, William E. 1919: The unity of the organism, or the organismal conception of life. Two volumes. Badger, Boston.
- Robinet, André 1986: Architectonique disjonctive automates systémiques et idéalité transcendante dans l'œuvre de G. W. Leibniz. Vrin, Paris.
- Roe, Keith E. & Frederick, Richard G. 1981: Dictionary of theoretical concepts in biology. Scarecrow, Metuchen & London.
- Roe, Sherley A. 1975: The development of Albrecht von Haller's views on embryology. *Journal of the History of Biology* 8: 167-190.
- 1979: Rationalism and embryology: Caspar Friedrich Wolff's theory of epigenesis. *Journal of the History of Biology* 12 (1): 1-43.
- Röd, Wolfgang 1984: Die Philosophie der Neuzeit 2: Von Newton bis Rousseau. Beck, München. (= Röd, Wolfgang (Hrsg.): Geschichte der Philosophie, Band VIII).
- 1995: Descartes. Die Genese des Cartesianischen Rationalismus. Beck, München.
- 2000: Der Weg der Philosophie. Von den Anfängen bis ins 20. Jahrhundert. Band I: Altertum, Mittelalter, Renaissance. Band II: 17. bis 20. Jahrhundert. Beck, München.
- Röwer, Hans-Gerd 1985: Holismus und Elementarismus in der Systemtheorie. Lang, Frankfurt am Main u. a.
- Rohde, Klaus 2005: Nonequilibrium ecology. Cambridge University Press, Cambridge u. a.
- Rombach, Heinrich 1965 (Band I) u. 1966 (Band II): Substanz, System, Struktur I u. II. Die Ontologie des Funktionalismus und der philosophische Hintergrund der modernen Wissenschaft. Alber, Freiburg & München.
- Root, Richard B. 1967: The niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher. *Ecological Monographs* 37: 317-350.
- Rosenkranz, Karl 1850: System der Wissenschaft. Ein philosophisches Encheiridion. Bornträger, Königsberg.
- Rosenzweig, Michael L. 1995: Species diversity in space and time. Cambridge University Press, New York.
- Ross, George M. 1984: Leibniz's phenomenalism and the construction of matter. In: Heinekamp, Albert (Hrsg.): Leibniz' dynamica. Symposium der Leibniz-Gesellschaft in der Evangelischen Akademie Loccum, 2. bis 4. Juli 1982. Steiner, Stuttgart: 26-36. (= *Studia Leibnitiana*, Sonderheft 13).

- 1988: The demarcation between metaphysics and other disciplines in the thought of Leibniz. In: Wollhouse, Roger S. (Hrsg.): *Metaphysics and philosophy of science in the seventeenth and eighteenth centuries. Essays in honour of Gerd Buchdahl*. Kluwer, Dordrecht u. a: 133-163.
- Ross, Herbert H. 1957: Principles of natural coexistence indicated by leafhopper populations. *Evolution* 11: 113-129.
- Roughgarden, Jonathan 1983: Competition and theory in community ecology. *The American Naturalist* 122 (5): 583-601.
- 1989: The structure and assembly of communities. In: Roughgarden, Jonathan; May, Robert M. & Levin, Simon A. (Hrsg.): *Perspectives in ecological theory*. Princeton University Press, Princeton: 203-226.
- Rudolph, Enno 1984: Die Bedeutung des aristotelischen Entelechiebegriffs für die Kraftlehre von Leibniz. In: Heinekamp, Albert (Hrsg.): *Leibniz' Dynamica. Symposium der Leibniz-Gesellschaft in der Evangelischen Akademie Loccum, 2. bis 4. Juli 1982*. Steiner, Stuttgart: 49-54. (= *Studia Leibnitiana*, Sonderheft 13).
- 1989: Entelechie, Individuum und Zeit bei Leibniz. In: Weizsäcker, Carl F. von & Rudolph, Enno (Hrsg.): *Zeit und Logik bei Leibniz: Studien zu Problemen der Naturphilosophie, Mathematik, Logik und Metaphysik*. Klett-Cotta, Stuttgart: 101-126.
- Ruf, Oskar 1973: *Die Eins und die Einheit bei Leibniz. Eine Untersuchung zur Monadenlehre*. Hain, Meisenheim am Glan.
- Rusch, Gebhard 1987: *Erkenntnis, Wissenschaft, Geschichte. Von einem konstruktivistischen Standpunkt*. Suhrkamp, Frankfurt am Main.
- Ruse, Michael 1969: Definitions of species in biology. *British Journal for the Philosophy of Science* 20: 97-119.
- 1981: Species as individuals: logical, biological, and philosophical problems. *Behavioral and Brain Science* 4: 299-300.
- 1987: Biological species: natural kinds, individuals, or what? *British Journal for the Philosophy of Science* 38: 225-242.
- 1998: All my love is toward individuals. *Evolution* 52 (1): 283-288.
- Russell, Edward S. 1916: *Form and function: A contribution to the history of animal morphology*. Murray, London.
- Rutherford, Donald 2002: Louis Couturat's *The Logic of Leibniz*. In: Rutherford, Donald (Hrsg.): *Louis Couturat: The logic of Leibniz. In accordance with unpublished documents*. (Translated by Donald Rutherford & R. Timothy Monroe). URL: <<http://philosophy2.ucsd.edu/~rutherford/Leibniz/intro.htm>>. (26.04.2006).
- Sale, Peter F. 1977: Maintenance of high diversity in coral reef fish communities. *The American Naturalist* 111: 337-359.
- 1978: Coexistence of coral reef fishes – a lottery for living space. *Environmental Biology of Fishes* 3 (1): 85-102.
- 1980: The ecology of fishes on coral reefs. *Oceanography and Marine Biology. An Annual Review* 18: 367-421.

- 1988: Perception, pattern, chance and the structure of reef fish communities. *Environmental Biology of Fishes* 21: 3-15.
- Saß, Hans-Martin 1989: Panlogismus. In: Ritter, Joachim & Gründer, Karlfried (Hrsg.): *Historisches Wörterbuch der Philosophie*, Band 7. Schwabe, Basel: 49-50.
- Schark, Marianne 2005: *Lebewesen versus Dinge. Eine metaphysische Studie*. De Gruyter, Berlin.
- Scheerer, Eckart 1992: Repräsentation. I. 4. (17. und 18. Jhd.). In: Ritter, Joachim & Gründer, Karlfried (Hrsg.): *Historisches Wörterbuch der Philosophie*, Band 8. Schwabe, Basel: 800-812.
- Scheffer, Marten & Nes, Egbert H. van 2006: Self-organized similarity, the evolutionary emergence of groups of similar species. *PNAS* 103 (16): 6230-6235.
- Scheffler, Israel 1974: Wissenschaft: Wandel und Objektivität. In: Diederich, Werner (Hrsg.): *Theorien der Wissenschaftsgeschichte. Beiträge zur diachronen Wissenschaftstheorie*. Suhrkamp, Frankfurt am Main: 137-166.
- Schiewer, Gesine L. 1997: Das Konzept einer Integration von 'Körper' und 'Geist' in Herders Metakritik. In: Heinz, Marion (Hrsg.): *Herder und die Philosophie des deutschen Idealismus*. Rodopi, Amsterdam & Atlanta: 65-88.
- Schindewolf, Otto H. 1950: *Grundfragen der Paläontologie*. Schweizerbart, Stuttgart.
- Schlick, Moritz 1938: Über den Begriff der Ganzheit. In: Topitsch, Ernst (Hrsg.) 1965: *Logik der Sozialwissenschaften*. Kiepenheuer & Witsch, Köln & Berlin: 213-224.
- Schmid, Michael 1987: Idealisierung und Idealtyp. Zur Logik der Typenbildung bei Max Weber. In: Wagner, Gerhard & Zipprian, Heinz (Hrsg.): *Max Webers Wissenschaftslehre Interpretation und Kritik*. Suhrkamp, Frankfurt am Main: 415-444.
- Schmidt, Gerhart 1995: Einleitung. In: *Johann Gottfried Herder: Ideen zur Philosophie der Geschichte der Menschheit*. Syndikat, Bodenheim: 11-36.
- Schmidt, Herrmann 1965: *Seinserkenntnis und Staatsdenken. Der Subjekts- und Erkenntnisbegriff von Hobbes, Locke und Rousseau als Grundlage des Rechtes und der Geschichte*. Niemeyer, Tübingen.
- Schmidt, Siegfried J. (Hrsg.) 1987/ 2000: *Der Diskurs des Radikalen Konstruktivismus*. Suhrkamp, Frankfurt am Main.
- Schmidt-Biggemann, Wilhelm 1995: Leibniz, Gottfried Wilhelm. In: Lutz, Bernd (Hrsg.): *Metzler Philosophen Lexikon. Von den Vorsokratikern bis zu den Neuen Philosophen*. Metzler, Stuttgart & Weimar: 496-501.
- Schnädelbach, Herbert 1997: Was ist eigentlich ein relatives Apriori? In: Hubig, Christoph (Hrsg.): *Cognition humana – Dynamik des Wissens und der Werte. XVII. Deutscher Kongreß für Philosophie Leipzig, 23. - 27. September 1996. Vorträge und Kolloquien*. Akademie Verlag, Berlin: 491-504.
- Schneider, H. 1972: Essentialismus. In: Ritter, Joachim (Hrsg.): *Historisches Wörterbuch der Philosophie*, Band 2. Wissenschaftliche Buchgesellschaft, Darmstadt: 751-753.

- Schneider, Hans J. 2004: Allgemeine, das. In: Mittelstraß, Jürgen (Hrsg.): Enzyklopädie Philosophie und Wissenschaftstheorie, Band 1: A-G. Metzler, Stuttgart & Weimar: 88-89.
- Schneider, Martin 1993: Das mechanistische Denken in der Kontroverse. Descartes' Beitrag zum Geist-Maschine-Problem. Steiner, Stuttgart.
- Schneider, Thomas 1995: Locke, John. In: Lutz, Bernd (Hrsg.): Metzler Philosophen Lexikon. Von den Vorsokratikern bis zu den Neuen Philosophen. Metzler, Stuttgart & Weimar: 512-517.
- Schnepf, Robert 2001: Zum kausalen Vokabular am Vorabend der 'wissenschaftlichen Revolution' des 17. Jahrhunderts – Der Ursachenbegriff bei Galilei und die 'aristotelische' *causa efficiens* im System der Ursachen bei Suárez. In: Hüttemann, Andreas (Hrsg.): Kausalität und Naturgesetz in der frühen Neuzeit. Steiner, Stuttgart: 15-46. (= *Studia Leibnitiana*, Sonderheft 31).
- Schoener, Thomas W. 1974: Resource partitioning in ecological communities. *Science* 185: 27-39.
- 1982: The controversy over interspecific competition. *American Scientist* 70: 586-595.
- 1986: Mechanistic approaches to community ecology: A new reductionism? *American Zoologist* 26: 81-106.
- 1986a: Overview: kinds of ecological communities – ecology becomes pluralistic. In: Diamond, Jared M. & Case, Ted J. (Hrsg.): Community ecology. Harper & Row, New York u. a.: 467-479.
- 1987: Axes of controversy in community ecology. In: Matthews, William J. & Heins, David C. (Hrsg.): Community and evolutionary ecology of North American stream fishes. University of Oklahoma Press, Norman & London: 8-16.
- 1989: The ecological niche. In: Cherrett, John M. (Hrsg.): Ecological concepts. The contribution of ecology to an understanding of the natural world. The First Jubilee Symposium to Celebrate the 75th Anniversary of the British Ecological Society, University College, London, 12-13 April 1988. Blackwell, Oxford u. a.: 79-114.
- Scholem, Gershom 1970: Über einige Grundbegriffe des Judentums. Suhrkamp, Frankfurt am Main.
- Schroeder-Heister, Peter 2004: Menge. In: Mittelstraß, Jürgen (Hrsg.): Enzyklopädie Philosophie und Wissenschaftstheorie, Band 2: H-O. Metzler, Stuttgart & Weimar: 840-842.
- Schröter, Carl J. & Kirchner, Oscar 1902: Die Vegetation des Bodensees, 2. Teil. Stettner, Lindau.
- Schütt, Hans-Peter 1989: Erste Subjekte. Zur Anatomie der rationalistischen Substanzbegriffe. In: Weizsäcker, Carl F. von & Rudolph, Enno (Hrsg.): Zeit und Logik bei Leibniz: Studien zu Problemen der Naturphilosophie, Mathematik, Logik und Metaphysik. Klett-Cotta, Stuttgart: 32-76.

- Schulthess, Peter 1981: Relation und Funktion. Eine systematische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchung zur theoretischen Philosophie Kants. De Gruyter, Berlin & New York. (= *Kant-Studien*, Ergänzungsheft 113).
- Schulz, Walter 1959: Der Gott der neuzeitlichen Metaphysik. Neske, Pfullingen.
- 1979: Ich und Welt. Philosophie der Subjektivität. Pfullingen, Neske.
- 1989: Grundprobleme der Ethik. Pfullingen, Neske.
- Schulze, Ernst-Detlef & Mooney, Harold A. (Hrsg.) 1993: Biodiversity and ecosystem function. Springer, Berlin u. a.
- Schupp, Franz 1982: Einleitung. In: Leibniz, Gottfried Wilhelm: *Generales inquisitiones de analysi notionum et veritatum* / Allgemeine Untersuchungen über die Analyse der Begriffe und Wahrheiten. Lateinisch – deutsch. Meiner, Hamburg: VII-XXXV.
- 1982a: Kommentar. A. a. O.: 135-242.
- Schwarz, Astrid E. 1996: Aus Gestalten werden Systeme: Frühe Systemtheorie in der Biologie. In: Mathes, Karin; Breckling, Broder & Ekschmitt, Klemens (Hrsg.): Systemtheorie in der Ökologie. Beiträge zu einer Tagung des Arbeitskreises 'Theorie' in der Ökologie: Zur Entwicklung und aktuellen Bedeutung der Systemtheorie in der Ökologie, Schloß Rauischholzhausen im März 1996. Ecomed, Landsberg: 35-43.
- 2000: Frühe Ökologie im wissenschaftlichen und kulturellen Kontext. Oszillation dreier Basiskonzepte unter besonderer Berücksichtigung der aquatischen Ökologie. Dissertation Technische Universität München, München. URL: <[http://mediatum.ub.tum.de/mediatum/servlets/MCRFileNodeServlet/mediaTUM\\_derivate\\_000000000001764/mediaTUM\\_derivate\\_000000000001764.pdf;jsessionid=9931BB738AD22FBE311409FD3E2F53D4?hosts=local](http://mediatum.ub.tum.de/mediatum/servlets/MCRFileNodeServlet/mediaTUM_derivate_000000000001764/mediaTUM_derivate_000000000001764.pdf;jsessionid=9931BB738AD22FBE311409FD3E2F53D4?hosts=local)>.
- 2001: 'Der See ist ein Mikrokosmos' oder die wissenschaftliche Disziplinierung des 'uneindeutigen Dritten'. *Verhandlungen zur Geschichte und Theorie der Biologie* 7: 69-89.
- Schwarz, Gabriele 1951: Johann Gottfried von Herder. Seine Stellung zur Landschaft und seine Bedeutung für die Geographie. In: Kayser, Kurt (Hrsg.): Landschaft und Land, der Forschungsgegenstand der Geographie. Verlag des Amtes für Landeskunde, Remagen: 169-187.
- Schweber, Silvan S. 1977: The origin of the Origin revisited. *Journal of the History of Biology* 10 (2): 229-316.
- Schwegler, Helmut 1992: Systemtheorie als Weg zur Vereinheitlichung der Wissenschaften? In: Krohn, Wolfgang & Küppers, Günter (Hrsg.): Emergenz. Die Entstehung von Ordnung, Organisation und Bedeutung. Suhrkamp, Frankfurt am Main: 27-56.
- Schwemmer, Oswald 2004: Essentialismus. In: Mittelstraß, Jürgen (Hrsg.): Enzyklopädie Philosophie und Wissenschaftstheorie, Band 1: A-G. Metzler, Stuttgart & Weimar: 591-592.
- 2004a: Idealismus. A. a. O., Band 2: H-O: 167-170.
- 2004b: Idealismus, transzendentaler. A. a. O.: 173-175.

- 2004c: Idealtypus. A. a. O.: 175-177.
- 2004d: Intersubjektivität. A. a. O.: 282-284.
- 2004e: Ockham. A. a. O.: 1057-1062.
- Schwerdtfeger, Fritz 1977: Ökologie der Tiere. Band I: Autökologie – Die Beziehung zwischen Tier und Umwelt. 2., neubearbeitete Auflage. Parey, Hamburg & Berlin.
- 1978: Lehrbuch der Tierökologie. Parey, Hamburg & Berlin.
- Schwinn, Thomas 2001: Differenzierung ohne Gesellschaft. Umstellung eines soziologischen Konzepts. Velbrück, Weilerswist.
- Seilacher, Adolf 1970: Arbeitskonzept zur Konstruktionsmorphologie. *Lethaia* 3: 393-396.
- Sellars, Wilfrid 1956: Empiricism and the philosophy of mind. In: Feigl, Herbert & Scriven, Michael (Hrsg.): *Midwest studies in the philosophy of mind*, Band I. University of Minnesota Press, Minneapolis: 253-329.
- 1967: Some remarks on Kant's theory of experience. *The Journal of Philosophy* 64: 635-647.
- 1999: Der Empirismus und die Philosophie des Geistes. Übersetzt, hrsg. u. eingeleitet von Thomas Blume. Paderborn, Mentis.
- Shea, Katriona; Roxburgh, Stephen H. & Rauschert, Emily S. J. 2004: Moving from pattern to process: coexistence mechanisms under intermediate disturbance regimes. *Ecology Letters* 7: 491-508.
- Shelford, Victor E. 1931: Some concepts of bioecology. *Ecology* 12 (3): 455-467.
- Shmida, Avi & Ellner, Stephan E. 1984: The coexistence of plant species with similar niches. *Vegetatio* 58: 29-55.
- Silverman, Allan 2003: Plato's middle period metaphysics and epistemology. In: Zalta, Edward N. (Hrsg.): *The Stanford Encyclopedia of Philosophy* (Summer 2003 Edition). URL: <<http://plato.stanford.edu/archives/sum2003/entries/plato-metaphysics/>>.
- Simberloff, Daniel S. 1980: A succession of paradigms in ecology: essentialism to materialism and probabilism. *Synthese* 43: 3-39.
- 1983: Competition theory, hypothesis testing, and other community ecological buzzwords. *The American Naturalist* 122: 626-635.
- Simberloff, Daniel S. & von Holle, Betsy 1999: Positive interactions of nonindigenous species: invasional meltdown? *Biological Invasions* 1 (1): 21-32.
- Simon, Herbert A. 1962: The architecture of complexity. *Proceedings of the American Philosophical Society* 106 (6): 467-482.
- 1969: *The sciences of the artificial*. The Massachusetts Institute of Technology, Cambridge & London.
- 1973: The organization of complex systems. In: Pattee, Howard H. (Hrsg.): *Hierarchy theory. The challenge of complex systems*. Braziller, New York: 1-27.
- Simonovits, Anna 1968: *Dialektisches Denken in der Philosophie von Gottfried Wilhelm Leibniz*. Akademie Verlag, Berlin.
- Simons, Peter 1987: *Parts. A study in ontology*. Clarendon Press, Oxford.



- Simpson, George G. 1944: Tempo and mode in evolution. Columbia University Press, New York.
- 1953: The major features of evolution. Columbia University Press, New York.
- 1961: Principles of animal taxonomy. Columbia University Press, New York & London.
- Sinclair, Anthony R. E. 1985: Does interspecific competition or predation shape the African ungulate community? *Journal of Animal Ecology* 54: 899-918.
- Sini, Carlo 1994: Leibniz und der Schatten Spinozas In: Christin, Renato (Hrsg.): Leibniz und die Frage nach der Subjektivität. Steiner, Stuttgart: 171-178. (= *Studia Leibnitiana*, Sonderheft 22).
- Skipper, Robert A. 2002: The persistence of the R. A. Fisher – Sewall Wright controversy. *Biology and Philosophy* 17 (3): 341-367.
- Skirbekk, Gunnar 1977: Einleitung. In: Skirbekk, Gunnar (Hrsg.): Wahrheitstheorien. Eine Auswahl aus den Diskussionen über Wahrheit im 20. Jahrhundert. Suhrkamp, Frankfurt am Main: 8-34.
- Sleigh, Robert C. 1975: Leibniz on individual substances. *The Journal of Philosophy* 72 (19): 685-687.
- 1990: Leibniz and Arnauld: a commentary on their correspondence. Yale University Press, New Haven & London.
- Smith, Adam 1766: An inquiry into the nature and causes of the wealth of nations. London.
- Smith, Harry S. 1935: The role of biotic factors in the determination of population densities. *Journal of Economic Entomology* 28: 873-898.
- Smith, Thomas M.; Shugart, Herman H. & Woodward, F. Ian (Hrsg.) 1997: Plant functional types. Their relevance to ecosystem properties and global change. Cambridge University Press, Cambridge u. a.
- Smuts, Jan C. 1926: Holism and evolution. Macmillan, London.
- Sneath, Peter H. A. & Sokal, Robert R. 1973: Numerical taxonomy. The principles and practice of numerical classification. Freeman, San Francisco.
- Sober, Elliott 1981: Holism, individualism, and the units of selection. In: Asquith, Peter D. & Nickles, Thomas (Hrsg.): PSA 1980. Proceedings of the 1980 Biennial Meeting of the Philosophy of Science Association. Volume one: contributed papers. Philosophy of Science Association, East Lansing: 93-121.
- Sober, Elliott & Wilson, David S. 1994: A critical review of philosophical work on the units of the selection problem. *Philosophy of Science* 61: 534-555.
- 1998: Unto others. The evolution and psychology of unselfish behavior. Harvard University Press, Cambridge & London.
- Sobolev, L. N. & Utekhin, V. D. 1973: Russian (Ramensky) approaches to community systematization. In: Whittaker, Robert H. (Hrsg.): Ordination and classification of communities. Junk, Den Haag: 75-103. (= Tüxen, Reinhold (Hrsg.): Handbook of vegetation science, Band V).
- Solomon, M. E. 1949: The natural control of animal populations. *Journal of Animal Ecology* 18: 1-35.

- Sohn-Rethel, Alfred 1974: Die Formcharaktere der zweiten Natur. In: Bezzel, Chris; Brückner, Peter; Dischner, Gisela; Eckelt, Michael; Gorsen, Peter; Krovoza, Alfred; Ricke, Gabriele & Sohn-Rethel, Alfred: Das Unvermögen der Realität. Beiträge zu einem anderen materialistischen Ästhetikum. Wagenbach, Berlin: 185-207.
- 1978: Warenform und Denkform. Suhrkamp, Frankfurt am Main.
- 1985: Soziologische Theorie der Erkenntnis. Mit einem Vorwort von Jochen Hörisch. Suhrkamp, Frankfurt am Main.
- Southwood, T. Richard. E. 1987: The concept and nature of the community. In: Gee, James H. R. & Giller, Paul S. (Hrsg.): Organization of communities: past and present. Blackwell, Oxford u. a.: 3-27.
- Spade, Paul V. 1999: Ockham's nominalist metaphysics: Some main themes. In: Spade, Paul V. (Hrsg.): The Cambridge Companion to Ockham. Cambridge University Press, Cambridge u. a.: 100-117.
- 2002: Thoughts, words and things. An introduction to late mediaeval logic and semantic theory. URL: <[http://pvspade.com/Logic/docs/thoughts1\\_1a.pdf](http://pvspade.com/Logic/docs/thoughts1_1a.pdf)>.
- 2002a: William of Ockham. In: Zalta, Edward N. (Hrsg.): The Stanford Encyclopedia of Philosophy (Fall 2002 Edition). URL: <<http://plato.stanford.edu/archives/fall2002/entries/ockham/>>.
- Spaemann, Robert 1973: Natur. In: Krings, Hermann; Baumgartner, Hans M. & Wild, Christoph (Hrsg.): Handbuch philosophischer Grundbegriffe, Band II: Gesetz – Relation. Kösel, München: 956-969.
- Spaemann, Robert & Löw, Reinhard 1991: Die Frage Wozu? Geschichte und Wiederentdeckung des teleologischen Denkens. Erweiterte Neuauflage. Piper, München & Zürich.
- Spinoza, Ethik = Spinoza, Benedictus de: Die Ethik. Neu übersetzt u. mit einem einleitenden Vorwort versehen von Jakob Stern (1888). Reclam, Leipzig.
- Stachowicz, John J. 2001: Mutualism, facilitation, and the structure of ecological communities. *BioScience* 51 (3): 235-246.
- Stahl, Georg Ernst 1707: Theoria medica vera. Halle.
- 1720: Negotium otiosum seu 'Skiamachia' adversus positiones fundamentales 'Theoriae medicae verae' ... . Halle.
- Stammel, Hans 1982: Der Kraftbegriff in Leibniz' Physik. Mannheim.
- Stamos, David N. 2003: The species problem: Biological species, ontology, and the metaphysics of biology. Lexington Books, Lanham u. a.
- Stebbins, G. Ledyard 1950: Variation and evolution in plant. Oxford University Press, London.
- Stegmaier, Werner 1977: Substanz, Grundbegriff der Metaphysik. Frommann-Holzboog, Stuttgart-Bad Cannstatt.
- Stegmann, Ulrich 2005: Die Adaptationismus-Debatte. In: Krohs, Ulrich & Toepfer, Georg (Hrsg.): Philosophie der Biologie. Eine Einführung. Suhrkamp, Frankfurt am Main: 287-303.

- Stegmüller, Wolfgang 1969: Probleme und Resultate der Wissenschaftstheorie und Analytischen Philosophie. Band I: Wissenschaftliche Erklärung und Begründung. Springer, Berlin u. a.
- 1973: Probleme und Resultate der Wissenschaftstheorie und Analytischen Philosophie. Band II: Theorie und Erfahrung. 2. Halbband: Theorienstrukturen und Theoriendynamik. Springer, Berlin u. a.
- 1974: Theoriendynamik und logisches Verständnis. In: Diederich, Werner (Hrsg.): Theorien der Wissenschaftsgeschichte. Beiträge zur diachronen Wissenschaftstheorie. Suhrkamp, Frankfurt am Main: 176-209.
- 1986: Rationale Rekonstruktion von Wissenschaft und ihrem Wandel. Mit einer autobiographischen Einleitung. Reclam, Stuttgart.
- Stephan, Achim 2005: Emergente Eigenschaften. In: Krohs, Ulrich & Toepfer, Georg (Hrsg.): Philosophie der Biologie. Eine Einführung. Suhrkamp, Frankfurt am Main: 88-105.
- Sterelny, Kim & Griffiths, Paul E. 1999: Sex and death. An introduction to philosophy of biology. The University of Chicago Press, Chicago & London.
- Sterelny, Kim & Kitcher, Philip 1988: The return of the gene. *Journal of Philosophy* 85 (7): 339-361.
- Stephan, Achim 1992: Emergence – a systematic view on its historical facets. In: Beckermann, Ansgar; Flohr, Hans & Kim, Jaegwon (Hrsg.): Emergence or reduction? Essays on the prospects of nonreductive physicalism. De Gruyter, Berlin & New York: 25-48.
- Stockhammer, Morris 1968: Einführender Essay über Leibnizens Theodizee. In: Leibniz, Gottfried Wilhelm: Die Theodizee. Übersetzung von Artur Buchenau. Einführender Essay von Morris Stockhammer. Meiner, Hamburg: IX-XXIX.
- Stöckler, Manfred 1986: Philosophen in der Mikrowelt – ratlos? Zum gegenwärtigen Stand des Grundlagenstreits in der Quantenmechanik. *Journal for General Philosophy of Science* 17 (1): 68-95.
- 1992: Reduktionismus. In: Ritter, Joachim & Gründer, Karlfried (Hrsg.): Historisches Wörterbuch der Philosophie, Band 8. Schwabe, Basel: 378-383.
- Strandskov, Herluf H. & Ondina, Doris 1947: A comparison of the percentages of stillbirths among single and plural births in the total, the 'white' and the 'colored' U. S. population. *American Journal of Physical Anthropology* 5 (1): 41-54.
- Strong, Donald R. 1980: Null hypotheses in ecology. *Synthese* 43: 271-285.
- 1982: Potential interspecific competition and host specificity: Hispine beetles on *Heliconia*. *Ecological Entomology* 7: 217-220.
- 1984: Density-vague ecology and liberal population regulation in insects. In: Price, Peter W.; Slobodchikoff, Con N. & Gaud, William S. (Hrsg.): A new ecology. Novel approaches to interactive systems. Wiley, New York u. a.: 313-327.
- 1992: Are trophic cascades all wet? Differentiation and donor control in speciose ecosystems. *Ecology* 73: 747-754.

- Strong, Donald R.; Lawton, John H. & Southwood, T. Richard E. 1984: Insects on plants: community patterns and mechanisms. Blackwell, Oxford u. a.
- Strub, Christian 1995: Singulär, Singularität, I. In: Ritter, Joachim & Gründer, Karlfried (Hrsg.): Historisches Wörterbuch der Philosophie, Band 9. Wissenschaftliche Buchgesellschaft, Darmstadt: 798-804.
- Stewart, John 2001: Radical constructivism in biology and cognitive science. *Foundations of Science* 6 (1-3): 99-124.
- Stubenrauch, Bertram 2001: Schöpfung aus dem Nichts? Zur dogmatischen Bedeutung eines theologischen Axioms. Überarbeitete Fassung eines Referates, das am Dies academicus der Theologischen Hochschule Heiligenkreuz zum Thema: 'Schneiden sich Theologie und Philosophie mit Naturwissenschaft und Technik?' am 23. März 2001 gehalten u. diskutiert wurde.
- Suárez, Metaphysicarum disputationum = Suárez, Franciscus 1597: Metaphysicarum disputationum, in quibus et universa naturalis theologia ordinate traditur, et quaestiones omnes ad duodecim Aristotelis libros pertinentes accurate disputantur, tomus prior et tomus posterior. Salamanticae.
- Sukatschew, Wladimir N. / Sukachev, Vladimir N. 1929: Über einige Grundbegriffe in der Phytosoziologie. *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft* 47: 296-312.
- Swoyer, Chris 2000: Properties. In: Zalta, Edward N. (Hrsg.): The Stanford Encyclopedia of Philosophy (Winter 2000 Edition). URL: <<http://plato.stanford.edu/archives/win2000/entries/properties/>>.
- Tansley, Arthur G. 1935: The use and abuse of vegetational concepts and terms. *Ecology* 16 (3): 284-307.
- Taper, Mark L.; Böhning-Gaese, Katrin & Brown, James H. 1995: Individualistic responses of bird species to environmental change. *Oecologia* 101: 478-486.
- Tarski, Alfred 1935: Der Wahrheitsbegriff in den formalisierten Sprachen. *Studia Philosophica* 1: 261-405.
- 1944: The semantic conception of truth and the foundations of semantics. *Philosophy and Phenomenological Research* 4: 341-375.
- Taylor, Charles 1985: Atomism. In: Taylor, Charles: Philosophical papers, 2. Philosophy and the human sciences. Cambridge University Press, Cambridge u. a.: 187-210.
- Taylor, Peter J. 1988: Technocratic optimism, H. T. Odum, and the partial transformation of ecological metaphor after World War II. *Journal of the History of Biology* 21 (2): 213-244.
- 1994: Community. In: Keller, Evelyn F. & Lloyd, Elisabeth A. (Hrsg.): Keywords in evolutionary biology. Harvard University Press, Cambridge: 52-60.
- Thienemann, August F. 1918: Lebensgemeinschaft und Lebensraum. *Naturwissenschaftliche Wochenschrift* N. F. 17: 281-290 u. 297-303.
- 1928: Lebensraum und Lebensgemeinschaft. *Aus der Heimat* 41: 33-51.

- 1939: Grundzüge einer allgemeinen Ökologie. *Archiv für Hydrobiologie* 35: 267-285.
- 1941: Leben und Umwelt. Barth, Leipzig.
- 1954: Lebenseinheiten – Ein Vortrag. *Abhandlungen Naturwissenschaftlicher Verein Bremen* 33: 303-326.
- 1956: Leben und Umwelt. Vom Gesamthaushalt der Natur. Rowohlt, Hamburg.
- Thomas, SdT = Thomas von Aquin: Summe der Theologie, Band 1: Gott und Schöpfung. Zusammengef., eingeleitet u. erläutert von Joseph Bernhart (1934). Kröner, Leipzig.
- SgH, III = Summe gegen die Heiden, Dritter Band, Teil 1, Buch III, Kapitel 1-83 (1990) u. Dritter Band, Teil 2, Buch III, Kapitel 84-163 (2001). Hrsg. u. Übersetzer: Allgaier, Karl. Wissenschaftliche Buchgesellschaft, Darmstadt.
- SgH, IV = Summe gegen die Heiden, Vierter Band, Buch IV. Hrsg., übersetzt u. mit einem Nachwort versehen von Markus H. Wörner. Wissenschaftliche Buchgesellschaft, Darmstadt.
- SuW = Über Seiendes und Wesenheit/ De Ente et Essentia. Mit Einleitung, Übersetzung u. Kommentar hrsg. von Horst Seidl (1988). Lateinisch – deutsch. Meiner, Hamburg.
- VdW = Von der Wahrheit/ De veritate (Quaestio I). Lateinisch – deutsch. Ausgewählt, übersetzt u. hrsg. von Albert Zimmermann (1986). Meiner, Hamburg.
- Thompson, Daniel B.; Brown, James H. & Spencer, Wayne D. 1991: Indirect facilitation of granivorous birds by desert rodents: Experimental evidence from foraging patterns. *Ecology* 72: 852-863.
- Thompson, John N. 1994: The coevolutionary process. The University of Chicago Press, Chicago & London.
- Thompson, W. R. 1939: Biological control and the theories of the interactions of populations. *Parasitology* 31: 299-388.
- 1956: The fundamental theory of natural and biological control. *Annual Review of Entomology* 1 (1): 379-402.
- Thornton, Stephen 2002: Karl Popper. In: Zalta, Edward N. (Hrsg.): The Stanford Encyclopedia of Philosophy (Winter 2002 Edition). URL: <<http://plato.stanford.edu/archives/win2002/entries/popper/>>.
- Tillich, Paul 1956 / 1984: Systematische Theologie, Band 1 / Band 2. Evangelisches Verlagswerk, Stuttgart.
- Tilman, David 1982: Resource competition and community structure. Princeton University Press, Princeton.
- 1999: The ecological consequences of changes in biodiversity: a search for general principles. *Ecology* 80 (5): 1455-1474.
- 2004: Niche tradeoffs, neutrality, and community structure: A stochastic theory of resource competition, invasion, and community assembly. *PNAS* 101 (30): 10854-10861.
- Tilman, David; Knops, Johannes; Wedin, David & Reich, Peter 2001: Experimental and observational studies of diversity, productivity, and stability. In: Kinzig,

- Ann P.; Pacala, Stephen W. & Tilman, David (Hrsg.): The functional consequences of biodiversity. Empirical progress and theoretical extensions. Princeton University Press, Princeton & Oxford: 42-70.
- Tinbergen, Lukas 1946: De Sperwer als roofvijand van zangvogels. *Ardea* 34: 1-213.
- Tönnies, Ferdinand 1877: Gemeinschaft und Gesellschaft. Abhandlung des Communismus und des Socialismus als empirischer Culturformen. Leipzig, Fues.
- 1935: Gemeinschaft und Gesellschaft. Grundbegriffe der reinen Soziologie. Achte, verbesserte Auflage. Leipzig, Buske.
- 1963: Gemeinschaft und Gesellschaft. Grundbegriffe der reinen Soziologie. Wissenschaftliche Buchgesellschaft, Darmstadt.
- Tonelli, Giorgio 1957/58: Von den verschiedenen Bedeutungen des Wortes in der Kritik der Urteilskraft. *Kant-Studien* 49: 154-166.
- Trepl, Ludwig 1987: Geschichte der Ökologie. Vom 17. Jahrhundert bis zur Gegenwart. Athenäum, Frankfurt am Main.
- 1988: Gibt es Ökosysteme? Do ecosystems exist? *Landschaft + Stadt* 20 (4): 176-185.
- 1991: Zur politischen Geschichte der biologischen Ökologie. Wunsch und Wirklichkeit. In: Hassenpflug, Dieter (Hrsg.): Industrialismus und Ökoromantik: Geschichte und Perspektiven der Ökologisierung. Deutscher Universitäts-Verlag, Wiesbaden: 193-210.
- 1995: Die Diversitäts-Stabilitäts-Diskussion in der Ökologie. *Berichte der ANL*, Beiheft 12: 35-49.
- 1997: Ökologie als konservative Naturwissenschaft. Von der schönen Landschaft zum funktionierenden Ökosystem. In: Eisel, Ulrich & Schultz, Hans-Dietrich (Hrsg.): Geographisches Denken. Kassel: 467-492. (= Urbs et Regio 65).
- 2005: Allgemeine Ökologie, Band 1: Organismus und Umwelt. Lang, Frankfurt am Main u. a.
- 2007: Allgemeine Ökologie, Band 2: Population. Lang, Frankfurt am Main u. a.
- Trepl, Ludwig; Kirchhoff, Thomas & Voigt, Annette 2005: Natur. In: Ritter, Ernst-Hasso (Leiter Redaktions-Ausschuss): Handwörterbuch der Raumordnung. ARL, Hannover: 685-692.
- Trepl, Ludwig & Voigt, Annette 2005: Zwischen Naturwissenschaft und Ästhetik. Landschaft als Organismus. *Politische Ökologie* 96: 28-30.
- 2007 (im Druck): The classical holism-reductionism debate in ecology. In: Schwarz, Astrid & Jax, Kurt (Hrsg.): Handbook of ecological concepts (HOEK). Volume 1: Revisiting ecology. Kluwer.
- Troll, Carl 1950: Die geographische Landschaft und ihre Erforschung. *Studium Generale* 3 (4/5): 163-181.
- Turchin, Peter 1999: Population regulation: a synthetic view. *Oikos* 84 (1): 153-159.
- Tymieniecka, Anna-Teresa 1964: Leibniz' cosmological synthesis. Van Gorcum, Assen.
- 1969: Individualität, Zeugung und Biologie in Leibniz' Metaphysik. In: Müller, Kurt & Totok, Wilhelm (Hrsg.): Akten des Internationalen Leibniz-Kongresses,

14. - 19. November 1966. Band 2: Mathematik – Naturwissenschaften. Steiner, Wiesbaden: 220-230. (= *Studia Leibnitiana*, Supplementa 2).
- Uexküll, Jakob von 1909: Umwelt und Innenwelt der Tiere. Springer, Berlin.  
— 1928: Theoretische Biologie. 2., gänzlich neu bearbeitete Auflage. Springer, Berlin.
- Ulanowicz, Robert E. 1980: An hypothesis on the development of natural communities. *Journal of Theoretical Biology* 85: 223-245.
- Uvarov, Boris P. 1931: Insects and climate. *Transactions of the Entomological Society of London* 79: 1-247.
- Vanberg, Viktor 1975: Die zwei Soziologien. Individualismus und Kollektivismus in der Sozialtheorie. Mohr, Tübingen.
- Vandermeer, John H. 1972: Niche theory. *Annual Review of Ecology and Systematics* 3: 107-132.
- Van Melsen, Andrew G. M. 1967: Atomism. In: Edwards, Paul (Hrsg.): The encyclopedia of philosophy, volume one. Macmillan & The Free Press / Collier-Macmillan, New York / London: 193-198.
- Van Valen, Leigh M. 1965: Morphological variation and width of ecological niche. *The American Naturalist* 99: 377-390.  
— 1971: Adaptive zones and the orders of mammals. *Evolution* 25: 420-428.
- Varela, Francisco J. 1979: Principles of biological autonomy. Elsevier, New York & Oxford.  
— 1980: Describing the logic of the living. The adequacy and limitations of the idea of autopoiesis. In: Zeleny, Milan (Hrsg.): Autopoiesis. A theory of living organization. Elsevier, New York: 36-48.  
— 1981: Autonomy and autopoiesis. In: Roth, Gerhard & Schwegler, Helmut (Hrsg.): Self-organizing systems: an interdisciplinary approach. Campus, Frankfurt am Main & New York: 14-23.
- Varela, Francisco J.; Maturana, Humberto R. & Uribe, Ricardo B. 1974: Autopoiesis: The organization of living systems, its characterization and a model. *BioSystems* 5: 187-196.
- Varley, Georg C. 1947: The natural control of population balance in the knapweed gall-fly (*Urophora jaceana*). *Journal of Animal Ecology* 16: 139-187.
- Vaurie, Charles 1950: Notes on some Asiatic nuthatches and creepers. *American Museum Novitates* 1472: 1-39.  
— 1951: Adaptive differences between two sympatric species of nuthatches (Sitta). *Proceedings of the Xth International Ornithological Congress*: 163-166.
- Voigt, Annette E. 2001: Ludwig von Bertalanffy: Die Verwissenschaftlichung des Holismus in der Systemtheorie. *Verhandlungen zur Geschichte und Theorie der Biologie* 7: 33-47.  
— 2007: Theorien synökologischer Einheiten – Ein Beitrag zur Rekonstruktion der Uneindeutigkeit von Ökosystembegriffen. Manuskript.

- Voigt, Annette & Weil, Angela 2006: Landschaft als Ökosystem. Die Ambivalenz des Ökosystembegriffs am Beispiel von Eugene P. Odums 'Land Use Planning'. In: Kazal, Irene; Voigt, Annette; Weil, Angela; Zutz, Axel (Hrsg.): Kulturen der Landschaft. Ideen von Kulturlandschaft zwischen Tradition und Modernisierung. Universitätsverlag der TU Berlin, Berlin: 143-167.
- Vossenkuhl, Wilhelm 1990: Vernünftige Kontingenz. Ockhams Verständnis der Schöpfung. In: Vossenkuhl, Wilhelm & Schönberger, Rolf (Hrsg.): Die Gegenwart Ockhams. VCH, Weinheim: 77-93.
- Vretska, Karl 2003: Anmerkungen. In: Platon: Der Staat (Politeia). Übersetzt u. hrsg. von Karl Vretska. Reclam, Stuttgart: 487-633.
- Waddington, Conrad H. 1959: Evolutionary systems: animal and human. *Nature* 183: 1634-1638.
- 1960: Evolutionary adaptation: In: Tax, Sol (Hrsg.): Evolution after Darwin. Volume I: The evolution of life. Its origin, history and future. University of Chicago Press, Chicago: 381-402.
- 1968: The paradigm for the evolutionary process. In: Lewontin, Richard C. (Hrsg.): Population biology and evolution. Proceedings of the international symposium sponsored by Syracuse University and the New York State Science and Technology Foundation. Syracuse University Press, Syracuse: 37-45.
- Walker, Brian H. 1992: Biodiversity and ecological redundancy. *Conservation Biology* 6 (1): 18-23.
- Walter, G. Hugh 1988: Competitive exclusion, coexistence and community structure. *Acta Biotheoretica* 37: 281-313.
- 1991: What is resource partitioning? *Journal of Theoretical Biology* 150: 137-143.
- Walter, G. Hugh; Hulley, Pat E. & Craig, Adrian J. F. K. 1984: Speciation, adaptation and interspecific competition. *Oikos* 43: 246-248.
- Walter, G. Hugh & Hengeveld, Rob 2000: The structure of the two ecological paradigms. *Acta Biotheoretica* 48 (1): 15-46.
- Warming, J. Eugenius B. 1895: Plantesamfund. Grundtræk af den økologiske plantegeografi. Philipsen, Kopenhagen.
- 1909: Ecology of plants. Clarendon Press, Oxford.
- Watt, Alex S. 1947: Pattern and process in the plant community. *The Journal of Ecology* 35: 1-22.
- Weber, Marcel 2005: Supervenienz und Physikalismus. In: Krohs, Ulrich & Toepfer, Georg (Hrsg.): Philosophie der Biologie. Eine Einführung. Suhrkamp, Frankfurt am Main: 71-87.
- Weber, Max 1904/ 1968: Die 'Objektivität' sozialwissenschaftlicher und sozialpolitischer Erkenntnis. In: Winckelmann, Johannes (Hrsg.): Max Weber: Gesammelte Aufsätze zur Wissenschaftslehre. Mohr, Tübingen: 146-214. [Erstveröffentlichung 1904: *Archiv für Sozialwissenschaft und Sozialpolitik* 19].



- 1968a: Nachtrag zu dem Aufsatz über R. Stammlers 'Überwindung' der materialistischen Geschichtsauffassung. [Unvollendete, im Nachlaß des Verfassers vorgefundene Fortsetzung des Aufsatzes von 1907]. A. a. O.: 360-383
- Webster, Gerry & Goodwin, Brian C. 1982: The origin of species: a structuralist approach. *Journal of Social and Biological Structures* 5 (1): 15-47.
- 1996: Form and transformation. Generative and relational principles in biology. Cambridge University Press, Cambridge u. a.
- Weckowicz, Thaddus E. 2000: Ludwig von Bertalanffy (1901-1972): A pioneer of general systems theory. URL: <<http://www.univie.ac.at/aoc/rj/bert1.pdf>>. (12.08.2006).
- Wefelmeyer, Fritz 1984: Glück und Aporie des Kulturtheoretikers. Zu Johann Gottfried Herder und seiner Konzeption der Kultur. In: Brackert, Helmut & Wefelmeyer, Fritz (Hrsg.): Naturplan und Verfallskritik. Zu Begriff und Geschichte der Kultur. Suhrkamp, Frankfurt am Main: 94-121.
- Weiher, Evan & Keddy, Paul (Hrsg.) 1999: Ecological assembly rules: perspectives, advances, retreats. Cambridge University Press, Cambridge u. a.
- (Hrsg.) 2001: Ecological assembly rules: perspectives, advances, retreats. (First paperback edition, with corrections.) Cambridge University Press, Cambridge u. a.
- Weil, Angela 2004: Möglichkeiten und Grenzen der Beschreibung synökologischer Einheiten nach dem Modell des Organismus. Dissertation, TU München, Wissenschaftszentrum Weihenstephan, Department für Ökologie, Lehrstuhl für Landschaftsökologie. URL: <[http://mediatum.ub.tum.de/mediatum/servlets/MCRFileNodeServlet/mediaTUM\\_derivate\\_00000000001228/mediaTUM\\_derivate\\_00000000001228.pdf;jsessionid=BF4AC392E75504C00706D32CA8A4DC1A?hosts=local](http://mediatum.ub.tum.de/mediatum/servlets/MCRFileNodeServlet/mediaTUM_derivate_00000000001228/mediaTUM_derivate_00000000001228.pdf;jsessionid=BF4AC392E75504C00706D32CA8A4DC1A?hosts=local)>.
- 2004a: Das Modell 'Organismus' in der Ökologie: Möglichkeiten und Grenzen der Beschreibung synökologischer Einheiten. Lang, Frankfurt am Main u. a.
- Welter, Rüdiger 2004: Herder. In: Mittelstraß, Jürgen (Hrsg.): Enzyklopädie Philosophie und Wissenschaftstheorie, Band 2: H-O. Metzler, Stuttgart & Weimar: 82-85.
- Weingarten, Michael 1992: Organismuslehre und Evolutionstheorie. Kovač, Hamburg.
- 1993: Organismen – Objekte oder Subjekte der Evolution? Philosophische Studien zum Paradigmenwechsel in der Evolutionsbiologie. Wissenschaftliche Buchgesellschaft, Darmstadt.
- Weingartner, Paul 1976: Wissenschaftstheorie II,1: Grundlagenprobleme der Logik und Mathematik. Frommann-Holzboog, Stuttgart-Bad Cannstatt.
- Weisedel, Wilhelm 1979: Der Gott der Philosophen. Grundlegung einer Philosophischen Theologie im Zeitalter des Nihilismus. Band 1: Wesen, Aufstieg und Verfall der Philosophischen Theologie. Deutscher Taschenbuch Verlag, München.

- Wendler, Reinhard 2002: Kunst unter dem Mikroskop. Ein Vergleich von Hookes Beobachtungen einer Nadelspitze und Leibniz' Gedanken zum Zahn eines Messingrades. kunsttexte.de, Sektion BildWissenTechnik 1. URL: <<http://www.kunsttexte.de/download/bwt/wendler.PDF#search=%22Kunst%20unter%20dem%20Mikroskop.%20Ein%20Vergleich%20von%20Hookes%20Beobachtungen%20einer%20Nadelspitze%20%22>>. (10.10.2006).
- Westhoff, Victor 1974: Stufen und Formen von Vegetationsgrenzen und ihre methodische Annäherung. In: Tüxen, Reinhold (Hrsg.): Tatsachen und Probleme der Grenzen in der Vegetation. Cramer, Lehre: 45-68
- Westhoff, Victor & Maarel, Eddy van der 1973: The Braun-Blanquet approach. In: Whittaker, Robert H. (Hrsg.): Ordination and classification of communities. Junk, Den Haag: 616-726. (= Tüxen, Reinhold (Hrsg.): Handbook of vegetation science, Band V).
- Westman, Walter E. & Peet, Robert K. 1982: Robert H. Whittaker (1920-1980): The man and his work. *Vegetatio* 48: 97-122.
- 1985: Robert H. Whittaker (1920-1980): The man and his work. In: Peet, Robert K. (Hrsg.): Plant community ecology: Papers in honor of Robert H. Whittaker. Junk, den Haag.
- Wheeler, Quentin D. & Meier, Rudolf (Hrsg.) 2000: Species concepts and phylogenetic theory. A debate. Columbia University Press, New York.
- Wheeler, Quentin D. & Platnick, Norman I. 2000: The phylogenetic species concept (*sensu* Wheeler and Platnick). In: Wheeler, Quentin D. & Meier, Rudolf (Hrsg.): Species concepts and phylogenetic theory. A debate. Columbia University Press, New York: 55-69.
- White, Peter S. 1979: Pattern, process, and natural disturbance in vegetation. *The Botanical Review* 45 (3): 229-299.
- Whittaker, Robert H. 1948: A vegetation analysis of the Great Smoky Mountains, Ph. D. thesis, University of Illinois, Department of Zoology.
- 1951: A criticism of the plant association and climatic climax concepts. *Northwest Science* 25: 17-31.
- 1953: A consideration of climax theory: the climax as a population and pattern. *Ecological Monographs* 23: 41-78.
- 1956: Vegetation of the Great Smoky Mountains. *Ecological Monographs* 26: 1-80.
- 1962: Classification of natural communities. *The Botanical Review* 28: 1-239.
- 1965: Dominance and diversity in land plant communities. *Science* 147: 250-260.
- 1967: Gradient analysis of vegetation. *Biological Reviews* 42: 207-264.
- 1969: Evolution of diversity in plant communities. *Brookhaven Symposia in Biology* 22: 178-196.
- 1970: Communities and ecosystems. Macmillan, New York.
- 1972: Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* 21: 213-251.

- 1973: Introduction. In: Whittaker, Robert H. (Hrsg.): Ordination and classification of communities. Junk, Den Haag: 3-6. (= Tüxen, Reinhold (Hrsg.): Handbook of vegetation science, Band V).
- 1975: Communities and ecosystems. 2. Aufl. Macmillan & Collier, New York & London.
- Whittaker, Robert H., Levin, Simon A. & Root, Richard B. 1973: Niche, habitat, and ecotope. *The American Naturalist* 107: 321-338.
- Wiegert, Richard G. 1988: Holism and reductionism in ecology: hypotheses, scale and systems models. *Oikos* 53 (2): 267-269.
- Wiener, Norbert 1948: Cybernetics. Wiley, New York.
- Wiens, John A. 1974: Climatic instability and the 'ecological saturation' of bird communities in North American grasslands. *Condor* 76: 385-400.
- 1977: On competition and variable environment. *American Scientist* 65: 590-597.
- 1983: Avian community ecology: An iconoclastic view. In: Brush, Alan H. & Clark, George A. (Hrsg.): Perspectives in ornithology. Cambridge University Press, Cambridge u. a.: 355-403.
- 1983a: Review: Resource competition and community structure. – David Tilman. 1982. Princeton, New Jersey, Princeton University Press. *The Auk* 100: 761-763.
- 1984: On understanding a non-equilibrium world: myth and reality in community patterns and processes. In: Strong, Donald R., Simberloff, Daniel, Abele, Lawrence G. & Thistle, Anne B. (Hrsg.): Ecological communities: Conceptual issues and the evidence. Princeton University Press, Princeton: 439-457.
- 1984a: Resource systems, populations, and communities. In: Price, Peter W.; Slobodchikoff, Con N. & Gaud, William S. (Hrsg.): A new ecology. Novel approaches to interactive systems. Wiley, New York u. a.: 397-436.
- Wiens, John A.; Addicott, John F.; Case, Ted J. & Diamond, Jared M. 1986: Overview: The importance of spatial and temporal scale in ecological investigations. In: Diamond, Jared M. & Case, Ted J. (Hrsg.) 1986: Community ecology. Harper & Row, New York u. a.: 145-153.
- Wilbert, Hubert 1962: Über Festlegung und Einhaltung der mittleren Dichte von Insektenpopulationen. *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere* 50: 576-615.
- 1971: Feedback control by competition. In: den Boer, Pieter J. & Gradwell, Georg R. (Hrsg.): Dynamics of populations. Proceedings of the Advanced Study Institute on 'Dynamics of Numbers in Populations', Oosterbeek, the Netherlands, 7-18 September 1970. Wageningen, Center for Agricultural Publishing: 174-188.
- Wiley, Edward O. 1978: The evolutionary species concept reconsidered. *Systematic Zoology* 27: 17-26.
- Wiley, Edward O. & Mayden, Richard L. 2000: A defense of the evolutionary species concept. In: Wheeler, Quentin D. & Meier, Rudolf (Hrsg.): Species concepts and phylogenetic theory. A debate. Columbia University Press, New York: 198-208.

- Willaschek, Marcus 2000: Einleitung: Die neuere Realismusdebatte in der analytischen Philosophie. In: Willaschek, Marcus (Hrsg.): Realismus. Schöningh, Paderborn u. a.: 9-32.
- 2003: Über den mentalen Zugang zur Welt. Realismus, Skeptizismus und Intentionalität. Frankfurt am Main, Klostermann.
- Williams, George C. 1966: Adaptation and natural selection. A critique of some current evolutionary thought. Princeton University Press, Princeton.
- 1992: Natural selection: domains, levels, and challenges. Oxford University Press, Cambridge.
- Williams, Thomas 1998: The unmitigated Scotus. *Archiv für Geschichte der Philosophie* 80: 162-181.
- 2003: John Duns Scotus. In: Zalta, Edward N. (Hrsg.): The Stanford Encyclopedia of Philosophy (Fall 2003 Edition). URL: <<http://plato.stanford.edu/archives/fall2003/entries/duns-scotus/>>.
- Willis, John C. 1922: Age and area: a study in geographical distribution and origin in species. Cambridge University Press, Cambridge.
- Willmann, Rainer 1985: Die Art in Raum und Zeit. Das Artkonzept in der Biologie und Paläontologie. Parey, Berlin & Hamburg.
- Wilpert, Paul 1975: Die Ideenkritik in der Schrift 'Über die Ideen'. In: Moraux, Paul (Hrsg.): Frühschriften des Aristoteles. Wissenschaftliche Buchgesellschaft, Darmstadt: 111-156.
- Wilson, David S. 1975: A general theory of group selection. *PNAS* 72: 143-146.
- 1980: The natural selection of populations and communities. Benjamin/Cummings, Menlo Park.
- 1988: Holism and reductionism in evolutionary ecology. *Oikos* 53 (2): 269-273.
- 1997: Biological communities as functionally organized units. *Ecology* 78 (7): 2018-2024.
- Wilson, David S. & Sober, Elliott 1989: Reviving the superorganism. *Journal of Theoretical Biology* 136: 337-356.
- 1994: Reintroducing group selection to the human behavioral sciences. *Behavioral and Brain Sciences* 17: 585-608.
- Wilson, J. Bastow 1990: Mechanisms of species coexistence: twelve explanations for Hutchinson's 'paradox of the plankton': evidence from New Zealand plant communities. *New Zealand Journal of Ecology* 13: 17-42.
- 2001: Assembly rules in plant communities. In: Weiher, Evan & Keddy, Paul (Hrsg.): Ecological assembly rules: perspectives, advances, and retreats. Cambridge University Press, Cambridge u. a.: 130-164.
- Wilson, J. Bastow; Agnew, Andrew D. Q. & Sykes, Martin T. 2004: Ecology or mythology? Are Whittaker's 'gradient analysis' curves reliable evidence of continuity in vegetation? *Preslia* 76: 245-253.
- Wilson, Robert A. 2005: Genes and the agents of life. The individual in the fragile Sciences. Cambridge University Press, Cambridge u. a.

- Wimsatt, William C. 1974: Complexity and organization. In: Schaffner, Kenneth F. & Cohen, Robert S. (Hrsg.): PSA 1972. Proceedings of the 1972 biennial meeting. Reidel, Dordrecht & Boston: 67-86.
- 1986: Forms of aggregativity. In: Donagan, Alan; Perovich, Anthony N. & Wedin, Michael V. (Hrsg.): Human nature and natural knowledge. Essays presented to Marjorie Grene on the occasion of her 75. birthday. Reidel, Dordrecht u. a.: 259-291.
- 1997: Functional organization, functional analogy, and functional inference. *Evolution and Cognition* 3: 102-132
- Windelband, Wilhelm 1894/ 1904: Geschichte und Naturwissenschaft. Rede zum Antritt des Rektorats der Kaiser-Wilhelms-Universität Strassburg, gehalten am 1. Mai 1894. Heitz, Strassburg.
- 1910: Über Identität und Gleichheit. Winter, Heidelberg.
- 1957: Lehrbuch der Geschichte der Philosophie. Mit einem Schlußkapitel: Die Philosophie im 20. Jahrhundert und einer Übersicht über den Stand der philosophiegeschichtlichen Forschung hrsg. von Heinz Heimsoeth. Mohr, Tübingen.
- Winemiller, Kirk O. & Pianka, Eric R. 1990: Organization in natural assemblages of desert lizards and tropical fishes. *Ecological Monographs* 60: 27-55.
- Winkler, E. 1974: Ganzheit, II. In: Ritter, Joachim (Hrsg.): Historisches Wörterbuch der Philosophie, Band 3. Wissenschaftliche Buchgesellschaft, Darmstadt: 20-22.
- Wöhler, Hans-Ulrich 1994: Anmerkungen zu den Texten. In: Wöhler, Hans-Ulrich (Hrsg.): Texte zum Universalienstreit, Band 2: Hoch- und spätmittelalterliche Scholastik. Lateinische Texte des 13. - 15. Jahrhunderts. Akademie Verlag, Berlin: 239-260.
- 1994a: Nachwort. Zur Geschichte des Universalienstreites: Hoch- und spätmittelalterliche Scholastik. A. a. O.: 263-328.
- 1994b (Hrsg.): Texte zum Universalienstreit, Band 2: Hoch- und spätmittelalterliche Scholastik. Lateinische Texte des 13. - 15. Jahrhunderts. Akademie Verlag, Berlin.
- Wolf, Judith 1996: Die Monoklimaxtheorie: Das biologische Konzept vom Superorganismus als Entwicklungstheorie von Individualität und Eigenart durch Expansion. In: Naturalismus. Arbeitsergebnis des Studienprojektes 'Naturalismus'. Band 1. (Manuskriptdruck). Technische Universität Berlin, Berlin: 231-306.
- Wolff, Caspar F. 1759: *Theoria generationis*. Hendelianis, Halle.
- 1896: Caspar Friedrich Wolffs 'Theoria generationis' (1759). Übersetzung von Wolff 1759 durch Paul Samassa. Engelmann, Leipzig.
- Wolfson, Harry A. 1969: The philosophy of Spinoza: Unfolding the latent processes of his reasoning. Schocken, New York.
- Wolters, Gereon 2004: Evolution. In: Mittelstraß, Jürgen (Hrsg.): Enzyklopädie Philosophie und Wissenschaftstheorie, Band 1: A-G. Metzler, Stuttgart & Weimar: 610-613.
- 2004a: Klassifikation. A. a. O., Band 2: H-O: 409-410.
- 2004b: Organizismus. A. a. O.: 1093.

- 2004c: Reduktionismus. A. a. O., Band 3: P-So: 521-522.
- 2004d: Vitalismus. A. a. O., Band 4: Sp-Z: 551-553.
- Wong, Alex; Albright, Shannon N. & Wolfner, Mariana F. 2006: Evidence for structural constraint on ovulin, a rapidly evolving *Drosophila melanogaster* seminal protein. *PNAS* 103 (49): 18644-18649.
- Worster, Donald 1977: Nature's economy. The roots of ecology. Sierra Club, San Francisco.
- 1994: Nature's economy. A history of ecological ideas. Second edition. Cambridge University Press, Cambridge.
- Wright, Larry 1973: Functions. *Philosophical Review* 82: 139-168.
- 1976: Teleological explanations. An etiological analysis of goals and functions. University of California Press, Berkeley u. a.
- Wright, Sewall 1931: Evolution in Mendelian populations. *Genetics* 16: 97-159.
- 1931a: Statistical theory of evolution. *Journal of the American Statistical Association* 26: 201-208.
- 1932: The roles of mutation, inbreeding, crossbreeding and selection in evolution. *Proceedings of the Sixth International Congress of Genetics* 1: 356-366.
- 1937: The distribution of gene frequencies in populations. *Science* 85: 504.
- 1948: On the roles of directed and random changes in gene frequency in the genetics of populations. *Evolution* 2: 279-294.
- 1951: Fisher and Ford on 'The Sewall Wright Effect'. *American Scientist* 39: 452-458.
- Wynne-Edwards, Vero C. 1962: Animal dispersion in relation to social behavior. Oliver & Boyd, Edinburgh.
- 1965: Self-regulating systems in populations of animals. *Science* 147: 1543-1548.
- Yodzis, Peter 1986: Competition, morality, and community structure. In: Diamond, Jared M. & Case, Ted J. (Hrsg.): Community ecology. Harper & Row, New York u. a.: 480-491.
- Zeltner, H. 1976: Idealismus. In: Ritter, Joachim & Gründer, Karlfried (Hrsg.): Historisches Wörterbuch der Philosophie, Band 4. Schwabe, Basel: 30-33.
- Zhang, Da-Yong & Lin, Kui 1997: The effects of competitive asymmetry on the rate of competitive displacement: How robust is Hubbell's community drift model? *Journal of Theoretical Biology* 188 (3): 361-367.
- Zobel, Martin 1997: The relative role of species pools in determining plant species richness: an alternative explanation of species coexistence? *Trends in Ecology & Evolution* 12 (7): 266-269.
- Zocher, Rudolf 1952: Leibniz' Erkenntnislehre. De Gruyter, Berlin. (= Leibniz zu seinem 300. Geburtstag, 7).

## Beiträge zur Kulturgeschichte der Natur

- Band 1: Der Aufbruch der modernen Umweltplanung in der nationalsozialistischen Landespflege – *Stefan Körner* 13,-- €
- Band 2: Die „Blut und Boden“-Ideologie. Ein dritter Weg der Moderne – *Margrit Bensch* 11,-- €
- Band 3: Schönheit – Sinn ohne Verstand. Zur Bedeutung des Ästhetischen in der Landschaftsarchitektur: Eine Kritik aktueller Diskussionen über Freiraumgestaltung – *Gabriele Pütz* 14,-- €
- Band 4: Das Naturraumpotential. Zur Rekonstruktion einer geographischen Fachprogrammatis in der Landschaftsplanung – *Berthold Eckebrecht* 16,-- €
- Band 5: Ökologische Bewußtheit und künstlerische Gestaltung. Über die Funktionsweise von Planungsbewußtsein anhand von drei historischen Beispielen: Willy Lange, Paul Schultze-Naumburg, Hermann Mattern – *Dorothea Hokema* 14,-- €
- Band 6: Selbstproduktion von Natur. Die Autopoiesistheorie: Herausforderung für eine feministische Theorie der Gesellschaft – *Angelika Saupe* 13,-- €
- Band 7: Partizipatorische Planung als politische Kultur. Chancen für neue Formen politischen Handelns im Spannungsfeld von Lebenswelt und politisch administrativem System – *Lukas Willhauk* 12,-- €
- Band 8: Die Ambivalenz idealisierter Natur im Landschaftsgarten. Vom Garten des guten Feudalismus zum republikanischen Garten der Freiheit – *Thomas Vesting* 12,-- €
- Band 9: Politische Implikationen der Landschaftsplanung. Legitimationsprobleme der Naturschutzpolitik – *Volker Röhrs* 15,-- €
- Band 10: Eigenart durch Eigentum. Die Transformation des christlichen Ideals der Individualität in die liberale Idee von Eigentum – *Markus Kötzle* 13,-- €

- Band 11: Frühe Werke der amerikanischen Land Art –  
*Karel Petrck-Krüger* 12,-- €
- Band 12: Der Genius loci: Geist des Ortes oder verorteter Geist.  
Landschaftsplanung zwischen dem Wunsch nach  
Ganzheit und moderner Subjektivität –  
*Cornelia Majunke* 12,-- €
- Band 13: Die parzellierte Stadt – konservativer Rückgriff  
oder modernes Stadtkonzept? Eine kritische  
Rekonstruktion der Stadtumbaupläne von Dieter  
Hoffmann-Axthelm – *Stefanie Hennecke* 12,-- €
- Band 14: Entwurf und Bauwerk. Eine semiotische  
Interpretation der Freiraumarchitektur in Anlehnung  
an Umberto Eco – *Siri Frech* 14,-- €
- Band 15: „Ewiger Wald und ewiges Volk“: Die Ideologisierung  
des deutschen Waldes im Nationalsozialismus –  
*Johannes Zechner* 12,-- €
- Band 16: Systemauffassungen und biologische Theorien. Zur  
Herkunft von Individualitätskonzeptionen und ihrer  
Bedeutung für die Theorie ökologischer Einheiten –  
*Thomas Kirchhoff* (siehe Internetseiten)
- Band 17: Vielfalt und regionale Eigenart als strukturierende  
Prinzipien einer Kulturtheorie des Essens. Eine  
ideengeschichtliche Rekonstruktion am Beispiel der  
Organisation Slow Food – *Eva Gelinsky* (in Vorbereitung)

Kurzbeschreibungen zum Inhalt der jeweiligen Bände finden Sie auf den  
Internetseiten des Lehrstuhls für Landschaftsökologie der TU München:

<http://www.wzw.tum.de/loek/lehrstuhl/schriftenreihe/index.php>

Bestellungen per Brief: Technische Universität München  
Lehrstuhl für Landschaftsökologie  
Frau Brigitte Grimm  
Am Hochanger 6  
85350 Freising

oder per e-mail an: [brigitte.grimm@wzw.tum.de](mailto:brigitte.grimm@wzw.tum.de)

Druckfehler und Preisänderungen vorbehalten.





In der modernen Biologie gibt es eine Vielzahl von Kontroversen darüber, was ökologische Einheiten sind. Die unterschiedlichen Positionen in diesen Disputen spiegeln – so die These des Autors – unterschiedliche kulturelle Ideen. Dieser Zusammenhang soll aufgedeckt werden, um dem Phänomen des „Naturalismus“ entgegenzuwirken.

Als geeignete Grundkategorie, um diese Spiegelung zu demonstrieren, wählt der Autor den Begriff der Individualität und zeigt, wie dessen Varianten den Diskurs um ökologische Einheiten strukturieren: Deutlich wird, dass die Formulierung konkurrierender populations- und synökologischer Theorien samt deren jeweiliger empirischer Beweisführung geleitet ist durch konkurrierende Individualitätsauffassungen, denen konkurrierende Systemauffassungen entsprechen. Diese werden vom Autor idealtypisch klassifiziert.

Die konträren Idealtypen und damit die durch sie erschlossenen realen ökologischen Theorien verbindet der Autor mit der Ideengeschichte, indem er detailliert vorführt, dass strukturell entsprechende Auffassungen in Kosmologien formuliert worden sind, und zwar in der nominalistischen von Ockham bzw. in der rationalistischen von Leibniz. Die diversen „Schulen“ des ökologischen Diskurses entpuppen sich, im Hinblick auf ihre Individualitätsauffassung, als Varianten und Mischformen dieser Kosmologien.

Mit dieser Arbeit liegt eine fundierte Analyse einer ganzen Reihe populations- und synökologischer Theorien und ihres *context of discovery* vor. Sie liefert präzise und differenzierte begriffliche Mittel, um weitere Kontroversen nicht nur in der Biologie, sondern z. B. auch im Umwelt- und Naturschutz besser zu verstehen.

Dr. Thomas Kirchhoff, Jg. 1967, studierte Landschaftsplanung und Philosophie in Berlin. Seit 2000 ist er wissenschaftlicher Mitarbeiter am Lehrstuhl für Landschaftsökologie der TU München.

ISBN 978-3-931472-15-3