

1. Jakob von Uexkülls biologische Schriften – 100 Jahre später

›Wenn wir vor einer blumenübersähten, bienendurchsummten Wiese stehen, über die Schmetterlinge gaukeln, Libellen dahinschwirren, über deren Grashalme Heuhüpfer ihre großen Sprünge machen, wo Mäuse dahinhuschen und Schnecken langsam daher kriechen – dann werden wir uns unwillkürlich die Frage stellen: Bietet die Wiese den Augen so verschiedener Tiere den gleichen Anblick dar wie unserem Auge? Darauf wird der naive Mensch ohne weiteres antworten: ›Gewiß – es ist doch immer die gleiche Wiese, die von allen angeschaut wird.‹ Ganz anders lautet die Antwort des überzeugten Anhängers Loebs. Da alle Tiere bloße Mechanismen sind, die durch physikalische oder chemische Wirkungen hin- und her gelenkt werden, besteht die Wiese aus einem Gewirr von Ätherwellen und Luftschwingungen, von chemisch fein-verteilten Stoffwolken und mechanischen Berührungen, die von Gegenstand auf Gegenstand wirken. Gegen beide Auffassungen der Wiese wendet sich die Umweltlehre, denn weder sieht – um nur ein Beispiel hervorzuheben – die honigsammelnde Biene die Wiese mit menschlichen Augen, noch ist sie fühllos wie eine Maschine.‹

Jakob von Uexküll (1864–1944) (1:124)

Der Kontext – das Problem der biologischen Gestaltungsbildung

Im 18. Jahrhundert stand im Zentrum des Spannungsfelds zwischen mechanistischen und vitalistischen Erklärungen der Biologie das Problem der Gestaltungsbildung bei der Entwicklung des Embryos. Die ältere, von Charles Bonnet (1720–1793) und Albrecht von Haller (1708–1777) vertretene Einschachtelungstheorie war davon ausgegangen, dass jede Gestalt im Verborgenen und Kleinen schon von vorneherein vorhanden sei (wie russische Puppen in der Puppe) und dass Entwicklung im Grunde nur Entfaltung präexistierender Strukturen sei, ein rein mechanischer Vorgang. Aufgrund seiner Beobachtungen der Entwicklungen des Huhns im Ei vermutete Caspar Friedrich Wolff (1734–1794), dass die tatsächliche Entwicklung ganz anders verläuft als das Konzept der Entfaltung behauptet hatte und dass dabei eher Lebenskräfte und Prinzipien jenseits der Gesetze der Mechanik eine Rolle spielen. Wolffs These der Epigenese, der Neubildung der Strukturen in jeder Generation – eine Erkenntnis, die Aristoteles selbstverständlich gewesen

und die dann im 18. Jahrhundert einer simplen mechanistischen Denkweise geopfert worden war – fand erst Jahrzehnte später in aufeinanderfolgenden Auflagen des *Handbuchs der Naturgeschichte* von Johann Friedrich Blumenbach (1752–1840) und seiner Postulierung eines besonderen ›Bildungstriebes‹ allgemeine Anerkennung. Blumenbach hatte den Bildungstrieb zunächst als artspezifisches naturgesetzliches Gestaltungsprinzip interpretiert (1788), später eher als eine biologische Ursache der Strukturbildung angesehen (1791). Beide Versionen kommen in heutiger Sicht der biologischen Wirklichkeit und der frühen Unterscheidung von Genotyp und Phänotyp sehr nahe: der für die biologische Entwicklung spezifische Steuerungsmechanismus der Strukturbildung beruht auf genetischen Faktoren, auf in der DNS gespeicherten Informationen; die Ausbildung räumlicher Strukturen in jeder Generation beruht außerdem auf epigenetischen Prozessen der Selbstorganisation.

Will man Jakob von Uexkülls Denken verstehen (1–5), muss man die Situation sehen, in der sich die Biologie Ende des 19./zu Beginn des 20. Jahrhunderts befand (6–8). Charles Darwin (1809–1882) sah die Ursache für die Entstehung der Arten zum einen in der Variabilität der Arten aufgrund zufälliger Mutationen und zum andern im Zufall der natürlichen Zuchtwahl, die durch den Kampf um das Daseins erzeugt wurde und das *survival of the fittest* bewirkt (6).

Der Darwinismus hatte sich um die Jahrhundertwende weitgehend in Spekulationen verloren. Der Zoologe Ernst Haeckel (1834–1919), einer der eifrigsten Vertreter des Darwinismus in Deutschland, kritisierte, dass Darwin nichts zur Entstehung einzelliger Organismen gesagt habe, und versuchte in seinem Buch *Natürliche Schöpfungsgeschichte* (1868) die Entstehung der Welt aus beseelten Uratomen zu erklären, stieß aber mit seinen weit über die Evolutionslehre Darwins hinausgehenden Schlussfolgerungen auf heftigen Widerstand. Der Zoologe Karl Ernst von Baer (1792–1876) begründete eine von Darwin abweichenden Entwicklungslehre, die die Leistungen des Protoplasmas der Eizelle in den Vordergrund stellte. Der Biologe Hans Driesch (1867–1941), Schüler und später Gegner Ernst Haeckels, hatte aufgrund seiner Experimente an frühen Stadien der Seeigelkeime den Aristotelischen Begriff der *Entelechie* als gestaltenden Naturfaktor wieder aufgegriffen. Hans Spemann (1869–1941), Zoologe und experimenteller Entwicklungsforcher, hatte bei seinen Verpflanzungen von Zellen eines Keimlings im Gastrulastadium in die Mundgegend von Kaulquappen und Tritonlarven und den dabei entstandenen Missbildungen festgestellt, dass die verpflanzte Knospe dem Bedeutungsbefehl des Wirtsgewebes folgt, in der Formbildung aber die mütterlichen Anlagen zur Geltung bringt (1:117).

Der Arzt und Physiologe Johannes von Müller (1801–1858) stellte mit seinen sinnesphysiologischen Untersuchungen und seinem Begriff der spezifischen Sinnesenergie eine mächtige Anregung in von Uexkülls Denken dar. J. von Müllers Schüler Emil Du Bois-Reymond (1818–1896) und Hermann von Helmholtz (1821–1894) waren dagegen Anhänger einer mechanistisch-physikalischen Deutung, die die philosophische Debatte um die Jahrhundertwende dominierte (7,8). Driesch hatte mit seiner Wiederverwendung des Begriffs *Entelechie* dazu beigetragen, dass im Streit um die Auffassung des Lebendigen neben der herrschenden mechanistischen Ansicht die andere Möglichkeit, der Vitalismus, mit neuer Kraft zur Geltung kam.

Jakob von Uexkülls eigenständige Position in den naturwissenschaftlichen Kontroversen

Im Streit zwischen der dominierenden mechanistischen Sichtweise und neovitalistischen Interpretationen vertrat Jakob von Uexküll eine eigenständige Position. Ihm ging es als Biologe um zwei unterschiedliche Perspektiven, zum einen um die konkrete Perspektive des Lebens einzelner Tierarten und zum andern um die grundsätzliche Perspektive der Biologie als Lehre von der Eigenständigkeit des Lebendigen. Wie aus seinen Büchern *Umwelt und Innenwelt der Tiere*, *Theoretische Biologie* und *Streifzüge durch die Umwelten von Tieren und Menschen* (2,3,1) ersichtlich, war ihm wichtig, diese beiden Perspektiven gleichzeitig in ihrer Unterschiedlichkeit *und* in ihrer wechselseitigen Verflechtung zu sehen. Der Ansicht der Maschinentheoretiker, »ein Tier sei nichts anderes als eine Auswahl geeigneter Merkmale und Werkzeuge, die durch einen Steuerapparat zu einem Ganzen verbunden sind« (1:21) stellte er übermaschinelle Eigenschaften des Lebensstoffes, des Protoplasmas, entgegen und betonte, »dass das Leben des vielgestalteten Organismus nicht die Resultante von chemisch-physikalischen Ursachen sei« (2:27), dass im Organismus »ein planmäßig gefügtes Ganzes« vorliege, und dass dieser Plan in der Eizelle bereits Wirklichkeit ist und in ihrer Selbstentfaltung in Erscheinung tritt.

Uexküll bedauert, dass die Entdeckungen Gregor Mendels (1822–1884) zu dessen Lebzeiten nicht verstanden wurden und in Vergessenheit gerieten. »Die durch Mendel neu eingestellte Weltbetrachtung, die uns zwingt, ein jedes Lebewesen [...] in Teilhandlungen zu zerlegen, hätte der Biologie, die sich nun auf ihr ausschließlich gehörige Elemente stützen konnte, die Möglichkeit geboten, sich gegen die Darwinsche Weltmaterialisierung siegreich zu behaupten.« (3:245) »Die Augen der Naturforscher hatten sich gegen alle Naturfaktoren, die nicht materieller Art waren, verschlossen. In der vordarwinschen Periode hätten sich zwei Forscher, die die Lebewesen untersuchten, noch darüber streiten können, welche Eigenschaften der Tiere auf selbständige Teilhandlungen des Keimplasmas zurückzuführen seien. Nach Darwin [1809–1882 (Einführung O.L.)] war die Annahme von Handlungen der Natur überhaupt untersagt, es gab nur noch mechanische oder chemische Prozesse.« (3:246) Uexküll beschäftigte sich mit dem Rätsel, wie aus dem Keim ein Körperflege entsteht, und dem Problem, »dass eine jede räumliche Beziehung des Körpers durch einen besonderen Prozess (Formprozess) geschaffen wird.« (3:244) »Spricht man gewisse Stoffe als Auslöser der Formprozesse an, so müssen diese ihrerseits eine feste Stellung im Raum zueinander einnehmen, um die räumlichen Verknüpfungen zu bewirken [...]. Das einzige Agens, das die gleiche Fähigkeit, Formprozesse auszulösen, besitzt, ohne selbst an eine bestimmte Form im Raum gebunden zu sein, sind unsere Impulse. Auch sie sind unräumliche Veranlasser räumlicher Vorgänge.« (3:245) Der Gang der genetischen Forschungen hat bestätigt, »dass in den Chromosomen der Keimzelle reihenweise angeordnete Erbfaktoren zu suchen sind, deren Anordnung durch [Mendels (Einführung O.L.)] ingenios angestellte Kreuzungen ermittelt wurde.« (3:247)

Der Unterschied zwischen Maschine und Organismus

In seinem Buch *Umwelt und Innenwelt der Tiere* (2) geht es Jakob von Uexküll u.a. darum, ›den Begriff des Organismus [...] und seine Beziehungen zum Begriff Maschine, mit der er so häufig verwechselt wird, klarzulegen. Man wird, ohne beiden Begriffen Gewalt anzutun, die Maschinen als unvollkommene Organismen ansprechen können, weil alle prinzipiellen Eigenschaften der Maschine sich bei den Organismen wiederfinden. Dagegen ist es unmöglich, die Organismen ohne weiteres als Maschinen zu bezeichnen. [...] Jene Eigenschaften der Organismen, durch welche sie den Maschinen überlegen sind, kann man passend als übermaschinelle Eigenschaften bezeichnen. Unter diesen sind am leichtesten erkennbar die Formbildung und die Regeneration. Das sind beides Eigenschaften, welche die Entstehung der Organismen betreffen, die ja zweifellos ganz anders verläuft als diejenige der Maschinen.‹ (2:11) ›Die Maschinen sind alle von Menschen gemacht, die Organismen entstehen aus sich selbst. Darin liegt ihre hauptsächliche übermaschinelle Fähigkeit.‹ (2:12ff)

Diese übermaschinelle Fähigkeit, dass jedes Tier aus einem undifferenzierten Keim entsteht, und erst nach und nach Struktur gewinnt, macht für Uexküll den fundamentalen Unterschied zur Maschine aus. ›Der Mechanismus jeder beliebigen Maschine, z.B. unserer Taschenuhr, wird immer zentripetal aufgebaut, d.h. die einzelnen Teile der Uhr, wie Zeiger, Feder und Räder müssen immer erst fertiggestellt werden, um dann einem gemeinsamen Mittelstück angesetzt zu werden. Im Gegensatz dazu geht der Aufbau eines Tieres, z.B. eines Tritons, immer centrifugal von einem Keim aus, der sich zur Gastrula umformt und dann immer neue Organknospen ansetzt.‹ (1:118-19)

›Wenn wir die Entstehung eines Tieres beschreiben wollen, so fassen wir sie in eine Regel, welche die zeitlichen Folgen der einzelnen Phasen festlegt. Im Gegensatz zum Bauplan, der eine räumliche Darstellung der Vorgänge gibt, gibt die Bildungsregel eine Darstellung des zeitlichen Ablaufes aller Vorgänge.‹ (2:12ff) ›Die übermaschinelle Regulation tritt als dritter Faktor neben die Formbildung und die Regeneration.‹ (2:26). Alle drei Faktoren sind ›Leistungen, die sich auf die Ausbildung und Erhaltung des Bauplans beziehen, welcher die einzelnen Teile zu einem Ganzen verbindet.‹ (2:26)

Da man – nach Uexküll – ›die ausgebildeten höheren Tiere mit Maschinen vergleichen kann, so durfte man annehmen, dass die Einzelligen sich ebenfalls mit Maschinen vergleichen lassen müssen. Hier trat nun die große prinzipielle Schwierigkeit ein, die in den 80 Jahren der Geschichte des Protoplasmas eine so verhängnisvolle Rolle gespielt hat. Die Schwierigkeit, die sich am prägnantesten in die Worte fassen lässt: Kann es flüssige Maschinen geben?‹ (2:14) Jakob von Uexküll (1864–1944) bezieht in der Debatte um das Protoplasmaproblem Position und unterstreicht die umfassende Bedeutung des Protoplasmas als gemeinsames Lebenselement aller Zellen. ›Wir müssen [...] den lebenden Zellen, abgesehen von der Molekularstruktur der organischen Verbindungen, welche sie enthält, noch eine andere und in anderer Weise komplizierte Struktur zuschreiben, und diese ist es, welche wir mit dem Namen Organisation bezeichnen.‹ (2:16) Jakob von Uexküll grenzt sich hier von Hans Drieschs *Entelechie* und Karl Ernst von Baers *Zielstrebigkeit* ab, er fragt: ›Benötigt die Eichel einen Instinkt, um eine Eiche zu werden, oder arbeitet eine Schar Knochenbildungszellen instinktmäßig, um einen Knochen zu formen? Wenn man das verneint und statt des Instinktes einen *Naturplan* als ordnenden Faktor einsetzt,

so wird man auch im Weben eines Spinnnetzes oder im Nestbau der Vögel das Walten von Naturplänen erkennen, da in beiden Fällen von einem individuellen Ziel keine Rede ist.« (1:65-66) An anderen Stellen spricht er vom Naturfaktor *Planmäßigkeit*, der die Impulsfolge in der Entwicklung von Organismen regelt, betont die fundamentale Rolle des *Bauplans* für die Passung von Organismus und Umwelt, und sieht die räumliche und zeitliche Entfaltung des Organismus höherer Tiere – dabei Formulierungen von Karl Ernst von Baer aufgreifend – als eine *Partitur* und eine *Melodie*.

Jakob von Uexkülls Einführung des Subjekts in die Biologie

›Für den Physiologen ist ein jedes Lebewesen ein Objekt, das sich in seiner Menschenwelt befindet. Er untersucht die Organe der Lebewesen und ihr Zusammenwirken, wie ein Techniker eine ihm unbekannte Maschine erforschen würde. Der Biologe hingegen gibt sich davon Rechenschaft, dass ein jedes Lebewesen ein *Subjekt* ist, das in einer eigenen Welt lebt, deren Mittelpunkt es bildet. Es darf daher nicht mit einer Maschine, sondern nur mit dem die Maschine lenkendem Maschinisten verglichen werden.« (1:24). ›Die Tiere werden – in der Sicht der Maschinentheoretiker – zu reinen Objekten gestempelt. Dabei vergisst man, dass man von Anfang an die Hauptsache unterschlagen hat, nämlich das Subjekt, das sich der Hilfsmittel bedient, mit ihnen merkt und mit ihnen wirkt.« (1:21) Uexküll geht es um die Einführung des Subjekts in die Biologie, er will ›Tiere nicht mehr als bloße Objekte, sondern als Subjekte ansprechen, deren wesentliche Tätigkeit im Merken und Wirken besteht. Damit aber ist bereits das Tor erschlossen, das zu den Umwelten führt, denn alles, was ein Subjekt merkt, wird zu seiner *Merkwelt*, und alles, was es wirkt, zu seiner *Wirkwelt*. Merkwelt und Wirkwelt bilden gemeinsam eine geschlossene Einheit, die Umwelt.« (1:22)

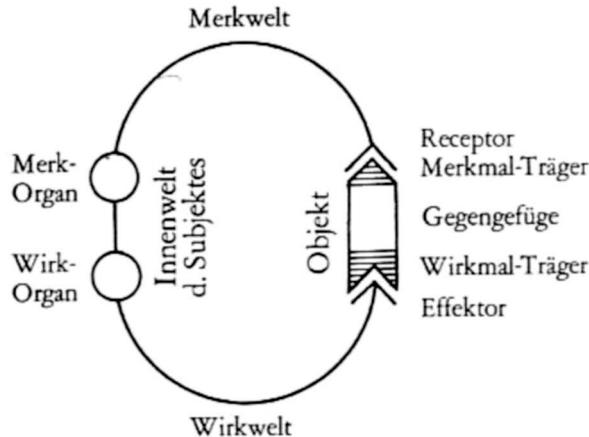
Er schreibt: ›Unsere anthropozentrische Betrachtungsweise muss immer mehr zurücktreten und der Standpunkt des Tieres der allein ausschlaggebende werden. Damit verschwindet alles, was für uns als selbstverständlich gilt: die ganze Natur, die Erde, der Himmel, die Sterne, ja alle Gegenstände, die uns umgeben, und es bleiben nur noch jene Einwirkungen als Weltfaktoren übrig, die dem Bauplan entsprechend auf das Tier einen Einfluss ausüben.« (2:6) Es geht ihm darum, ›Die Bedeutung des Bauplans möglichst eindringlich vor Augen zu führen und an einzelnen Beispielen zu zeigen, wie Umwelt und Innenwelt durch den Bauplan miteinander zusammenhängen.« (2:7)

Der Funktionskreis: die Einbettung des Subjekts in die Umwelt

Anhand seines Schemas des Funktionskreises (1:27) zeigt Jakob von Uexkülls, wie Subjekt und Umwelt ineinander eingepasst sind und ein planmäßiges Ganzes bilden. Über verschiedene Sinnesrezeptoren werden bei höheren Tieren Merkmale der Umwelt über Nervenbahnen zum *Merkorgan* im zentralen Nervensystem transportiert, wo Netzwerke von Nervenzellen als Zeichen oder Repräsentationen für die Dinge in der Umwelt mit motorischen Netzwerken als *Wirkorgan* interagierend eine zunächst Gegengefüge (1:27),

später *Innenwelt* genannte Sphäre des Subjekts bilden, die auf Effektoren, z.B. Muskelzellen, einwirkt.

Abb.1: Schema des Funktionskreises von Jakob von Uexküll (3:158).



Über Verknüpfungen in der Innenwelt (Emotionen, Lernen u.a.m.) greift das Subjekt höherer Tiere handelnd in seine Umwelt ein. Bei niederen Tieren, die kein zentrales Nervensystem besitzen und keine Innenwelt haben, sind Rezeptoren für Merkmale mit motorischen Effektoren im Sinne eines sensomotorischen Reflexbogens miteinander gekoppelt. »Alle Tiersubjekte, die einfachsten wie die vielgestaltigsten, sind mit der gleichen Vollkommenheit in ihre Welten eingepasst. Dem einfachen Tiere entspricht eine einfache Umwelt, dem vielgestaltigen eine ebenso reichgegliederte Umwelt« (1:27) und: »Jedes Subjekt spinnt seine Beziehungen wie die Fäden einer Spinne zu bestimmten Eigenschaften der Dinge und verwebt sie zu einem festen Netz, das sein Dasein trägt. Welcherart die Beziehungen zwischen Subjekt und den Objekten seiner Umgebung sein mögen, stets spielen sie sich außerhalb des Subjektes ab, woselbst wir die Merkmale zu suchen haben. Die Merkmale sind daher immer irgendwie räumlich gebunden, und da sie in bestimmter Reihenfolge einander ablösen, sind sie auch zeitlich gebunden.« (1:31) – ein Aspekt, den Thompson in seinem Buch *Mind in Life* (9) aufgegriffen und weiter ausgeführt hat (s.u.).

Jakob von Uexküll bezweifelt, ob man den Objekten in der Umwelt eines Tieres eine objektive Wirklichkeit zusprechen kann. »Die Dinge sind im Tierleben Träger von Bedeutungen« (1:9). Relevant sind »reine subjektive Wirklichkeiten in den Welten; [...] die objektiven Wirklichkeiten der Umgebung treten nie als solche in den Welten auf. Sie werden stets in Merkmale oder Merkbilder verwandelt und mit einem *Wirkton* versehen, der sie erst zu wirklichen Gegenständen macht, obgleich vom Wirkton nichts in den Reizen vorhanden ist. Und schließlich lehrt uns der einfache Funktionskreis, dass sowohl Merkmale wie Wirkmale Äußerungen des Subjekts sind und die Eigenschaften der Objekte, die der Funktionskreis einschließt, nur als ihre Träger angesprochen werden können. So kommen wir dann zum Schluss, dass ein jedes Subjekt in einer Welt lebt, in der

es nur subjektive Wirklichkeiten gibt und die Umwelten selbst nur subjektive Wirklichkeiten darstellen.« (1:93)

An anderer Stelle beschreibt von Uexküll die subjektive Wirklichkeit höherer Tiere und des Menschen als Art Seifenblase: »Die Vögel, die umherflattern, die Eichhörnchen, die auf den Zweigen hin und her hüpfen, oder die Kühe, die auf der Wiese weiden, sie alle bleiben dauernd von ihrer den Raum abschließenden Seifenblase umgeben. Erst wenn wir uns diese Tatsache lebhaft vor Augen führen, werden wir auch in unserer Welt die Seifenblase erkennen, die einen jeden von uns rings umschließt. Dann werden wir auch alle unsere Mitmenschen von Seifenblasen umgeben sehen, die sich reibunglos durchschneiden, weil sie aus subjektiven Merkzeichen aufgebaut sind.« (1:46)

Jakob von Uexkülls bleibender Verdienst ist es, die Eigenständigkeit des Lebendigen herausgestellt zu haben. Gegen angesehene und ausgezeichnete Naturforscher seiner Zeit, die er in Analogie zu farbenblind Menschen als bedeutungsblind bezeichnet, verteidigt er seine *Bedeutungslehre* (1:104). Seine Sicht der Biologie als Lehre vom Lebendigen und seine Betonung der Einheit von Subjekt und Umwelt und seine philosophische Auseinandersetzung mit Kants (1724–1804) Erkenntnistheorie in seiner *Theoretischen Biologie* (3) fundieren eine eigenständige Position gegenüber dem Darwinismus-, Materialismus- und Ignorabimus-Streit des 19. Jahrhunderts (6–8).

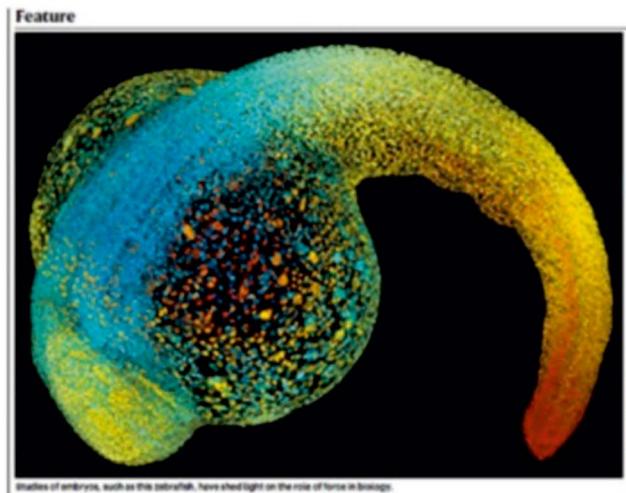
Jakob von Uexkülls Schriften 100 Jahre später

Bei der Re-Lektüre von Jakob von Uexkülls biologischen Schriften und parallelem Blättern in renommierten Journalen wie *Nature* und *Science* bin ich auf aktuelle biologische Erkenntnisse gestoßen, die mir die überraschende Aktualität Uexküll'scher Gedanken bewusst machten. In einem 2021 erschienenen Review zu *Life force* (10) werden aktuelle Befunde im Kontext der alten Spemann'schen Forschungen an Embryonen dargestellt. Jakob von Uexküll hatte im Kapitel 6 der *Theoretischen Biologie* »Die Entstehung der Lebewesen« festgestellt, dass »zu Beginn der Ausgestaltung des Keims kein Gefüge, wohl aber eine Regel im Keim vorhanden ist« (3:220) und die Frage, wie eine Regel auf das Protoplasma des Keims wirkt, hatte er – bei dem damals noch vagen *neuen Naturfaktor*, den Johannsen *Gen* genannt hatte – von *Impulsen* gesprochen, diese als »unräumliche Veranlasser räumlicher Vorgänge« (3:245) angesehen und ihnen einen »immateriellen Charakter« (3:220) zugeschrieben und bezüglich der »übermaschinellen Fähigkeiten des Protoplasma« die Ansicht vertreten, dass die Regel bzw. der Naturfaktor »die Impulsfolge des Protoplasmas ordnet« (3:220). 100 Jahre später ist der neue Naturfaktor *Gen* vergleichsweise besser charakterisiert, statt von Regeln spricht man vom Informationsgehalt bestimmter Gene und statt von der Impulsfolge, die das Protoplasma ordnet, spricht man davon, dass *Regulatorgene* das Ablesen bestimmter Gene regulieren.

Einige Seiten weiter schreibt von Uexküll: »Will man [bei der Zellteilung (Einfügung O.L.)] für die Bildung der genetischen Bausteine einen chemischen Prozess verantwortlich machen, so müsste man auf chemotropische Wirkungen bestimmter Zellen auf ihre Nachbarzellen schließen und auf diese Weise ein chemisches Geheimgefüge ersinnen, das vielleicht allen Ansprüchen gerecht würde.« (3:233). Die die Regeln der Ausgestaltung des Keims ausmachenden Faktoren, das Uexküll'sche *chemische Geheimgefüge*, das sind –

wie in *Life force* (10) aktuell dargestellt – Konzentrationsgradienten bestimmter Stoffe, die von den Zellen und Nachbarzellen registriert (>bemerkt<) werden und die bestimmte Wirkungen zur Folge haben.

Abb.2: Titelseite einer 2021 in Nature erschienenen Arbeit, die Jakob von Uexkülls These von chemotropischen Wirkungen auf Zellen bestätigt (10:186).



Studies of embryos, such as this zebrafish, have shed light on the role of force in biology.

Life force

Scientists are pushing forward their understanding of the role of mechanical forces in the body, from embryo to adult. By Amber Dance

At first, an embryo has no front or back, head or tail; it's a simple sphere of cells. But soon enough, the smooth clump begins to change. Fibers of actin and myosin contract, pulling the body parts apart. Cells then begin to take up their positions in characteristic body shapes of cells fold origami-style, building a heart, a gut, a brain. None of this could happen without forces that squeeze, bend and reshape the growing animal into shape. Even when it reaches adulthood, its cells will continue to respond to pushing and pulling – by each other and from the environment.

Yet the manner in which bodies and tissues

take form remains “one of the most important, and still poorly understood, questions of our time”, says developmental biologist Amy Shyer, who studies morphogenesis at the Rockefeller University in New York City. For decades, researchers have focused on genes, in which genes and other biomolecules shape bodies, mainly because the tools to analyse these signals are readily available and always improving. Mechanical forces have received much less attention.

But considering the genes and biomolecules is “like trying to write a book without half the letters of the alphabet”, says Xavier Trepat, a mechanobiologist at the Institute for Bioengineering of Catalonia in Barcelona, Spain.

Over the past 20 years, more scientists have started paying attention to the importance of mechanics across a variety of developmental stages, organs and organisms. Researchers investigate different types of forces, which cells experience, respond to and generate from. They have done so by inventing biophysical tools and tricks, incorporating lasers and microscopes, magnetic particles and custom-built microscopes. Most researchers are probing mechanical signals using cells or tissues cultured in a dish, but a few groups are studying whole animals, and sometimes they find different principles at work from those apparent in isolated tissues. These in one sense come with many challenges – such as

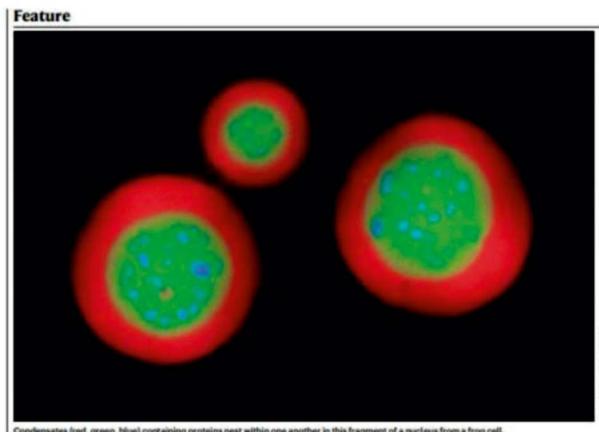
10:186 | Nature | Vol 590 | 14 January 2021

© 2021 Springer Nature Limited. All rights reserved.

Auch andere Arbeiten in *Nature* und anderen Journals belegen Uexkülls Genialität und Aktualität. Seine im *Protoplasmaproblem* (2:11-32) dargestellte Erörterung von Maschine und Organismus hat er – wie oben erwähnt – auf die provokante Frage >Kann es flüssige Maschinen geben?< heruntergebrochen. In *Amoeba Terricola* (2:32-39), >einem in feuchtem Moos und auf modrigem Grund [lebendes (Einfügung O.L.)] winziges Tierlein, das >in seiner Form und seinen Bewegungen einem verunreinigten Tropfen [gleicht (Einfügung O.L.)], der langsam den Rand eines Tellers hinabrollt< (2:32), beobachtet er, wie Nahrungsmittel >langsam ins Innere der Amöbe hineingezogen< werden. Dabei >geht die Erweichung des Protoplasmas [im Bereich der Schichtungsstruktur im Ektoplasma

(Einfügung (O.L.)] in der nächsten Umgebung der Nahrung dauernd weiter, bis diese im Endoplasma angelangt ist. Die Erweichung muss bis zur völligen Verflüssigung fortschreiten, um die feste Nahrung durchzulassen. Das Ektoplasma stellt sich gleich darauf wieder her. [...] Die Eigenschaft, Strukturen entstehen und wieder verschwinden zu lassen, ist ja die Kardinaleigenschaft des Protoplasmas. (2:34-35) Heutige Zellforscher sprechen von *liquid-liquid-phase-separation*, Phase-separierten Tröpfchen und biomolekularen Kondensaten (11), die fusionieren und sich wieder separieren können, die dynamische Kompartimente bilden, d.h. Strukturen, die wieder verschwinden, wenn sie nicht mehr benötigt werden.

Abb.3: Titelseite einer 2022 in Nature erschienenen Arbeit, die Jakob von Uexkülls Beobachtung einer bedarfsweisen Herstellung von Zellorganellen bestätigt und verallgemeinert (11:24).



THE SHAPE-SHIFTING BLOBS THAT RULE BIOLOGY

More than a decade ago, scientists started finding peculiar droplets inside cells. Now researchers are trying to work out how these ubiquitous beads form and what they do. By Elie Dolgin

For years, if you asked a scientist how they pictured the inner workings of a cell, they might have spoken of a highly organized factory with different departments each performing specialized tasks in delineated assembly lines.

Ask now, and they might be more inclined to compare the cell to a chaotic open-plan office, with no demarcating zones where different types of cellular machinery go to complete a task and then scatter to other regions.

Everywhere scientists look in cells, throngs of proteins and RNA seem to be sticking together, coalescing into transient clusters that meet their surrounding environment. These dynamic compartments allow cells to perform essential functions, ranging from gene control and DNA repair to waste disposal and stress responses. They are often fleeting, and are unboundedly an enclosing membrane, unlike many other cellular components, such as organelles, which are membrane-bound. When a droplet is no longer needed, it vanishes. These transient beads are created by a

process called phase separation, which involves groups of molecules segregating themselves from the rest of the cell interior or the way they interact. The idea became popular among biologists a decade ago, with the number of relevant publications increasing by some 50% each year since about 2017. Biologists have invoked phase separation to explain aspects of how embryos develop, how neurons communicate, how immune systems defend against microorganisms, and much more. And when the process goes awry, diseases from cancer and diabetes to autism spectrum disorder and

Uexküll hatte an *Paramaecium* (Pantoffeltierchen) beobachtet, dass die Pseudopodienbildung von Pantoffeltierchen mit der passageren Bildung von tubulären Strukturen im Protoplasma einhergeht, die nach vollzogener Fortbewegung und Erreichen eines Ruhezustands wieder abgebaut werden. Der Befund, dass passagere Strukturen gebildet

werden, um bestimmte Zellfunktionen zu erfüllen und dass diese nach getaner Arbeit wieder abgebaut werden können, scheint Dolgin zufolge eine Fähigkeit darzustellen, die *allen* Zellen zukommt (11). Uexküll hatte ferner beobachtet, dass die Fortbewegung von *Paramaecium* in gerader Richtung »durch eine dauernde Drehung um die Längsachse beim Schwimmen« (2:41) ermöglicht wird und dass die Wimpern dabei »in schräger Richtung von links vorne nach rechts hinten [schlagen] (Einfügung O.L.)]. Dadurch wird der Körper gleichzeitig nach vorne getrieben und um seine eigene Längsachse gedreht.« (2:41). In aktuellen Publikationen ist die Geschwindigkeit der Bewegung von begeißelten Bakterien von Zusammensetzung und Eigenschaften der kolloidalen Umgebung abhängig (12,13) – ein Beispiel, wie implizite Uexküll'sche Konzepte der Eingebundenheit von Organismen in ihre Umwelt aktuelle Forschungsfragen bestimmen. Auch für Uexkülls Ausführungen zu Jennings »Vermeidungsreaktion« von Pantoffeltierchen (2:43) und seine Beobachtung einer »dreiphasischen Ausweichsreaktion« »zurück – seitwärts – vorwärts« (2:43) finden sich aktuelle Belege durch Untersuchungen am ortgebundenen einzelligen Ciliaten *Stentor roeseli* (14). Diese und andere Untersuchungen haben die alte Frage, ob einzellige Lebewesen lernen können, wieder in den Fokus wissenschaftlicher Untersuchungen gerückt (15–18).

Egal, ob neu entdeckte massive DNA-Strukturen (19) oder die morphologische und funktionelle Variabilität der auch Uexküll interessierenden (1:113) Schleimpilze (20) oder die Rolle der vor 100 Jahren noch unbekannten Archeae beim Übergang von kernlosen Prokaryozyten zu Eukariozyten (21–22), solche aktuellen Befunde unterstreichen Jakob von Uexkülls Ansicht, dass Darwins These von zufälligen Mutationen und der Jahrtausenden dauernden Auslese zu simpel ist. Die Probleme der Evolution von einfachen zu komplexeren Einzellern sind viel komplizierter (23,24) als von Darwin oder Haeckel angenommen. Und die Vorstellung, dass der Mensch mit seinem Gehirn und seinem Bewusstsein die Spitze der Evolution darstellt, dürfen wir wohl ad acta legen. Was Schleimpilze können (20), dass Einzeller »lernen« und »handeln« können (15–18), das zeigt, dass wir das *Prinzip Leben* (25) noch immer nicht verstanden haben.

Beeindruckende Breite und Tiefe der Schriften Jakob von Uexkülls

Bei der Re-Lektüre der *Streifzüge durch die Umwelten von Tieren und Menschen* fiel mir etwas auf, dem ich bei der Erstlektüre keine Beachtung geschenkt hatte. Dem 2. Teil des Buchs, der *Bedeutungslehre*, hat Jakob von Uexküll eine Widmung vorangestellt, die ich wegen ihres Muts bewundere und der ich großen Respekt zolle: »Meinen wissenschaftlichen Gegnern zur freundlichen Beachtung empfohlen« (1:104). Dies zu schreiben und dann einleitend (1:160) dem namhaften Zoologen und Philosophen Max Hartmann, der ihn der Irreführung des Publikums bezichtigt hatte, entgegenzuhalten, dass dieser Vorwurf auf einem ähnlichen konstitutionellen Mangel beruhe wie bei Farbenblindem, die bestimmte Farben nicht erkennen können, zeugt von Mut. Und fortzufahren, Hartmann sei »bedeutungsblind. Er steht dem Antlitz der Natur gegenüber da wie ein Chemiker vor der Sixtinischen Madonna. Er sieht wohl die Farben, aber nicht das Bild. Gewiss kann ein Chemiker bei der Farbenanalyse sehr weit kommen, mit dem Bilde hat es nichts zu tun (1:160)« spricht für Uexkülls kämpferische Eigenständigkeit im Streit der wissenschaft-

lichen Positionen. Da vertritt einer, der die Breite seiner Untersuchungen z.T. mit eigenen Mitteln finanziert hat, einer der ein bescheiden ausgestattetes Umweltinstitut geleitet hat, seine in Jahrzehntelangen Untersuchungen gewonnenen Überzeugungen gegenüber mächtigen Universitätskoryphäen! Chapeau – das imponiert mir sehr.

Mein Respekt ist auch der Breite seiner Untersuchungen (Amöbe, Seeigel, Qualle, Schleimpilz, Umwelten vieler verschiedener Tiere), der konkreten Perspektive des Lebens verschiedenster Einzeller sowie niederer und höherer Tierarten geschuldet, dem – wenn man so will – Weitwinkelobjektiv, den offenen Augen und dem offenen Geist, mit dem er die Fülle der Natur betrachtet (1–3). Mir imponiert darüber hinaus der Tiefgang, die grundsätzliche Perspektive der Biologie als einer Lehre von der Eigenständigkeit des Lebendigen, das, was seine *Theoretische Biologie* (3) auszeichnet. Jakob von Uexküll war nicht nur *up to date* und kannte den philosophischen Diskurs seiner Zeit, er vertrat auch brillant eine eigenständige Position in diesen Debatten. Er wusste, dass Kants Philosophie an die Naturgesetze von Physik und Kosmologie anknüpft. Er wollte zu Kants erkenntnistheoretischer These, dass es vor aller Erfahrung (*a priori*) vorhandene Formen unserer Erkenntnis zu Raum und Zeit gibt, auch biologische *a priori*-Bedingungen der Möglichkeit von Erkenntnis hinzufügen. Er schreibt: »Wir müssen daher in diesem Punkte die Lehre Kants erweitern und feststellen, dass es Formen für alle Arten von Qualitäten gibt, die gänzlich *a priori* vorhanden sind und aller Erfahrung vorausgehen, und die jeder Qualität, sobald sie auftritt ihren festen Platz innerhalb eines Systems anweisen« (3:109). Uexküll unterscheidet »feste Formen für jedes Qualitätsmaterial wie Töne, Farben und Gerüche und innerhalb jeder Form eine absolute und vor aller Erfahrung gegebene Skala der Intensität der betreffenden Qualität (Farbenskala, Tonskala, Geruchsskala). Johannes von Müllers (1801–1858) sinnesphysiologische Untersuchungen fortschreibend, stellt von Uexküll die Gesetzmäßigkeiten im Qualitätenkreis der Farben dar und veranschaulicht die Verwandtschaftsform der Töne am Modell einer »siebenkantigen Säule ..., an deren Kanten wir die ganzen Töne spiralförmig anbringen, so dass die Töne, die um eine Oktave verschieden sind, untereinander zu liegen kommen« (3:101). Es sind diese biologischen Feinheiten und Details, mit denen Jakob von Uexküll die Sinnesqualitäten als *a-priori*-Erfahrungen fundiert und sie als »Merkzeichen« für »Merkmale der Welt« charakterisiert. Diese seine Erkenntnis bildet die Grundlage für seinen Funktionskreis aus Merkorganen und Wirkorganen, über die jede Zelle in ihre Umgebung und jedes Tier in seine spezifische Umwelt eingebunden ist. Und die Ausstattung mit bestimmten »festen Formen für jedes Qualitätsmaterial« bestimmt, wie die subjektive Welt eines jeden Organismus, sei es Einzeller, Tier oder Mensch, aussieht.

Meine Resonanz auch in philosophischen Fragen beruht auf Jakob von Uexkülls experimentell begründeter und konzeptionell stringenter Sicht der Besonderheiten des Lebendigen. Zwar haben auch andere Biologen Bausteine zu Besonderheiten des Lebendigen beigetragen, aber die Leidenschaft, mit der Jakob von Uexküll für das Fundierende der Biologie, für eine *Theoretische Biologie* (3) kämpfte, hat nach ihm nur ein anderer geteilt, Hans Jonas (1903 – 1993) mit seinem Buch *Das Prinzip Leben* (25). Über das Lebenswerk als Ganzes hinaus bewundere ich auch Jakob von Uexkülls Kunst der Begriffsbildung. Die Kontroverse zwischen Maschine und Organismus im *Protoplasmaproblem* auf den Knackpunkt zu bringen »Kann es flüssige Maschinen geben?« ist einfach genial und Begriffe wie *Naturfaktor Planmäßigkeits*, *Passung*, *Merkorgan* (Rezeptor auf zellulärer Ebene)

ne, Sinnesorgan auf organismischer Ebene) sind zielführend und auch 100 Jahre später noch passend. Meine Bewunderung für J. von Uexkülls Kunst gilt auch dem schmalen Buch *Der unsterbliche Geist in der Natur* (4), 1947 aus dem Nachlass erschienen, in dem er die naturphilosophischen Debatten seiner Zeit literarisch brillant in einem Gespräch von 4 unterschiedlichen Freunden zusammengefasst hat (siehe Kapitel 3 zu Jakob von Uexkülls *Der unsterbliche Geist in der Natur* im Vergleich zu aktuellen 4E-Konzepten des Geistigen).

Schlussbetrachtung

Lektüre und Re-Lektüre von Jakob von Uexkülls biologischen Schriften waren und sind für mich der Schlüssel zum Verständnis des Denkstils und des biologischen Fundaments von Thure von Uexkülls Gedankengebäude. Sein Vater hat mit der Einführung des Subjekts in die Biologie, mit dem Funktionskreis aus Merkorganen und Wirkorganen und mit seiner Umweltlehre Besonderheiten der Biologie als Wissenschaft vom Lebendigen herausgestellt. Die väterliche Prägung mit Erläuterungen zur Lebenswelt des Regenwurms im Kindesalter, in Briefen mit den 30-jährigen Söhnen zu Kant und in der gemeinsamen Vater-Sohn-Publikation zweier Bücher spiegelt sich vielfach in Thure von Uexkülls Handeln und Schreiben. „Jede Wissenschaft steht in der Pflicht, eigene Orientierungsmodelle aufzustellen und Rechenschaft darüber abzulegen, was mit ihnen gewonnen wird oder verloren geht.“ (26:64) Das hat Jakob von Uexküll für die Biologie getan und Thure von Uexküll für die Medizin. Die Transformation väterlicher Grunderkenntnisse in die Medizin, die Einführung des Subjekts in die Medizin, die Weiterentwicklung des Funktionskreises zum Situationskreis und doppelten Situationskreis des Arzt-Patienten-Verhältnisses und die Betonung des Attraktors *Bedeutung* für eine (über naturwissenschaftliche Kausalitäten hinausgehende) Sinn-Ordnung menschlichen Lebens, sein lebenslanges Engagement für eine humane Medizin, sind bleibende Verdienste Thure von Uexkülls.

Ich weiß von einem psychoanalytischen Psychosomatiker, dass er bei Thure von Uexküll einen ‚Vaterkomplex‘ vermutet hat. Nach der Re-Lektüre von Jakob von Uexkülls biologischen Schriften würde ich ihm heute fragend entgegnen, ob er eine ‚Biologie-Schwäche‘ habe und Jakob von Uexkülls biologische Schriften nicht kennen würde (1–5) und ob er vielleicht ‚bedeutungsblind‘ sei und für Bedeutungen und andere Sinn-Attraktoren kein Merkorgan habe.

Literatur

1. von Uexküll J., Kriszat G. Streifzüge durch die Umwelten von Tieren und Menschen. Ein Bilderbuch unsichtbarer Welten. Bedeutungslehre. Reinbek bei Hamburg: Rowohlt Verlag, Rowohlts Deutsche Enzyklopädie rde 13; 1956.
2. von Uexküll J. Umwelt und Innenwelt der Tiere. Julius Springer, Berlin, 1921. Nachdruck: London: Forgotten Books, FB & c Ltd, Dalton House; 2015.
3. von Uexküll J. Theoretische Biologie. Berlin: Julius Springer, 2. Aufl. 1928. Nachdruck: Frankfurt: Suhrkamp Verlag, suhrkamp taschenbuch wissenschaft stw 20; 1973.

4. von Uexküll J. *Der unsterbliche Geist in der Natur. Gespräche*. Hamburg: Christian Wegner Verlag; 1947.
5. von Uexküll Th. (Hg.). von Uexküll J. *Kompositionslehre der Natur. Biologie als un-dogmatische Naturwissenschaft. Ausgewählte Schriften*. Frankfurt a.M.: Propyläen/Ullstein Verlag; 1980.
6. Bayertz K, Gerhard M, Jaeschke W (Hg.). *Weltanschauung, Philosophie und Naturwissenschaft im 19. Jahrhundert, Band 2: Der Darwinismus-Streit*. Hamburg: Meiner; 2007.
7. Bayertz K, Gerhard M, Jaeschke W (Hg.). *Weltanschauung, Philosophie und Naturwissenschaft im 19. Jahrhundert; Band 1: Der Materialismus-Streit*. Hamburg: Meiner; 2007.
8. Bayertz K, Gerhard M, Jaeschke W (Hg.). *Weltanschauung, Philosophie und Naturwissenschaft im 19. Jahrhundert, Band 3: Der Ignorabimus-Streit*, Hamburg: Meiner; 2007.
9. Thompson E. *Mind in Life. Biology, Phenomenology, and the Sciences of Mind*. Cambridge/London: The Belknap Press of Harvard University Press; 2007.
10. Dance A. Life force – Scientists are pushing forward their understanding of the role of mechanical forces in the body, from embryo to adult. *Nature* 589; 2021: 186–188.
11. Dolgin E. The shape-shifting blobs that rule biology. *Nature* 2022; 611: 24–27.
12. Kamdar S, Shin S, Leishangthem P, Francis LF, Xu X, Cheng X. The colloidal nature of complex fluids enhances bacterial motility. *Nature* 2022; 603:819–823.
13. Peng, Y., Liu, Z., Cheng, X. Imaging the emergence of bacterial turbulence: phase diagram and transition kinetics. *Sci. Adv.* 7, eabd1240 (2021).
14. Dexter JP, Pfrakaran S, Gunawardena J. A complex hierarchy of avoidance behaviors in a single-cell eukaryote. *Current Biology* 2019; 29: 4323–4329.
15. Williams R. Single-celled organism appears to make decisions. *The Scientist* 2019. Single-Organism Appears to Make Decisions | The Scientist Magazine® (the-Celled scientist.com).
16. Levin M, Dennett DC. Cognition all the way down. How to understand cells, tissues and organisms as agents with agendas? *Aeon Essay*, 13.10.2020 <https://aeon.co/essays/how-to-understand-cells-tissues-and-organisms-as-agents-with-agendas>
17. Offord C. Can single cells learn? *The Scientist*, May 2021. <https://www.the-scientist.com/features/can-single-cells-learn-68694>
18. Gershman SJ, Balbi PEM, Gallistel CR, Guanawardena J. Reconsidering the evidence for learning in single cells. *eLife* 2021; 10:e61907 <https://doi.org/10.7554/eLife.61907>
19. Dance A. Massive DNA >Borg< structures perplex scientists. *Nature* 595; 2021:636.
20. Johnson LM. What slime knows. There is no hierarchy in the web of life. *Orion Magazine*, August 19, 2021. <https://orionmagazine.org/article/what-slime-knows/>
21. Imachi H, Nobu MK, Nakahara N, et al. Isolation of an archaeon at the prokaryote–eukaryote interface. *Nature* 2020; 577: 519–525.
22. Dance A. The mysterious microbes at the root of complex life. *Nature* 2021; 593: 328–330.
23. Preiner M, Asche S, Becker S, Betts HC, Boniface A et al. The future of origin of life research: Bridging decades-old divisions. *Life* 2020, 10, 20; doi:10.3390/life10030020

24. Bartlett S, Wong ML. Defining Lyfe in the universe: from three privileged functions to four pillars. *Life* 2020, 10, 42; doi: 10.3390/life10040042
25. Jonas, H: Das Prinzip Leben: Ansätze zu einer philosophischen Biologie. Frankfurt: Suhrkamp Verlag; 2011.
26. Otte R. Thure von Uexküll. Von der Psychosomatischen Medizin zur Integrierten Medizin. Göttingen: Vanderhoeck & Ruprecht; 2001.