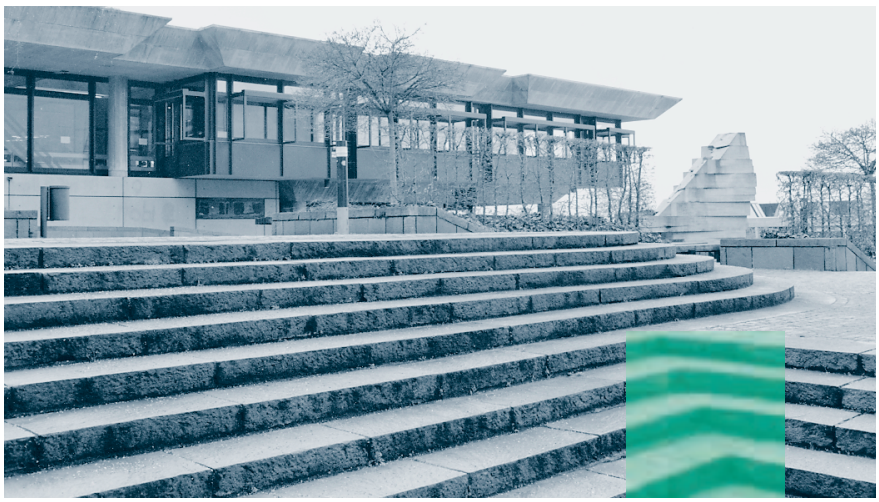


Miniaturgehirne und kollektive Intelligenz

Rede gehalten am Dies academicus 2001
von Prof. Dr. Rüdiger Wehner
Zoologisches Institut der Universität Zürich

Zürcher Universitätsschriften 3

Universität Zürich

Rede zum Dies 2001

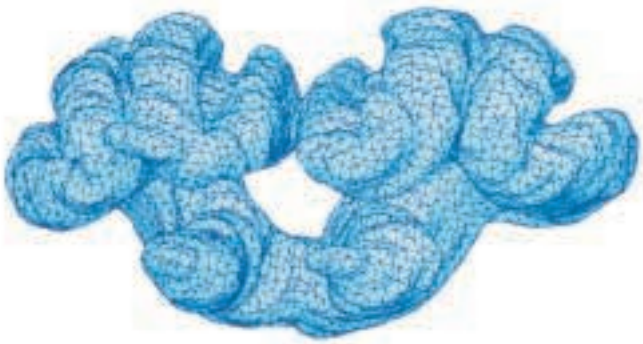
Universität Zürich

Miniaturgehirne und kollektive Intelligenz

Zur Evolution biologischer Komplexität

Rede von Prof. Dr. Rüdiger Wehner
Zoologisches Institut der Universität Zürich

Dies academicus 2001
Anlässlich der 168. Stiftungsfeier
der Universität Zürich



Eines Tages im Oktober 1920 erschien ein ängstlicher alter Mann im New Yorker Rockefeller Institute for Medical Research. Er war aus Texas gekommen, um für seinen an Meningitis erkrankten 15-jährigen Neffen einen Spezialisten zu finden. Der Telefonist am Eingang, Frank Capolino, wandte sich zunächst an einen jungen Mitarbeiter des Instituts, der gerade über virale Infektionen promoviert hatte, aber keine grosse Lust verspürte, seine wissenschaftliche Arbeit durch eine Reise ins ferne Texas zu unterbrechen. Als nächstes telefonierte Capolino seinem Chef, dem legendären Simon Flexner, der den frisch Promovierten schliesslich überredete, nach Houston aufzubrechen. Der Mitarbeiter reiste ab und blieb so lange in Texas, bis der Junge sich erholt hatte.

Erst Jahrzehnte später, als Frank Capolino seiner lokalen New Yorker Zeitung ein Interview gab, kam es an den Tag: Der ängstliche alte Mann, dem der Telefonist seinerzeit geholfen hatte, war ein gewisser Rupert Hughes. Sein damals kranker Neffe hiess Howard. Dieser Howard Hughes hatte sich inzwischen zu einer der erfolgreichsten, aber auch schillerndsten Figuren Amerikas entwickelt. Schon in jungen Jahren gestand er einem Freund, er habe vier Ziele im Leben: der reichste Mann der Welt zu werden, der schnellste Pilot, der berühmteste Filmregisseur und der beste Golfspieler seiner Zeit. Die drei ersten dieser ambitiösen Ziele hat er – fast oder vollständig – erreicht. Doch sein Ehrgeiz griff weiter. Mit dem Vermögen seiner Hughes Aircraft Company gründete er das grösste private philantropische Unternehmen der Vereinigten Staaten, das Howard Hughes Medical Institute. Dabei legte er einen erstaunlichen wissenschaftspolitischen Weitblick an den Tag. Hiess es in der Gründungsurkunde ursprünglich «The primary purpose and objective of the Howard Hughes Medical Institute shall be

the promotion of human knowledge within the field of medical research…», so ersetzte er später die Worte «medical research» durch «basic sciences». Von diesen *basic sciences* soll heute die Rede sein: von so wundersamen Phänomenen wie miniaturisierten Gehirnen und ihrer kollektiven Intelligenz.

Über Miniaturgehirne zu sprechen, mag an diesem Ort und zu dieser Stunde verwegen erscheinen – entschuldbar wohl nur, wenn der Blick zunächst ans andere Ende der Grössenskala schweift, zu *Homo cerebralis* mit seinem respektablen Hirngewicht von 1,5 Kilogramm. Doch die Werte streuen weit. Jonathan Swift und Ivan Turgenjev besassen die grössten bisher vermessenen Gehirne unserer Spezies: zwei Kilogramm schwer. Anatole France dagegen gelang es auch mit dem kleinsten menschlichen Gehirn, das man je in Augenschein nahm, literarischen Ruhm zu erlangen, dazu Mitglied der Academie Française zu werden und den Nobelpreis zu erhalten. Weitere Geistesgrössen wie Helmholtz, Mommsen, Einstein und mehr als hundert andere, denen man Geniestatus attestierte, fügen sich mit ihrem Hirngewicht ganz der menschlichen Normalverteilung ein. Offenbar ist innerhalb unserer Spezies keine auch noch so hochkarätige kognitive Leistung mit einer Erhöhung der Gesamthirngrösse korreliert. Nicht nur der Teufel steckt eben im Detail.

Minihirn mit Megaleistung: Partiallösungsstrategien

Bewegen wir uns jetzt auf der Skala der Körper- und Hirngrössen um mehrere Zehnerpotenzen nach unten zu jenen Miniaturgehirnen, die nur ein zehntel Milligramm auf die Waage bringen. Mit einigen hunderttausend Nervenzellen besitzen sie gerade ein Millionstel der Zahl an Schaltele-

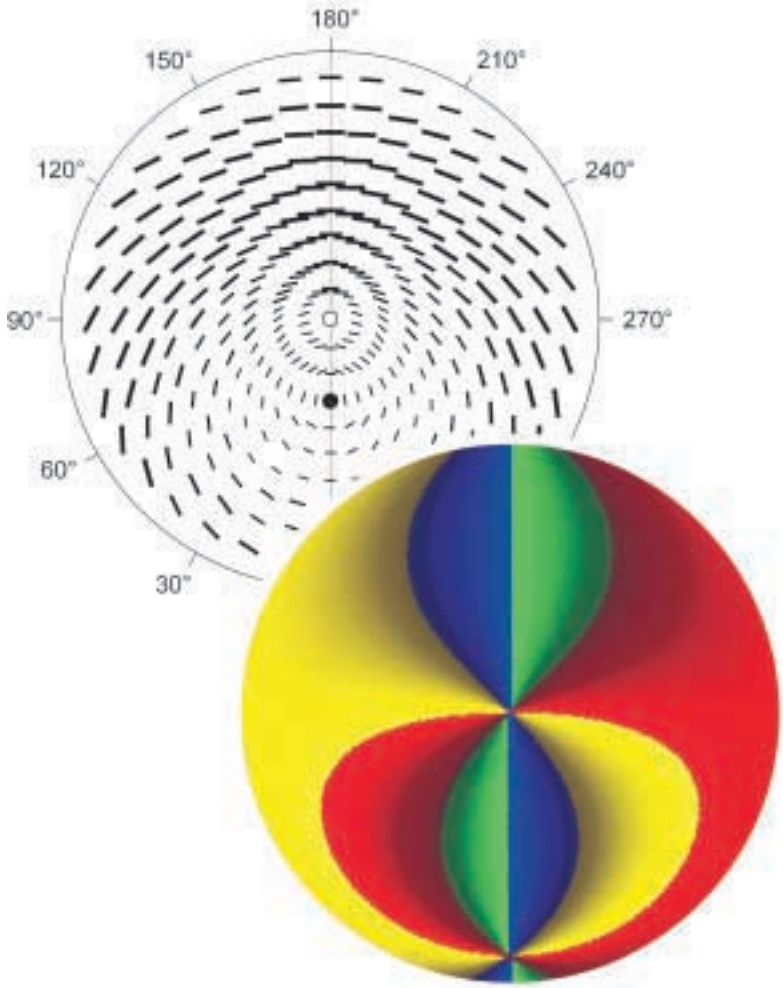
menten, die wir in unseren Gehirnen vermuten. Ich meine die Gehirne der Insekten, speziell die der Ameisen.

Trotz des geringen neuronalen Aufwands, den sie treiben, sind diese Minihirne zu wahren Megaleistungen fähig. Lassen Sie mich ein besonders faszinierendes Beispiel wählen und Sie in die Steppen und Wüsten Nordafrikas führen. Dort sind Navigationsspezialisten am Werk, langbeinige Ameisen, bei denen die Eleganz der Erscheinung nur noch von jener des Namens übertroffen wird: *Cataglyphis.* Hunderte von Metern weit jagen sie in windungsreichen Läufen über weite Wüstenebenen. Doch nach geglücktem Beutefang kehren sie geradlinig zum Ausgangspunkt – einer unscheinbaren Nestöffnung am Boden – zurück. Um diese Navigationsleistung zu vollbringen, müssen sie ständig Richtungen und Entfernungen messen und die anfallenden Daten zum Rücklaufvektor integrieren. Mathematisch erfordert diese Wegintegration die Kenntnis trigonometrischer Beziehungen. Doch zweifellos lebt *Cataglyphis* in einer vorpythagoräischen Welt. Dennoch löst sie das Problem – und zwar auf elegante Weise. Die Eleganz ihrer Lösungsstrategie liegt darin, die Aufgabe zu modularisieren, in Teilaufgaben zu zerlegen und für jede dieser Teilaufgaben eine partielle Lösung zu finden. Diese Partiallösungen gelten zwar nicht für alle theoretisch möglichen Bedingungen der Aussenwelt, genügen aber dem Raum- und Zeitkontext, in dem sich das Verhalten von *Cataglyphis* abspielt.

Nehmen wir den Richtungsmesser – den Kompass von *Cataglyphis* – als Beispiel. Er arbeitet mit einem Muster, das sich grossflächig über den gesamten Himmel spannt, aber für uns Menschen unsichtbar ist. Gebildet wird es von den Schwingungsrichtungen polarisierten Lichts. Ohne uns jetzt weiter für seine physikalische Natur zu interessieren, nen-

nen wir es einfach das Muster der Pol-Richtungen. Wenn man dieses Muster – leicht vereinfacht – in ein Falschfarbenbild übersetzt, lässt sich vielleicht am ehesten nachempfinden, welche geometrische Schönheit sich vor den Augen von *Cataglyphis* entfaltet. Das visuelle Spektakel wird noch dadurch verstärkt, dass das Muster nicht starr am Himmel steht, sondern im Laufe des Tages seine Stellung im Raum und seine innere Struktur verändert. Trotz dieser Komplikationen kann *Cataglyphis* mit kurzem Blick auf dieses Pol-Muster jede beliebige Himmelsrichtung bestimmen, in der sie gerade läuft oder als nächstes zu laufen gedenkt – und zwar auch dann, wenn nur Teile des Musters sichtbar sind, weil Wolken den Rest verdecken, oder wenn zu anderen Zeiten des Tages andere Muster am Himmel stehen. Kennt *Cataglyphis* alle diese Muster? Besitzt sie einen astronomischen Almanach, in dem die verschiedenen Muster neuronal niedergelegt sind? Oder verfügt sie gar allgemein über die mathematische Fähigkeit, aus einzelnen Musterelementen über sphärisch geometrische Konstruktionen jede beliebige Kompassrichtung zu ermitteln? Nichts dergleichen ist der Fall.

Doch wie sonst kommt der Himmel ins Hirn? Lassen Sie mich kurz illustrieren, wie man diese Frage multidisziplinär mit Methoden der Verhaltensbiologie, der Neurophysiologie und der Computerwissenschaften angehen kann und wie – im Prinzip – die Antwort lautet. Verhaltenstests bieten zunächst die Möglichkeit, den Tieren mit speziellen optischen Apparaturen oder mit Kontaktlinsen auf den Augen einzelne Parameter des Himmelslichts zu verändern und den Einfluss dieser Veränderungen auf das Orientierungsverhalten zu untersuchen. In bestimmten Fällen treten dann systematische Navigationsfehler auf, aus denen sich Hypo-


180°
150°
210°
120°
240°
90°
270°
60°
30°

thesen über die Funktionsweise des Kompasses ableiten lassen. Mit diesen Hypothesen wendet man sich dann der Hirnforschung zu und sucht im Nervensystem nach den entsprechenden neuronalen Korrelaten.

Dabei bestätigt sich sofort ein erster Verhaltensbefund: Nur ein winziger Teil von Auge und Hirn befasst sich mit der komplexen Kompassaufgabe. Nur in diesem Spezialteil – nennen wir ihn den Polarisationskanal – liegen spezielle Sensoren, in denen die lichtsensitiven Rezeptormoleküle so angeordnet sind, dass die Zellen für polarisiertes Licht empfindlich werden. Mit diesen Pol-Sensoren tastet *Cataglyphis* das Himmelsmuster ab und beschränkt sich dabei auf den UV-Bereich der Strahlung. Die Information über polarisiertes ultraviolettes Himmelslicht wird von den Sensoren an neuronale Zwischeninstanzen gesendet, dort gefiltert, vorverarbeitet und schliesslich an hoch spezialisierte Integrationsneurone weitergeleitet. Die Integrationsneurone reagieren auf polarisiertes Licht pur: nicht mehr auf Farben, nicht mehr auf Helligkeitsschwankungen am Himmel, sondern einzig und allein auf die Variation der Pol-Richtung. Hier liegt das Herzstück des Kompasses. In ihm wird jede Kompassrichtung durch ein bestimmtes Erregungsverhältnis von drei speziellen Integrationsneuronen codiert.

Damit wäre das Kompassproblem mit einem relativ einfachen neuronalen Netzwerk im Prinzip gelöst, gäbe es da nicht die Dynamik der Aussenwelt, die zuvor erwähnten teils systematischen, teils stochastischen Veränderungen des Himmelsmusters. Die Erregungsverhältnisse der drei Integrationsneuronen, die für eines der Muster gelten, führen bei allen anderen zu falschen Kompasswerten. Jedes neue Muster erfordert eine Neukalibrierung des Systems. Offenbar dienen die fast tänzerischen Körperdrehungen, die

Cataglyphis vor jedem Auslauf vollführt, der Rekalibrierung des Kompasses. Während des Laufs vertraut *Cataglyphis* dann auf die Konstanz der Himmelswelt; und in der Mehrzahl der Fälle ist dieses Vertrauen – für kurze Zeitspannen – auch gerechtfertigt. Verändert man den Tieren aber während des Laufs das Himmelsmuster vor ihren Augen, treten genau jene Navigationsfehler auf, die wir zuvor beobachtet hatten und die wir jetzt mit Kenntnis des Systems quantitativ voraussagen können.

Computersimulationen bestätigen das Ergebnis. Übersetzt man schliesslich die aufgedeckten neuronalen Schaltpläne in elektronische Äquivalente und implementiert sie in einen Roboter, kann man mit Befriedigung zur Kenntnis nehmen, dass der zehn Kilogramm schwere Roboter und die zehn Milligramm leichte *Cataglyphis* gleiches Verhalten zeigen.

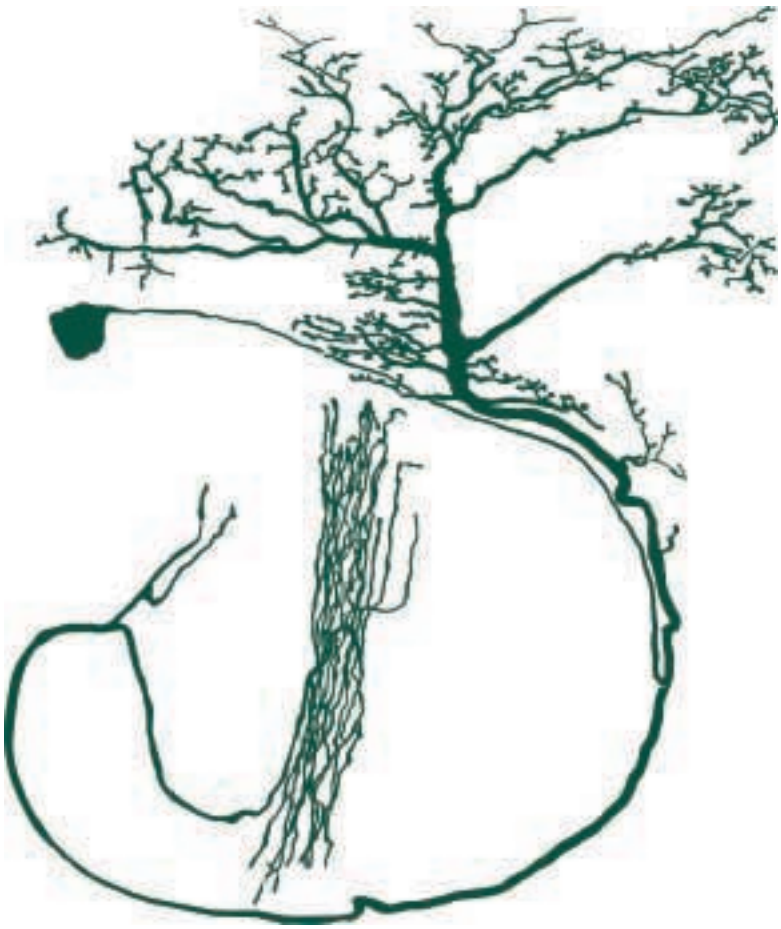
Halten wir inne. *Cataglyphis* löst das komplexe Kompassproblem nicht in allgemeingültiger Form, sondern partiell und kontextgebunden. Ökonomisch sparsam wird ein relativ einfacher Neuronenschaltplan über Kalibrierungsvorgänge immer wieder neu an die jeweilige Himmelslichtsituation angepasst. Die neuronale Ökonomie äussert sich auch darin, dass *Cataglyphis* für diese Navigationsleistung nur einen Bruchteil – weit weniger als ein Prozent – ihres Minihirns verwendet. Selbst wenn es also anspruchsvolle Aufgaben zu lösen gilt, weil komplexe und wandelbare Muster am Himmel kompassgetreu gelesen werden müssen, greift *Cataglyphis* nicht auf die gesamte Rechenkapazität ihres Gehirns zurück. Die Problemlösung bleibt auf das Kompassmodul beschränkt.

Partiallösungen haben aber ihren Preis. In diesem Fall liegt er in der Störanfälligkeit des Systems bei kurzfristigen Änderungen der Himmelswelt. Gleiches gilt für die beiden

anderen Systeme, die an der Wegintegration beteiligt sind, hier aber nicht zur Sprache kommen können: den Distanzmesser und den Integrator. Es sei nur erwähnt, dass Entfernungsmessung und Integration nicht nur in der Ebene, sondern auch in der dritten Dimension funktionieren müssen und dass daran Mechanismen beteiligt sind, die unter gewissen Bedingungen wiederum zu systematischen Fehlern führen.

Alle diese Fehler werden durch parallel zugeschaltete Navigationssysteme reduziert. Diese zusätzlichen Navigationsmodule, die vor allem mit terrestrischen Marken arbeiten, kann *Cataglyphis* je nach Bedarf ein- und ausschalten. Führen auch sie nicht zum Ziel, kommt ein systematisches Suchprogramm zum Einsatz, das in seiner algorithmischen Struktur technischen Suchsystemen gleicht.

Cataglyphis besitzt in ihrem Hirn also keine Karte der Welt, in der sie lebt; keine einheitliche Repräsentation des Raumes, in dem sie sich bewegt. Sie operiert mit verschiedenen Navigationsmodulen, von denen jedes für einen anderen Aspekt der Aussenwelt zuständig ist. Jedes dieser Module ist auf eine eigene Hirnregion beschränkt, mit einer eigenen Rezeptorpopulation verbunden und sogar mit einem eigenen Datenspeicher, einem eigenen Gedächtnis, versehen. *Just in time and on demand* werden diese Module kontextspezifisch eingesetzt. Sie ergänzen sich dabei so wirkungsvoll, dass sie in ihrer Gesamtheit zu jener «nahezu mathematischen Präzision» führen, von der schon Jean Henri Fabre in seinen «Souvenirs Entomologiques» bewundernd sprach.



Superorganismus: Kollektive Intelligenz

In einigen Fällen ist die Evolution einen markanten Schritt weiter gegangen und hat Hunderte, Tausende, ja manchmal Millionen solcher Miniaturgehirne zu höheren Einheiten zusammengeschlossen: zwar nicht organisch verkabelt, aber durch kommunikatives Verhalten verbunden. Den Kulminationspunkt dieser Entwicklung bilden die Sozietäten der höheren Insekten, der Ameisen und Bienen, Wespen und Termiten. Wie von der unsichtbaren Hand eines zentralen Organisators gelenkt, vollbringen in einer solchen Insektensozietät – einem solchen «Superorganismus» – die einzelnen Individuen in ihrer Gesamtheit kognitive Leistungen, die das Vermögen jedes Einzeltiers weit übersteigen. Doch eine hierarchisch oberste Instanz, ein zentraler Organisator, ist nirgends erkennbar. Die «Seele der weissen Ameise» sitzt nicht in der Königin. Sie ist dezentralisiert als kollektive Intelligenz über die Gesamtheit der Gruppenmitglieder verteilt. Was heisst das?

Betrachten wir eine Bienensozietät, die jeden Tag einige tausend Sammlerinnen über eine Fläche von mehreren hundert Quadratkilometern verteilt. In diesem riesigen Areal sind weit verstreute und täglich, ja stündlich wechselnde Nektarquellen zu finden, zu bewerten und zu nutzen. Wie viele Bienen sollen an welchen Quellen wie lange sammeln und wie viele neue Sammlerinnen zu den jeweils ergiebigsten Quellen rekrutieren? Das sind Fragen eines wahrhaft gigantischen ökonomischen Allokationsproblems, das nicht durch hierarchische Steuerung, sondern durch dezentralisierte Entscheidungsfindung gelöst wird. Keine Biene besitzt den geographischen Überblick über die Verteilung der Futterquellen im kilometerweiten Gelände. Jede entscheidet lokal, indem sie mit einer internen Messskala

die Rentabilität der Futterquelle bemisst, auf die sie gerade gestossen ist. Oberhalb eines Energieschwellenwertes wird die Quelle weiter besucht, unterhalb desselben verlassen. Noch höhere Zuckerkonzentrationen führen zum Rekrutieren von Zusatzsammlerinnen. Die Schwellen für die einzelnen Aktivitäten sind jedoch im Gehirn der Biene nicht auf feste Werte fixiert, sondern variieren mit dem Energiebedarf der Kolonie. Bei hohem Bedarf, also leeren Nektarspeichern, werden auch niedrige Zuckerkonzentrationen toleriert. Füllen sich dann die Speicher, vermindert sich also die Nachfrage, steigen die Schwellen, bis nur noch hochkonzentrierter Stoff eingetragen wird: ein höchst effizientes Beschaffungsprogramm, das auf selbstregulierende Weise funktioniert.

Dabei ist keine Sammlerin über den Energiebedarf der Kolonie direkt orientiert. Sie entnimmt dieses globale Mass einer lokalen Messgrösse: der Wartezeit auf der Entladerampe. Dort übergeben nämlich die Sammelbienen den Stoff an solche Gruppenmitglieder, die als Speicherbienen fungieren. Die Interaktionen zwischen Sammel- und Speicherbienen koppeln den Sammelzyklus der Aussenwelt an den Speicherzyklus der Innenwelt. Ein Rad läuft nicht ohne das andere. Je voller die Speicher, desto länger müssen die Speicherbienen nach leeren Zellen suchen, desto mehr Zeit verstreicht bis zu ihrer Rückkehr in die Entladezone, desto länger müssen die aufgetankten Sammlerinnen auf ihre Entladung warten; und je länger sie warten müssen, desto weiter verschieben sie im Feld ihre Futterpräferenzkurven zu hohen Nektarwerten.

Wie dieses Beispiel zeigt, arbeitet der Superorganismus hochsozialer Insekten als ein massiv parallelprozessierendes System. Zu jedem Zeitpunkt treffen Tausende von Gehirnen – jedes mit beschränktem Erfahrungskreis – Tau-

sende weitgehend unabhängiger Entscheide. Dabei wirken die einzelnen Gehirne keineswegs als starre Übertragungsglieder. Zum einen können die Tiere längerfristig über Änderung von Genexpressionsmustern neue Verhaltensprogramme aktivieren. Zum anderen bedienen sie sich kurzfristig einer Vielfalt von Lernmechanismen, mit denen sie die eingeschalteten Verhaltensprogramme modifizieren. Diese lokale Flexibilität macht den Superorganismus zu einem rasch adaptierenden globalen Parallelprozessor. Wäre diese Struktur nicht im Laufe der Evolution biologisch entstanden, Ökonomen vom Schlage eines Don Tapscott hätten sie erfinden müssen. Denn wenn im Superorganismus – in diesem Ensemble von Miniaturgehirnen, in dieser *society of mini-minds* – ein Prinzip regiert, dann ist es *molecular economy*.

Neurobiologen würden mit ihren Analogieschlüssen vielleicht noch einen Schritt weiter gehen und argumentieren, im Superorganismus seien Myriaden von Miniaturgehirnen drahtlos zu einem virtuellen Grosshirn zusammengeschlossen; zu einem neuronalen Gebilde, bei dem die synaptische Übertragung nicht durch Neurotransmitter, sondern über intime Verhaltenssignale erfolgt. Mit dieser supraorganismischen Organisation wachsen die Miniaturgehirne, ohne ihre Kopfkapsel zu sprengen, über sich selbst hinaus.

Grosshirnrinde: Vergebliche Suche nach der letzten Instanz

Natürlich drängt sich jetzt sofort die Frage auf, wie es denn um Informationsverarbeitung und Entscheidungsfindung in den wahren, den organisch kompakten grossen Gehirnen bestellt sei, zum Beispiel im Grosshirn der Säugetiere, speziell des Menschen. Selbst hier, in der Grosshirnrinde, die man als eine der letzten grossen Erfindungen der Evolution bezeichnet hat, herrscht modulare Differenzierung, sind die ver-

schiedenen Funktionen auf eine Vielzahl eng miteinander vernetzter Areale verteilt. Auch was uns mental als einheitliche Aufgabe erscheint, wird im Gehirn distributiv behandelt. Für die Verarbeitung visueller Informationen – um nur ein besonders gut untersuchtes Beispiel zu nennen – weist das neuronale Schaltdiagramm mehr als 30 Areale auf, die für verschiedene Teilaspekte wie Farbe, Konturverlauf oder Bewegungsrichtung zuständig sind, ihre Ergebnisse austauschen und vergleichen, aber nicht an ein übergeordnetes Konvergenzzentrum weiterleiten. Ein solches Konvergenzzentrum, an dem alle Verarbeitungsprozesse zusammengeführt und Handlungsentwürfe konzipiert würden, ist nicht auszumachen. Entscheidungen kommen durch den dynamischen Diskurs zwischen Populationen von Neuronen zustande. Wie dieser Diskurs in einem distributiven Netzwerk erfolgt, gehört zu den spannendsten Fragen heutiger Hirnforschung. Tatsache ist, dass er erfolgt – und dass es aufgrund der evolutiven Geschichte der Grosshirnrinde gar keine andere Lösung geben konnte.

Denn auch unser Grosshirn ist nicht dem Haupt des Zeus entsprungen. Ausgehend von kleineren Vorformen, hat es seine Vergrösserung dadurch erfahren, dass über Duplikation bestehender Areale und nachfolgende Modifikation der Duplikate immer wieder neue Neuronenensembles entstanden und sich mit den alten vernetzten. Wir wissen heute, dass dieser evolutive Prozess nur geringfügiger Veränderungen des Genoms bedarf. Das Resultat sind algorithmische Strukturen, die sich in den einzelnen Arealen der Grosshirnrinde weitgehend ähneln und ihre Spezifität erst durch die Art der Verkabelung mit vor- und nachgeschalteten Zentren erhalten. Wenn dem so ist, sollte zum Beispiel die aufsteigende (thalamische) Sehbahn, während der Entwicklung

ins präsumptive (corticale) Hörzentrum gelenkt, dieses zum Sehen bringen. Das ist tatsächlich der Fall, wie jüngste Befunde an einer kleinen Säugetierart zeigen. Dramatischer lässt sich die Demokratie im Grosshirn, die architektonische Äquivalenz der einzelnen Module, wohl kaum vor Augen führen. Im Laufe der Evolution sind mit zunehmender Zahl der Module und dem immer höheren Grad ihrer Vernetzung schliesslich Systeme entstanden, die dem Organismus einen immer flexibleren Zugang zur Aussenwelt ermöglichten und emergent zu neuen Leistungsspektren führten. Unser eigenes Grosshirn – der mythologische Prometheus – ist das wohl wirkungsvollste Resultat dieser modularen Entwicklung.

Die Demokratie im Grosshirn zeigt sich auch in einem Zweiten: in der mosaikartigen Evolution der einzelnen Hirnareale. Je nach dem Aufgabenkatalog, den eine bestimmte Art in ihrer spezifischen ökologischen Nische zu erfüllen hat, variieren die relativen Grössenanteile der einzelnen Module, wobei die Gesamthirngrösse oft nur geringfügige Änderungen erfährt.

Das gilt schon für die Miniaturgehirne der Insekten. Sogar während der Lebensdauer eines Individuums verändern sich die Volumenverhältnisse der einzelnen Hirnregionen, wenn sich dem Individuum neue Aufgaben stellen. Könnte man mit modernen bildgebenden Verfahren in die Kopfkapsel einer Ameise hineinschauen (man kann es noch nicht), dort die einzelnen Module mit verschiedenen Farben markieren und die Evolution zeitgerafft auf dem Bildschirm ablaufen lassen, würde man Zeuge eines dynamischen Farbenspiels. Einzelne Farbareale vergrösserten sich kontinuierlich, andere würden kleiner, neue träten auf und alte verlöschten. Überlagert würden diese ruhigen Farbsymphonien der Evolution von raschen pointillistischen Pul-

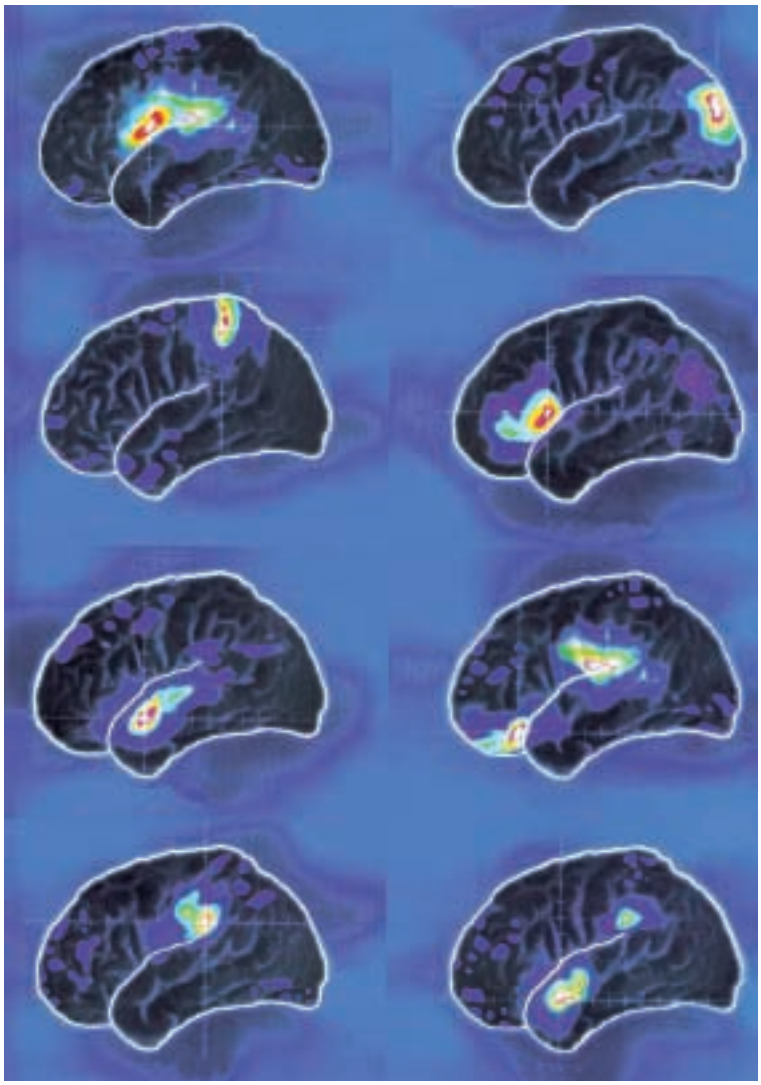
sationen, die den kurzfristigen Änderungen im Individualgehirn entsprächen.

Im Prinzip ihres modularen Designs gleichen sich also die Gehirne, die Mini- wie die Maxihirne, die drahtlos verkabelten wie die organisch kompakten. Damit stehen sie aber nicht allein, sondern spiegeln – wenn auch in besonders eindrücklicher Weise – nur jenes Prinzip wider, nach dem im Laufe der Evolution generell immer komplexere biologische Systeme entstanden sind. Immer wieder waren es dieselben Module, die – leicht modifiziert und neu kombiniert – die Vielfalt der Lebensformen begründeten. Dieses kreative kombinatorische Spiel beginnt schon im Genom. Gerade die jüngsten Befunde der molekularen Entwicklungsbiologie zeigen überdeutlich, dass die Entwicklung neuer Lebensformen weniger auf der Entstehung völlig neuer Programmstrukturen als auf fortwährenden Permutationen einer beschränkten Zahl von Genen und Gensegmenten beruht.

Scala naturae: Evolutionäres Design

Doch ein zweiter Trend kommt hinzu. Vorstrukturierte Module verbinden sich schrittweise zu immer höheren integrativen Einheiten. Auf diese Weise hat die Organismenwelt ein Organisationsniveau nach dem anderen erklommen. Lassen Sie uns einige dieser Systemübergänge, dieser Quantensprünge der Evolution, kurz Revue passieren.

Selbstreplizierende Makromoleküle müssen in Form von Nukleinsäuren, den heutigen Trägern unseres Erbguts, schon relativ früh in der Erdgeschichte entstanden sein. Diese Replikatormoleküle haben sich dann in einem ersten grossen Innovationsschritt in einfache Zellen, sogenannte Prokaryonten- oder Bakterienzellen, eingeschlossen und sich in diesen Zellen längs eines Chromosomenfadens miteinan-



der verkoppelt. Während zwei Milliarden Jahren, also während nahezu der Hälfte der gesamten Erdgeschichte, waren diese Zellen die einzigen Lebewesen auf unserem Planeten. In Form dichter Bakterienmatten überzogen sie alle feuchten Zonen der Erdoberfläche. Die molekularen Reaktionen, die noch heute in unseren Zellen ablaufen, sind damals allesamt in solchen Prokaryontenzellen entstanden. Später, in einem weiteren Systemübergang, schlossen sich mehrere solche Prokaryontenzellen – jede mit einer anderen Stoffwechselfunktion – kooperativ zu einem neuen, zehntausendmal grösseren Zelltyp zusammen: zur Eukaryontenzelle. Damit war jene Art von Zellen entstanden, die wir heute alle in uns tragen. Nun beschleunigte sich der Gang der Evolution. In der grossen Kambrischen Wende traten vor 540 Millionen Jahren fast sprunghaft komplexe mehrzellige Organismen auf den Plan: in einer Vielfalt von Konstruktionstypen, die sich seither kaum mehr vergrössert, eher verringert hat. Der darauf folgende Zusammenschluss mehrzelliger Organismen zu überindividuellen Strukturen ist recht jungen Datums. Er nahm verschiedene Wege und hatte im Extremfall so skurrile Entwicklungen zur Folge wie die programmierte Sterilität der meisten Gruppenmitglieder – ein Phänomen, das bei den genannten Superorganismen der Insekten, aber auch bei einigen Säugetieren auftritt.

Die schrittweise Zunahme an Komplexität scheint ein generelles Prinzip der Evolution zu sein – eine *Scala naturae* der zweiten Art. Auf dieser Skala kann zwar das Erscheinungsbild der einzelnen Stufen von Fall zu Fall variieren, aber einen Weg zurück gibt es nicht. Nie ist im Laufe der Evolution eine Prokaryonten- aus einer Eukaryontenzelle hervorgegangen, nie eine solitäre Insektenart aus einer hochsozialen. Sollte das Stück von der Evolution des Lebens auf unse-

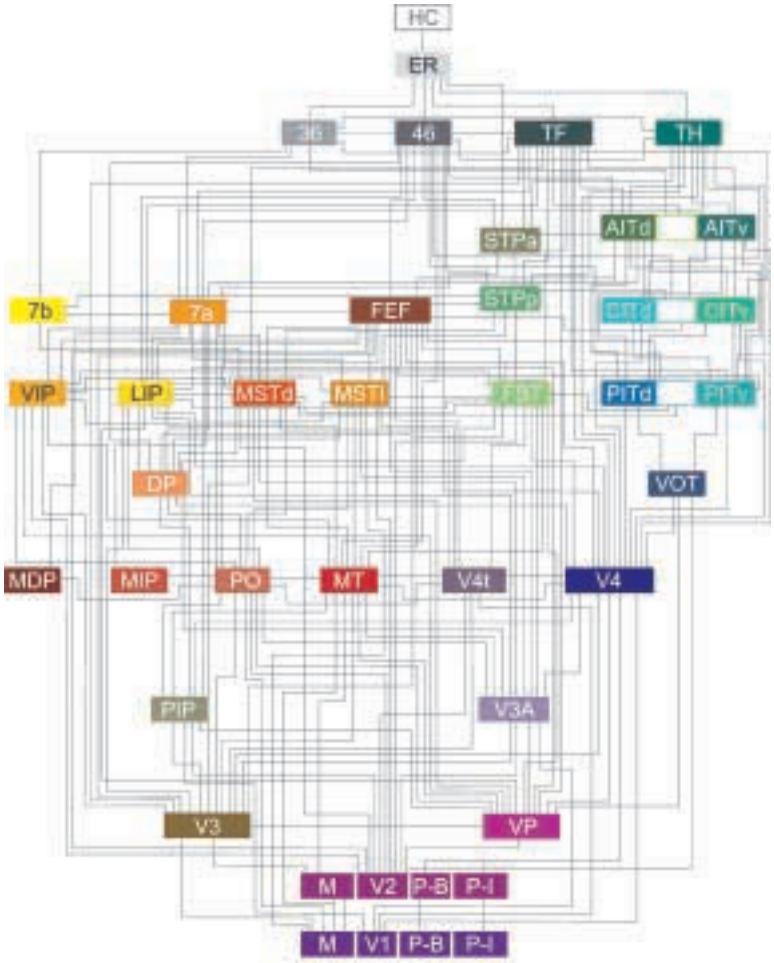
rer Erde noch einmal von vorn gespielt werden, dann wäre – so wage ich zu behaupten – die Harmonie der Musik dieselbe, auch wenn andere Melodien erklängen.

Der Aufbau von Komplexität durch diese Art «stratifizierter Stabilität» hat etwas Faszinierendes an sich. Er irritiert aber auch. Zunächst zur Irritation: In keinem der Systeme – wo auch immer es auf der Komplexitätsskala angesiedelt ist – herrscht prästabilisierte Harmonie. Denn keines der Systeme wurde *de novo* am Reissbrett entworfen. Sie alle sind aus dem Zusammenschluss vorher selbständiger Einheiten hervorgegangen. Dieser Zusammenschluss erfolgte keineswegs uneigennützig. Stets versuchten die niederen Einheiten, im Vehikel des übergeordneten Systems ihre eigene genetische Fitness zu erhöhen, das heisst ihre Gene effizienter in die nächste Generation zu schleusen, als sie dazu allein fähig gewesen wären. Doch blieben die Eigeninteressen der niederen Einheiten durchaus bestehen. Ständig gefährden sie die Balance zwischen Kooperation und Konflikt. *Checks and balances* spielen auf allen Ebenen: von den Chromosomen, wo sich die *jumping genes* dem Chromosomenkonformismus synchroner Replikation zu entziehen versuchen, bis hin zum Superorganismus, in dem sich immer wieder einzelne (weibliche) Individuen sexuell emanzipieren.

Doch nun zum Faszinierenden: Mit jedem neuen Komplexitätsniveau vergrösserte sich die ökologische Reichweite des Systems, damit aber auch die Vielfältigkeit der Welt, in der es operiert, und die Menge an Information, die zur Verarbeitung anfällt. Mit diesem Hochschrauben der Komplexitätsspirale verlieren hierarchische Organisationsformen mehr und mehr an Einfluss. Müssten doch in einem hierarchischen System die in der Peripherie erfassten Daten

auf höheren Ebenen zunehmend verdichtet werden, bis dann an der Spitze der Verarbeitungshierarchie die Entscheidung gefällt werden könnte. Wird ein gewisses Mass an Komplexität überschritten, käme es hier zu Problemen. Entweder wären die Entscheidungsträger aufgrund zu grosser Datenfluten überfordert, oder es würde zu früh zu viel Information herausgefiltert und damit dem Entscheidungsprozess entzogen. In einer sich ständig wandelnden Umwelt ist aber nicht vorhersehbar, welche Information jeweils wann und wo von Bedeutung sein könnte. Zudem – so hatten wir gesehen – sind komplexe biologische Systeme modular aus evolutiv verwandten und damit funktionell ähnlichen Untereinheiten aufgebaut. Diese Module, wären sie auch noch so hoch in der hierarchischen Entscheidungsstruktur angesiedelt, müssten von der Komplexität globaler Aufgaben relativ schnell überfordert sein.

Schon *Cataglyphis* bekundete Mühe, bei der Raumorientierung alle Informationen so zu bündeln, dass der einzuschlagende Navigationskurs von einer zentralen Instanz hätte instruiert werden können. Nicht Instruktion, sondern Selektion aus einem Repertoire lokal angebotener Lösungsvarianten erwies sich bereits in diesem Miniaturgehirn als die Strategie der Wahl. Erst recht war es im Superorganismus sozialer Insekten keinem Individualhirn möglich, den Überblick über ein riesiges Furagierareal zu gewinnen und die Furagierströme ökonomisch sinnvoll zu dirigieren. Und selbst in der Grosshirnrinde, unserem eigenen kognitiven Apparat, verlief die Suche nach der letzten Instanz ergebnislos. Je weiter wir die biologische Komplexitätsskala hinaufsteigen, desto distributiver werden die Entscheidungsstrukturen, desto mehr werden globale Lösungen durch Interaktion lokaler Entscheidungsprozesse gefunden.


HC
ER
36
46
TF
TH
STPa
AITd
AITv
7b
7a
FEF
STPp
CITd
CITv
VIP
LIP
MSTd
MSTl
PITd
PITv
DP
VOT
MDP
MIP
PO
MT
V4t
V4
PIP
V3A
V3
VP
M
V2
P-B
P-I
M
V1
P-B
P-I

Brave New World revisited

Erlauben Sie mir, an diesem Punkt den Bereich des Biologischen zu verlassen und einen Blick auf Entscheidungsstrukturen in menschlichen Gesellschaften zu werfen. Dabei sei ein *caveat* vorausgeschickt. Auch wenn es allenthalben durch den Blätterwald raunt, dass Biologie die neue Leitwissenschaft sei, und Redakteure angesehener Tageszeitungen ganze Seiten ihrer Kulturbeilage der Biologie als der «dritten Kultur» zur Verfügung stellen, ist Evolutionsbiologie nicht die Geschichtsphilosophie der Gegenwart. Doch das Problem der Komplexität stellt sich weit über den Bereich der Biowissenschaften hinaus.

Wenn die grossen Historiker wie Leopold von Ranke, Arnold Toynbee oder Oswald Spengler ihre berühmten «Weltgeschichten» heute neu zu schreiben hätten, kämen sie wohl nicht umhin, zwei durchgehende Trends zu bemerken. Zum einen – so würden sie erwähnen – hätten sich die kommunikativen Netze von der Sprache über die Schrift bis hin zu den elektronischen Medien zunehmend verdichtet und die Informationsflüsse vehement beschleunigt. Zum anderen – und ursächlich damit verbunden – beobachte man den steten Übergang von Gesellschafts- und Wirtschaftssystemen, die hierarchisch gegliedert sind, zu solchen, die ihre Entscheidungsbasis zunehmend verbreitern und damit die Demokratisierung der Agora beflügeln. Und mit einem Blick in die Zukunft kämen sie wohl übereinstimmend zu dem Schluss: *The Brave New World* – sie sieht ganz anders

aus, als sie Aldous Huxley vor 70 Jahren utopisch porträtierte.

In besonderem Masse gilt das für die Wissensgesellschaft. Howard Hughes hatte wohl recht weit gesehen (und fürwahr nicht vom Elfenbeinturm aus), als er sein Geld den *basic sciences* gab, jenen Grundlagenwissenschaften, die nicht in zentral vorgegebene Programme eingespannt sind und nicht in fest geknüpften Netzwerken zappeln. Denn je vielfältiger und dezentralisierter sich die Wissenswelt entwickelt, desto schwerer wird voraussagbar, welche Aspekte der Grundlagenwissenschaften – der langfristigen Forschung, die auch weiterhin Domäne der Universitäten sein sollte – dereinst von Bedeutung sein werden und zur Lösung gesellschaftlicher Probleme beitragen. Weitblickende Wissenschaftspolitik kann nur dann wirkungsintensiv sein, wenn sie offene Strukturen schafft, innerhalb derer sich intuitive Neugier selbstregulierend entfaltet und hier und da, ganz unerwartet, mit Innovationen aufleuchtet.

Poetisch schöner hat das wohl keiner zum Ausdruck gebracht als Leo Tolstoi, wenn er in «Krieg und Frieden», während die Schlacht bei Borodino tobt, den russischen General Kutuzov über Entscheidungsmöglichkeiten nachdenken lässt: Sei der Rahmen erst einmal abgesteckt und der Kampf in vollem Gange, unübersehbar an allen Fronten, mit den verschiedensten Nachrichten von allen Seiten, könne der oberste Befehlshaber nicht mehr alles steuern. Er müsse die Dinge geschehen lassen.

Anmerkungen

[Die farbig gedruckten Zahlenangaben verweisen auf **SEITE – ABSATZ – ZEILE**.]

7–1 Corner, G.W.: A History of the Rockefeller Institute, New York: Rockefeller Institute Press, 1964; A 20th Century History, Chevy Chase MD: The Howard Hughes Medical Institute, 2000; Choppin, P.W.: Proc. Amer. Phil. Soc. 142: 425–431, 1998. **8–2–12** Hansemann, D.: Z. Psychol. Physiol. Sinnesorgane 20: 1–12, 1899; Spitzka, E.A.: Trans. Amer. Phil. Soc. 21: 175–308, 1907; Donaldson, H.H., Canavan, M.M.: J. Comp. Neurol. 46: 1–95, 1928; Witelson, S.F., Kigar, D.L., Harvey, T.: Lancet 353: 2149–2153, 1999. **8–3–3** Strausfeld, N.: Atlas of an Insect Brain, Berlin: Springer, 1976, S. 50; Witthöft, W.: Z. Morph. Tiere 61: 160–184, 1967; Technau, G., Heisenberg, M.: Nature 295: 405–407, 1982; Mobbs, P.G.: Phil. Trans. R. Soc. Lond. Ser. B 298: 309–354, 1982. Zur Struktur von «Miniaturgehirnen» siehe auch Burrows, M.: The Neurobiology of an Insect Brain, Oxford University Press, 1996; Learning and Memory 5: 1–191, 1998. **9–1–1** Brown, M.C., Hopkins, W.G., Keynes, R.J.: Essentials of Neural Development, Cambridge University Press, 1991, S. 3; Kandel, E.R., Schwartz, J.M., Jessell, T.M.: Principles of Neural Science, New York: McGraw-Hill, 4. Aufl., 2000, S. 335; Creutzfeldt, O.D.: Cortex cerebri, Oxford University Press, 1995, S. 67. **9–1–2** An der Universität Zürich waren Ameisen schon mehrfach Gegenstand sinnes- und neurophysiologischen Interesses, z.B. an der Psychiatrischen Klinik (Forel, A.: The Senses of Insects, London: Methuen, 1908), an der Neurologischen Poliklinik (Brun, R.: Schweiz. Arch. Neurol. Psychiat. 13: 144–172, 1923) und am Institut für Hirnforschung (Steiger, U.: Z. Zellforsch. 81: 511–536, 1967; Lamparter, H.E., Akert, K., Sandri, C.: J. Comp. Neurol. 137: 367–376, 1969). **9–2–17** … oder in einer vorbabylonischen Welt; vgl. Hoyrup, J., Damerow, P. (eds.): Changing Views on Ancient Near Eastern Mathematics, Berlin: D. Reimer, 219–310, 2000. **9–3** Für Zusammenfassungen siehe Wehner, R. in Schildberger, K., Elsner, N. (eds.): Neural Basis of Behavioural Adaptation, Stuttgart/New York: G. Fischer, 103–143, 1994; ders. in Lehrer, M. (ed.): Orientation and

Communication in Arthropods, Basel/Boston: Birkhäuser, 145–185, 1997. Einen kurzen Einblick vermittelt Wehner, R.: Schweiz. Med. Wochenschr. 130: 258–263, 2000. **12–2–13** Die «Integrationsneurone» (Pol-Neurone) verbinden visuelle Neuropile beider Hirnhälften; Labhart, T.: Nature 331: 435–437, 1988; ders. Naturwiss. 87: 133–136, 2000. Entsprechend erfolgt interokulärer Transfer; Wehner, R., Müller, M.: Nature 315: 228–229, 1985. **13–1–9** Siehe auch Rossel, S., Wehner, R.: Nature 323: 128–131, 1986; Fent, K., Wehner, R.: Science 228: 192–194, 1985. **13–2–4** Lambrinos, D., Kobayashi, H., Pfeifer, R., Maris, M., Labhart, T., Wehner, R.: Adapt. Behav. 6: 131–161, 1997. **14–1–3** Zum Integrator siehe Müller, M., Wehner, R.: Proc. Natl. Acad. Sci. USA 85: 5287–5290, 1988; Hartmann, G., Wehner, R.: Biol. Cybern. 73: 483–497, 1995. **14–2–3** Wehner, R., Michel, B., Antonsen, P.: J. Exp. Biol. 199: 129–140, 1996; Collett, M., Collett, T.S., Bisch, S., Wehner, R.: Nature 394: 269–272, 1998. **14–3–8** Davis, R.L.: Neuron 11: 1–14, 1993. **14–3–12** Fabre, J.H., Souvenirs Entomologiques, Paris: Delagrave, 1879, Bd. 1, Kap. 17. **16–1–3** Higashi, S., Yamauchi, K.: Jap. J. Ecol. 29: 257–264, 1979; Holway, D.A., Suarez, A.V., Case, T.J.: Science 282: 949–952, 1998. **16–1–10** Der Ausdruck «Superorganismus» wurde 1911 vom Harvard-Biologen William Morton Wheeler geprägt (J. Morph. 22: 307–325), aber erst in den 1980er Jahren als supraorganismische Einheit evolutionsbiologisch begründet; Wilson, E.O., Hölldobler, B.: Trends Ecol. Evol. 3: 65–68, 1988; Wilson, D.S., Sober, E.: J. theor. Biol. 136: 337–356, 1989. **16–1–14** Marais, E.N.: The Soul of the White Ant, London: Methuen, 1937; usprünglich als «Die Siel van die Mier» auf Afrikaans publiziert. **16–2** Seeley, T.D.: The Wisdom of the Hive, Cambridge MA: Harvard University Press, 1995; Detrain, C., Deneubourg, J.L., Pasteels, J.M. (eds.): Information Processing in Social Insects, Basel/Boston: Birkhäuser, 1999. **18–1–4** Thoma, D.P., Bloch, G., Moore, D., Robinson, G.E.: Proc. Natl. Acad. Sci. USA 97: 6914–6919, 2000. **18–1–6** Menzel, R., Giurfa, M., Gerber, B., Hellstern, F. in Friederici, A.D., Menzel, R. (eds.): Learning – Rule Extraction and Representation, Berlin: Walter de Gruyter, 259–282, 1999; Zhang, S., Mi-

zutani, A., Srinivasan, M.V.: Learn. Mem. 7: 363–374, 2000. **18–1–11** Tapscott, D.: The Digital Economy – The Promise and Peril in the Age of Networked Intelligence, New York: McGraw-Hill, 1996. **18–1–13** Minsky, M.L.: The Society of Mind, New York: Simon and Schuster, 1985. **18–3–4** Vgl. u.a. Koch, C., Davis, J.L. (eds.): Large-Scale Neuronal Theories of the Brain, Cambridge MA: MIT Press, 1994; Kaas, J.H.: Brain Behav. Evol. 46: 187–196, 1995; Gazzaniga, M.S. (ed.): The Cognitive Neurosciences, Cambridge MA: MIT Press, 1995; Creutzfeldt, O.D.: Cortex cerebri, Oxford University Press, 1995. **18–3–6** Singer, W.: Neuron 24: 49–65, 1999. **20–2–4** Allman, J., Kaas, J.: Brain Res. 31: 84–105, 1971. **20–2–12** Sharma, J., Angelucci, A., Sur, M.: Nature 404: 841–847, 2000; Melchner, L.v., Pallas, S.L., Sur, M.: ebd. 871–876. **21–2–5** Aboitiz, F.: Brain Behav. Evol. 47: 225–245, 1996; Kap. 5 in Deacon T.W.: The Symbolic Species, New York/London: W.W. Norton, 1997; Barton, R.A., Harvey, P.H.: Nature 405: 1055–1058, 2000; Winter, W. de, Oxnard, C.E.: Nature 409: 710–714, 2001. **21–3–2** Withers, G.S., Fahrbach, S.E., Robinson, G.E.: Nature 364: 238–240, 1993; dies.: J. Neurobiol. 26: 130–144, 1995; Durst, C., Eichmüller, S., Menzel, R.: Behav. Neural Biol. 62: 259–263, 1994; Gronenberg, W., Heeren, S., Hölldobler, B.: J. Exp. Biol. 199: 2011–2019, 1996. **22–3–5** Margulis, L., Fester, R. (eds.): Symbiosis as a Source of Evolutionary Innovation, Cambridge MA: MIT Press, 1991; Maynard Smith, J., Szathmáry, E.: The Origins of Life, Oxford University Press, 1999. **24–1–24** Sherman, P.W., Jarvis, J.V.M., Alexander, R.D.: The Biology of the Naked Mole-Rat. Princeton University Press, 1991. **24–2–2** Zur *Scala naturae* der ersten Art siehe Lovejoy, A.: The Great Chain of Being, Cambridge MA: Harvard University Press, 1964. **25–2–1** Der Gedanke der *stratified stability* wird im Essay «The Architecture of Complexity» des Ökonomen H.A. Simon (Proc. Amer. Phil. Soc. 106: 467–482, 1962) vorgestellt und von J. Bronowski (in Seeger, R.J., Cohen, R.S., eds.: Philosophical Foundations of Science, Dordrecht: Reidel, 133–151, 1974) explizit ausgeführt. **25–2–15** Gadagkar, R.: Survival Strategies – Cooperation and Conflict in Animal Societies, Cambridge MA: Harvard Univer-

sity Press, 1997; Keller, L. (ed.): Levels of Selection in Evolution, Princeton University Press, 1999. **28–1–5** Anspielung auf die Einbindung der Biologie in das Feuilleton der «Frankfurter Allgemeinen Zeitung» (siehe Schirrmacher, F.: FAZ vom 27.6.2000, S. 1). **29–3** Tolstoi, L.N.: Krieg und Frieden, aus dem Russischen übersetzt von E. Strenge, Berlin: A. Deubner, 1885 (russische Originalausgabe 1868–69), Kap. 10/16, 11/2.

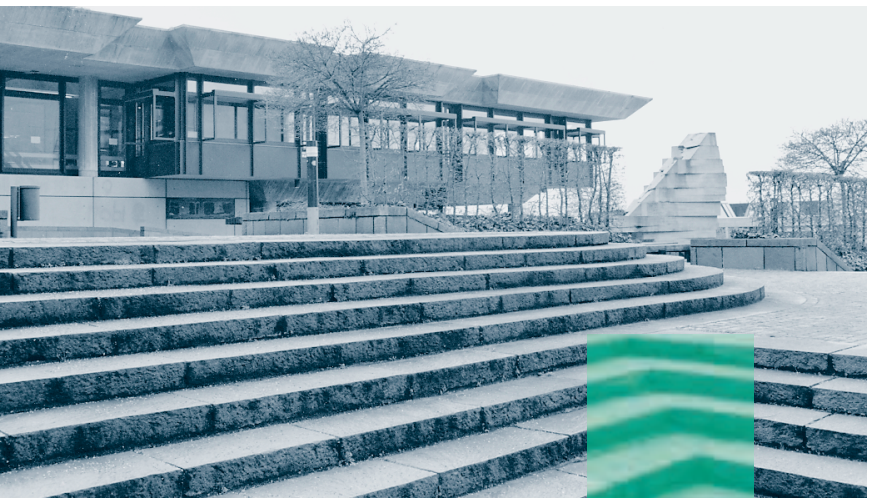
Bilder

Seite 6: Dreidimensionale Computerrekonstruktion des Gehirns von *Cataglyphis bicolor*, der saharischen Rennameise. Die Rekonstruktion erfolgte anhand lichtmikroskopischer Auswertungen von Serienschnitten (ausgeführt von Dr. E.P. Meyer). *Oben:* Frontalansicht der Hauptkomponenten des Gehirns. Das Protocerebrum mit den Corpora pedunculata – den «Pilzkörpern» – ist in *Gelb,* das optische System mit Lamina, Medulla und Lobula in *Rot* und das Deuterocerebrum mit den Antennalloben in *Grün* angelegt. *Unten:* Corpora pedunculata mit Calyces, Pedunculi sowie α- und β-Loben. **Seite 11:** Polarisationsmuster des Himmels. Im *oberen Bild* symbolisieren die Ausrichtung und die Grösse der schwarzen Balken die Polarisationsrichtung (e-Vektor-Richtung) und den Polarisationsgrad des von den jeweiligen Himmelspunkten ausgehenden Lichts. Der *offene Kreis* markiert den Zenit, der *geschlossene* die Sonne (Sonnenhöhe 60°). Die *Kreisperipherie* entspricht dem Horizont. Der Nullpunkt der Kompassskala (siehe Zahlenangaben längs des Horizonts) wird durch den Sonnenmeridian definiert. Aus Wehner, R.: Fortschr. Zool. 39, S. 108, 1994. Im *unteren Bild* sind die Polarisationsrichtungen – jeweils zu 45°-Gruppen zusammengefasst – durch Falschfarben repräsentiert. Sonnenhöhe 10°. Horváth, G., Wehner, R., unpubl. **Seite 15** Interneuron aus den visuellen Loben der Biene, *Apis mellifera.* Nach Strausfeld, N.: Atlas of an Insect Brain. Berlin/New York: Springer, 1976. **Seite 19:** Dreidimensionale Computerrekonstruktion des *Cataglyphis*-Gehirns (vgl. Bild Seite 6). Caudalansicht. **Seite 23:** Repräsentation sensorischer und motorischer Aktivitäten in einzelnen Grosshirnarealen des Menschen. Positronen-

Emissions-Tomographische (PET-) Aufnahmen von M. E. Raichle, Washington University, St. Louis, USA. Bei den Aktivitäten handelt es sich in der linken Reihe (von oben nach unten) um Partner küssen, Wärme empfinden, Musik hören, Text lesen; in der rechten Reihe (ebenfalls von oben nach unten) um Farben sehen, Text sprechen, Duft riechen, Süsses schmecken. **Seite 27:** Schematisches Schaltdiagramm der Neocortexareale, die an der Verarbeitung visueller Information beteiligt sind. Die mit Akronymen versehenen Kästchen entsprechen cytoarchitektonisch abgrenzbaren Neuronenensembles der Hirnrinde. Die meisten der angegebenen Faserverbindungen verlaufen reziprok. Nach Felleman, D.J., van Essen, D. C.: Cerebral Cortex 1: 1–47, 1991.

IMPRESSUM:
Zürcher Universitätschriften Nr. 3

Herausgeberin	Universitätsleitung der Universität Zürich
Beauftragter	Dr. Kurt Reimann
Publishing	unicommunication, Dr. Heini Ringger, Thomas Gull (Redaktion)
Gestaltung	Atelier Peter Schuppisser, Zürich
Titelbild	Silvia Luckner, Zürich
Grafik	Dr. Ursula Menzi
Druck	NZZ Fretz AG, Zürich
Auflage	2000
Erscheinungsdatum	April 2001
Adresse	Generalsekretariat der Universität Zürich, Künstlergasse 15 8001 Zürich. Telefon 01 634 22 51 Fax 01 634 22 12 E-Mail gs@zuv.unizh.ch



Zürcher Universitätsschriften 3