



GMD Report

57

GMD –
Forschungszentrum
Informationstechnik
GmbH

Joseph W. Lengeler, Bernd S. Müller,
Franco di Primio

Kognitive Leistungen und einzellige Lebewesen

Juni 1999

© GMD 1999

GMD –

Forschungszentrum Informationstechnik GmbH

Schloß Birlinghoven

D-53754 Sankt Augustin

Germany

Telefon +49 -2241 -14 -0

Telefax +49 -2241 -14 -2618

<http://www.gmd.de>

In der Reihe GMD Report werden Forschungs- und Entwicklungsergebnisse aus der GMD zum wissenschaftlichen, nichtkommerziellen Gebrauch veröffentlicht. Jegliche Inhaltsänderung des Dokuments sowie die entgeltliche Weitergabe sind verboten.

The purpose of the GMD Report is the dissemination of research work for scientific non-commercial use. The commercial distribution of this document is prohibited, as is any modification of its content.

Dieser Report ist eine Vorabveröffentlichung. Im Interesse einer späteren Veröffentlichung wird gebeten, ihn nicht weiter zu vervielfältigen.

Die Autoren sind für kritische Hinweise dankbar.

This report is a preliminary publication. In the interest of a subsequent final publication it should not be copied.

Critical comments would be appreciated by the authors.

Anschriften der Verfasser/Addresses of the authors:

Dr. Bernd S. Müller

Dr. Franco di Primio

Institut für Autonome intelligente Systeme

GMD – Forschungszentrum Informationstechnik GmbH

D-53754 Sankt Augustin

E-mail: Bernd.Mueller@gmd.de

Franco.diPrimio@gmd.de

Prof. Dr. Joseph W. Lengeler

Universität Osnabrück

FB. Biologie/Chemie

Barbarastraße 11

49069 Osnabrück

E-mail: Lengeler@biologie.uni-osnabrueck.de

ISSN 1435-2702

Kognitive Leistungen und einzellige Lebewesen

Joseph W. Lengeler^{*}, Bernd S. Müller^{**}, Franco di Primio^{**}

^{*} AG Genetik, Fachbereich Biologie/Chemie, Universität Osnabrück

^{**} Institut für Autonome intelligente Systeme (AiS)
GMD – Forschungszentrum Informationstechnik GmbH

This report is a preliminary publication. In the interest of a subsequent final publication it should not be copied. Critical comments would be appreciated by the authors.

Summary

Cognitive capabilities and unicellular organisms

A closer look at unicellular organisms and their behavior as autonomous and social beings sheds new light on the nature of cognition. This allows, at the same time, a search for minimal conditions that help to identify the yet unknown appearance of cognition during evolution. Positive results might also serve as principles for the construction of intelligent artefacts as they are strived for in artificial intelligence and cognitive robotics research.

Analyzing the abilities of prokaryotes and unicellular eukaryotes and comparing them to the abilities of “higher” organisms, we conclude that common definitions of cognition are not specific enough. The attempt to define cognition by focusing on the coupling between stimulus and response and asserting that (to have cognition) it has to be indirect and modifiable fails, simply because in all organisms every reaction to a stimulus is indirect and modifiable. A definition of cognition based on such a distinction cannot hold unless one is willing to ascribe cognitive capacities also to *Escherichia coli* bacteria, for instance.

Viewing cognition as the sum of abilities necessary for coping with a complex physical and social environment is also highly questionable, i.e. unspecific. We show that functions comparable to the cognitive functions “perception” and “memory” in higher organisms can well be identified in unicellular beings. The “architecture” of the bacterial (prokaryotic) sensorimotor apparatus is also in some structures, but particularly at the functional level comparable with that of higher organisms and should be, as a consequence, indicative of cognition.

Furthermore, we discuss other, somewhat more delimitable, phenomena like detection of identity, counting, adaptation, habituation and learning in ethological categories and compare them to findings from the microorganismic world. In this context, we argue that so-called “true learning” and the appearance of nervous systems are not break-points in the evolution of cognition. The presence of nervous systems means only a huge amplification of the recognition power of individual organisms. The molecular net that realizes the regulation and transduction of signals in unicellular beings is comparable to the processes within a neural net, and a population of unicellular organisms can be viewed as an individual, multicellular net with amplified recognition power.

Finally, we show that sophisticated forms of cooperation and competition developed also in populations of unicellular organisms. This seems not to be true for the phenomena imagination (rehearsal) and introspection also often seen as stemming from social problem-solving needs. As for these aspects, further research is needed, however, to put them on firm scientific grounds.

Keywords

UNICELLULAR ORGANISMS – EVOLUTION – COGNITION – COGNITIVE ROBOTICS

Zusammenfassung

Eine genaue Betrachtung einzelliger Lebewesen und ihres Verhaltens als autonome und soziale Wesen wirft neues Licht auf die Natur von Kognition. Das erlaubt gleichzeitig eine Suche nach minimalen Bedingungen, die bei der Bestimmung des Erscheinens von Kognition in der Evolution helfen. Positive Ergebnisse könnten auch als Prinzipien für die Konstruktion intelligenter Artefakte dienen, wie sie in der Künstlichen Intelligenz und der kognitiven Robotikforschung angestrebt werden.

Ein Vergleich der Fähigkeiten von Einzellern mit denen von "höheren" Organismen führt uns zu dem Schluß, daß gängige Definitionen von Kognition nicht spezifisch genug sind. Der Versuch, Kognition über die Indirektheit und Modifizierbarkeit der Kopplung zwischen Reiz und Reaktion zu definieren, scheitert, weil in allen Organismen Reiz-Reaktionspaare indirekt und modifizierbar sind. Eine solche Definition ist nicht haltbar, es sei denn, man ist bereit, auch z.B. *Escherichia coli*-Bakterien kognitive Eigenschaften zuzubilligen.

Die Definition von Kognition als Summe der Eigenschaften, die notwendig sind, um in einer komplexen physikalischen und sozialen Umgebung zu bestehen, ist ebenfalls hinterfragbar und unspezifisch. Wir zeigen, daß Leistungen, die mit den Kognitionsleistungen "Wahrnehmung" und "Gedächtnis" in höheren Organismen vergleichbar sind, in Einzellern nachweisbar sind. Die sensomotorische Komplexität von Einzellern ist auch in vieler Hinsicht strukturell, vor allem aber funktionell vergleichbar mit derjenigen höherer Organismen und kann deshalb als ein Hinweis auf Kognition gewertet werden.

Darüber hinaus diskutieren wir andere, abgrenzbare Phänomene wie Erfassung von Identität, Zählen, Adaptation, Habituation und Lernen aus der Sicht der Verhaltensforschung, und vergleichen sie mit Befunden aus der Welt der Mikroorganismen. In diesem Zusammenhang bestreiten wir, daß sogenanntes "echtes Lernen" und das Erscheinen von Nervensystemen Bruchstellen in der Evolution von Kognition sind. Die Anwesenheit von Nervensystemen bedeutet nur den Übergang von Systemen mit einem relativ begrenzten (Erkennungs-) Potential zu solchen mit einem riesigen Potential. Das molekulare Netz, das die Regulation und Transduktion von Signalen in Einzellern realisiert, ist vergleichbar mit den Prozessen innerhalb eines Nervennetzes. Eine Population von einzelligen Organismen kann als individuelles, multizelluläres Netz mit erhöhtem Erkennungspotential angesehen werden.

Schließlich zeigen wir, daß raffinierte Formen von Kooperations- und Konkurrenzverhalten auch in Einzellerpopulationen vorhanden sind. Eine ähnliche Aussage scheint nicht für Phänomene wie Imagination (Probehandeln) und Introspektion möglich zu sein, die auch in Bezug auf die Bewältigung sozialer Probleme zu sehen sind. Eine genaue naturwissenschaftliche Erfassung solcher Aspekte, die erst einen Vergleich zwischen Mehrzellern und Einzellern erlauben würde, ist allerdings noch zu leisten.

Schlüsselworte

EINZELLER – EVOLUTION – KOGNITION – KOGNITIVE ROBOTIK

Inhaltsverzeichnis

1 EINZELLER, KOGNITION IN DER EVOLUTION UND KOGNITIVE ROBOTIK.....	7
Der Zeitpunkt einsetzender Kognition in der Evolution ist unbekannt	7
Anforderungen der kognitiven Robotik.....	8
2 AUSGANGSFRAGE, VORGEHENSWEISE UND ERGEBNISSE IM ÜBERBLICK	8
Die Beantwortung der Verortungsfrage wird besser möglich bei Betrachtung minimaler Bedingungen; aus bekannten zellbiologischen Prozessen lassen sich eventuell Prinzipien der Kognition ableiten.....	9
Einzelne Arbeitsschritte und Hauptergebnisse.....	9
3 GÄNGIGE DEFINITIONEN VON KOGNITION SIND ZU ALLGEMEIN.....	11
3.1 BESCHAFFENHEIT DER KOPPLUNG ZWISCHEN REIZ UND REAKTION	11
3.1.1 <i>Indirekte Kopplung zwischen Reiz und Reaktion bei Prokaryoten</i>	11
Beispiel 1: Bewegung von Bakterien nach einem chemischen Reiz.....	11
3.1.2 <i>Modifizierung der Kopplung zwischen Reiz und Reaktion bei Prokaryoten</i>	14
Beispiel 2: Auswahl zwischen Nahrungsquellen bei Bakterien.....	14
3.1.3 <i>Schlußfolgerung</i>	15
3.2 DEFINITION VON KOGNITION ÜBER DEN NUTZEN	16
4 LEISTUNGEN VON EINZELLERN ÄHNELN KOGNITIVEN LEISTUNGEN	16
4.1 WAHRNEHMEN BEI PROKARYOTEN	17
4.1.1 <i>Differenzierung zwischen Zuckerarten</i>	17
4.1.2 <i>Verhalten bei der Nahrungssuche</i>	17
Beispiel 3: Einbringen von Glukose in eine nahrungsneutrale Lösung.....	17
4.2 GEDÄCHTNIS BEI PROKARYOTEN.....	18
Beispiel 4: Einbringen von nahrungssuchenden Bakterien in eine nahrungslose Umgebung.....	18
5 SENSOMOTORISCHE KOMPLEXITÄT ALS INDIZ FÜR KOGNITION	20
6 UNTERSCHIEDUNG ZWISCHEN KOGNITIVEN UND VORKOGNITIVEN LEISTUNGEN.	22
7 VERORTUNG VON KOGNITION IN DER VERHALTENS BIOLOGIE	24
7.1 ERFASSUNG VON IDENTITÄT UND AUFBAU VON ERWARTUNGEN.....	25
7.2 ZÄHLEN	26
Beispiel 5: Zählen beim chemotaktischen Verhalten von Kolibakterien	28
7.3 LERNFÄHIGKEIT.....	28
7.3.1 <i>Sinnesanpassung (Adaptation)</i>	29
7.3.2 <i>Habituation</i>	29
7.3.3 <i>Echtes Lernen</i>	29
7.4 SIND NERVENSYSTEME BRUCHSTELLEN DER KOGNITIONS ENTWICKLUNG?	30
8 BEDEUTUNG “SOZIALER WECHSELWIRKUNGEN” BEI EINZELLERN.....	32
8.1 KOOPERATION	33
8.1.1 <i>Kooperation zur gemeinsamen Problemlösung</i>	33
8.1.2 <i>Kooperation mit Hilfe horizontaler Genübertragung: Konjugation</i>	34
8.1.3 <i>Kooperation mit Hilfe horizontaler Genübertragung: Transformation</i>	35
8.2 KONKURRENZ.....	35
8.3 PROBEHANDELN (IMAGINATION).....	36
8.4 INTROSPEKTION	37
9 AUSBLICK.....	38
LITERATUR.....	39

... I came across descriptions of bacterial chemotaxis as I was searching for a simple system in which to study the elements of behavior in the hope some underlying principles might be discovered that are applicable at many different levels of biological complexity (Adler 1976, S. 40)

If it were our purpose ... to say what is actually known about the evolution of cognition, we could stop at the end of this sentence. (Lewontin 1990, S. 239)

1 Einzeller, Kognition in der Evolution und kognitive Robotik

Ein Vergleich der Leistungen, die in der Kognitionswissenschaft als kognitiv gelten, mit den Leistungen von Einzellern (Prokaryoten und Eukaryoten)¹ zeigt, daß der Kognitionsbegriff in der allgemein akzeptierten Lesart zu ungenau ist (er beschreibt notwendige, aber nicht hinreichende Eigenschaften). Leistungen von Einzellern ähneln kognitiven Leistungen in dem Sinne, daß dieselben Begriffe, die für die Beschreibung des Verhaltens von zweifellos mit Kognition ausgestatteten Lebewesen benutzt werden, auch für die Beschreibung des Verhaltens von Einzellern zutreffen.

Der Zeitpunkt einsetzender Kognition in der Evolution ist unbekannt

Kognition wird als Komplex von Eigenschaften besonders höher entwickelter Lebewesen fest angenommen, aber wenig Genaues ist über die Voraussetzungen bekannt, die erfüllt sein müssen, um einem Lebewesen Kognition zusprechen zu können.

Der (naturwissenschaftliche) Erklärungswert vieler, wenn nicht aller Ansätze der Kognitionswissenschaft, die "mechanistische" Systemmodelle vorgeschlagen haben, wird sogar von Kognitionswissenschaftlern angezweifelt (Kline 1988). Auch Forschungsaktivitäten im Bereich der Künstlichen Intelligenz bzw. Kognitiven Robotik (Christaller 1999), die einen technischen rekonstruktiven Anspruch erheben, haben zwar gelegentlich zu einer Präzisierung der Problemstellungen geführt, aber kaum Durchbrüche erzielt. Dies hängt möglicherweise grundsätzlich

¹ Bakterien sind die kleinsten Lebewesen. Ihr Durchmesser bzw. Länge beträgt nur wenige Tausendstelmmillimeter (μm). Sie zählen zu den frühesten und einfachsten Lebensformen. Seitdem sie vor ca. 3 Milliarden Jahren aufgetaucht sind, haben sie einen ständigen Anpassungs- und Diversifizierungsprozeß durchgemacht. Es gibt ca. 10000 bekannte und 100 bis 1000 mal mehr unbekannte verschiedene Arten. Bakterien sind praktisch überall auf der Erde, und es gibt kaum etwas, wovon sie sich nicht ernähren können. Unser Körper enthält in der Regel ungefähr genau so viele Bakterien (nämlich 10^{14}) wie menschliche Zellen. Bakterien werden Prokaryoten genannt (griechisch: *vor dem Kern*), weil sie keinen echten Zellkern enthalten. Bei Eukaryoten (griechisch: *mit echtem Kern*) befindet sich die (wesentlich längere) DNA in Form von Chromosomen innerhalb eines Kernes. Einzeller waren die einzigen Lebewesen für mehr als zwei Milliarden Jahre. Die eukaryotischen Einzeller sind vermutlich aus der Verschmelzung zweier (mehrerer) älterer Zellen entstanden. Die ersten mehrzelligen Organismen sind relativ spät im Laufe der Evolutionsgeschichte, nämlich vor ca. 700 Millionen Jahren erschienen (die Erde ist nicht älter als 5 Milliarden Jahre).

damit zusammen, daß ein technischer Erfolg nicht ohne weiteres durch einen mathematisch-informatischen bzw. mechatronischen “Kurzschluß”, d.h. ohne genaue Berücksichtigung der Struktur- und Funktionsübergänge zwischen den verschiedenen Organisationsebenen von Lebewesen (von Biomolekülen über Organellen, Zellen, Gewebe, Organe bis zu Gesamtorganismen und Gesellschaften) erreichbar ist.

Ausgehend von dem, was die Kognitionswissenschaft an Definitionen und beschreibenden Phänomenaufzählungen bereithält (vgl. z.B. Müller 1998), soll im folgenden dargelegt werden, ob und wie das Auftreten von Kognition im Stammbaum der Lebewesen zu bestimmen ist bzw. Kriterien für die Suche danach zu entwickeln sind. Diese Positionsbestimmung bezeichnen wir abkürzend als “Verortung(sproblem)” wohlwissend, daß es um eine Suche in der Zeit geht. Evolution ist ein (raum)zeitlicher Prozess, bei dem nicht primär Orte für einzelne Vorgänge, sondern Zeitpunkte angegeben werden können. Präzise formuliert lautet die Frage also: Welche, zu einem bestimmten Zeitpunkt der Evolution vorhandenen, Strukturen ermöglichten das Auftreten von Kognition (kognitiven Prozessen)?

Anforderungen der kognitiven Robotik

Die vorliegenden Überlegungen sind einerseits wichtige Forschungsfragen der Biologie und der Kognitionswissenschaft, andererseits haben sie einen nicht zu unterschätzenden Stellenwert bei dem Versuch, kognitive Roboter zu bauen. Artefakte mit kognitiven Fähigkeiten auszustatten, ist bisher nur mit bescheidenem Erfolg gelungen. Dabei erhoffte sich die Künstliche Intelligenz gerade durch das “Verkörpern” und “In-die-Welt-setzen” ihrer Programme einen Entwicklungsschub².

Gelänge es zu einem späteren Zeitpunkt — vielleicht auf dem hier vorgeschlagenen Weg —, mehr über die Evolution von Kognition zu erforschen, ließen sich daraus erfolgsversprechende Konstruktionsprinzipien für Artefaktkognition ableiten.

2 Ausgangsfrage, Vorgehensweise und Ergebnisse im Überblick

Die Problematik der Verortung von Kognition in der Evolution ist in der Kognitionswissenschaft klar gestellt worden, aber unbeantwortet geblieben:

Unstreitig gilt der Mensch als kognitives System. Abgrenzungsprobleme ergeben sich nach unten: Ist die Fliege ein kognitives System; ist die geschickte Steuerung ihres Fluges eine kognitive Leistung? Zeigt die Konditionierung von Plattwürmern auf aversive Reize durch ihr Gelingen kognitive Fähigkeiten bei diesen Organismen an? Sind vielleicht gar schon die Anpassungsreaktionen von Amöben Kognition? Offenkundig fällt es schwer eine klare Grenze für Kognition anzugeben. (Strube 1996, S. 304)

² Brooks (1986) plädiert unter dem Titel *Intelligence from the bottom up* für eine “evolutionäre”, robotikorientierte KI. Nach seiner Meinung ist die sukzessive Ausstattung von Software mit einem “Körper”, d. h. ein inkrementeller Roboterbau der einzige Weg zur Realisierung von (künstlicher) Intelligenz. Der Ausdruck “In-die-Welt-setzen” (an den heideggerschen Ausdruck “In-der-Welt-sein” angelehnt) meint innerhalb der kognitiven Robotik im Grunde Ähnliches wie die These von Brooks.

Die Schwierigkeiten bei der Suche nach einer Antwort liegen nicht zuletzt darin, daß reproduzierbare und meßbare Randbedingungen nicht ohne weiteres angegeben werden können.

Zum Zweck der Vororientierung gehen wir in diesem Abschnitt zunächst auf generelle Aspekte unseres Ansatzes näher ein. Danach stellen wir in einem kurzen Überblick einzelne Arbeitsschritte und die erzielten Hauptergebnisse dar.

Die Beantwortung der Verortungsfrage wird besser möglich bei Betrachtung minimaler Bedingungen; aus bekannten zellbiologischen Prozessen lassen sich eventuell Prinzipien der Kognition ableiten

Unser Vorgehen wird von der Erwartung getragen, daß entwicklungsgeschichtlich ältere ("einfachere") Formen von Kognition durchschaubarer sind als Spätformen. Die Verortung von Kognition wird demnach besser möglich, wenn man dort nach minimalen Bedingungen sucht, wo die Verhältnisse überschaubarer werden und allgemeine Prinzipien sich leichter finden lassen.

Solche minimalen Bedingungen sollten zweifellos bei Einzellern wegen ihres früheren Auftretens in der Evolution vorliegen, vorausgesetzt es gelingt, Kognitionsverdächtiges bei ihnen zu identifizieren. Dies scheint möglich zu sein, da Einzeller Probleme lösen, für deren Lösung wir Kognition in höheren Lebewesen annehmen. Über Struktur und funktionale Zusammenhänge in Einzellern und ihr Leben in Populationen ist inzwischen vieles bekannt und bis hin zu den biochemischen Prozessen detailliert beschrieben. Das sollten gute Voraussetzungen sein, um später aus möglichen kognitionsverdächtigen Phänomenen Prinzipien ableiten zu können, die zum besseren Verständnis der Entwicklung von Kognition auch in höheren Lebewesen dienen. Wir können hier nur Indizien dafür liefern, daß dies eine lohnende Vorgehensweise sein könnte. Wir können selber die Frage "Was sind primitive und wie entstehen komplexe Wahrnehmungs-, Verhaltens- und Kognitionsleistungen?" nicht beantworten. Wir glauben aber, daß eine *Klärung* der Frage der Primitiva und der Komplexitätsentstehung (und damit eine im Ansatz erfolgversprechende technische Rekonstruktion kognitiver Leistungen) nicht ohne Berücksichtigung von Erkenntnissen der biomolekularen Forschung erfolgen kann.

Einzelne Arbeitsschritte und Hauptergebnisse

Will man die Frage "Wann taucht Kognition in der Evolution auf?" beantworten oder die damit eng zusammenhängende Frage "Welche heute lebende Lebewesen verfügen über Kognition?", muß man sich darüber im klaren sein, was Kognition ausmacht und an welche biologische Strukturen ihr Auftreten gebunden ist. Man kann dazu eine gängige Definition von Kognition heranziehen und versuchen, mit ihr Umstände zu beschreiben, die geeignet sind, um den Zeitpunkt festzulegen, von dem an in der Evolution von Kognition gesprochen werden kann (und damit die Lebewesen zu identifizieren, denen heute Kognition zugesprochen werden kann). Oder man kann sich einzelne, üblicherweise als kognitiv bezeichnete Leistungen vornehmen und versuchen zu bestimmen, wann die zugehörigen biologischen Strukturen erstmals in der Evolution anzutreffen sind bzw. bei welchen Lebewesen sich diese kognitive Leistung heute nachweisen läßt. Beides wollen wir in diesem Beitrag tun, indem wir einige Beispiele aus der sehr

frühen Entwicklung, nämlich bei Prokaryoten und anderen Einzellern, näher betrachten. Die einzelnen Arbeitsschritte und ihre Ergebnisse werden sein:

1. Die Definition von Kognition als indirekte, modifizierende Kopplung zwischen Reiz und Reaktion, die Strube (1996) angibt, ist zu allgemein. Es gibt nur indirekte Antworten auf Reize, und schon bei Prokaryoten kann die Kopplung zwischen Reiz und Reaktion z.B. durch einen anderen Reiz modifiziert werden (Abschnitt 3.1).
2. Als einen anderen Aspekt von Kognition kann man — als Definitionsidee — ihre wichtige Rolle bei der Bewältigung der natürlichen, auch sozialen Umwelt hinzunehmen; unsere Ausgangsfrage bleibt auch auf diesem Wege weiterhin offen. Schon Einzeller leben mit Erfolg in einer Umwelt, die sowohl physikalisch-chemisch als auch “sozial” besonders kompliziert und anspruchsvoll ist (Abschnitt 3.2).
3. Leistungen von Einzellern ähneln kognitiven Leistungen. Wenn üblicherweise als kognitiv bezeichnete Leistungen schon am Anfang der Evolution anzutreffen sind, dann eignen sie sich ebenfalls nicht zur Verortung von Kognition in der Evolution, oder die Frage “Wann taucht Kognition in der Evolution auf?” ist damit beantwortet: bei Prokaryoten und einzelligen Eukaryoten (Abschnitt 4).
4. Vielleicht ist die Komplexität des sensomotorischen Systems ein Indiz für das Vorliegen von Kognition? Wenn ja, so sind auch Prokaryoten kognitive Wesen: Ihre sensomotorische Architektur ist in vieler Hinsicht strukturell, vor allem aber funktionell vergleichbar mit derjenigen “höherer” Lebewesen (Abschnitt 5).
5. Auch die Unterscheidung von kognitiven und vorkognitiven Leistungen bzw. die Annahme von Vorgängen, die von den kognitiven Leistungen abzugrenzen sind, ist nicht scharf genug, um Kognition bei Prokaryoten und anderen Einzellern auszuschließen (Abschnitt 6).
6. Eine kritische Betrachtung ausgewählter Beiträge aus der Verhaltensbiologie ergibt, daß die dort vorgeschlagene Abstufung von Kognitionsleistungen grob und vermutlich recht willkürlich ist. Der Vergleich mit Leistungen von Einzellern scheitert letztlich (von einigen wenigen Aspekten abgesehen) an der fehlenden Meßbarkeit (Abschnitt 7.1 – 7.3).
7. Die Fähigkeit “echtes Lernen” und das Erscheinen von Nervensystemen sind nicht als “Bruchstelle” in der Kognitionsentwicklung zu werten. Die Anwesenheit von Nervensystemen bedeutet nur den Übergang von Systemen mit einem relativ begrenzten (Erkennungs-) Potential zu solchen mit einem riesigen Potential (Abschnitt 7.4).
8. Bei Prokaryoten und anderen Einzellern finden sich ausgeprägte Leistungen zur Bewältigung des sozialen Umfeldes; die Population spielt bei ihnen eine herausragende Rolle. Wenn man die Ausbildung von Kognition insbesondere mit der Notwendigkeit erklärt, mit komplexen sozialen Verhältnissen umgehen zu müssen, so kann man ihnen in dieser Hinsicht auch nicht unhinterfragt Kognition absprechen (Abschnitt 8).

3 Gängige Definitionen von Kognition sind zu allgemein

Wir wollen zwei gängige Definitionen von Kognition untersuchen: Eine, die zur Definition mit den Begriffen Reiz und Reaktion arbeitet, und eine, die sich über den Nutzen von Kognition für ein Lebewesen Gedanken macht. Um die Tauglichkeit dieser Definitionen für die Bestimmung des Zeitpunktes zu überprüfen, an dem Kognition in der Evolution einsetzt, betrachten wir zwei Beispiele aus der Welt der Prokaryoten näher.

3.1 Beschaffenheit der Kopplung zwischen Reiz und Reaktion

Nach Strube (1996) sind kognitive Systeme dadurch gekennzeichnet, daß in ihnen eine indirekte Kopplung zwischen Reiz und Reaktion besteht, daß bei ihnen (eben kognitive) Prozesse modifizierend zwischen den Reiz und die Reaktion (das Verhalten des Systems) geschaltet sind. Auf den Vorschlag McCarthys eingehend, den Thermostaten als kognitives System zu betrachten, verweist Strube auf die Kritik Searles daran und schreibt:

Der Kritik Searles ist hier insofern zuzustimmen, als ein Thermostat eine unmittelbare und starre Kopplung von Sensorik und Effektorik aufweist. Auch relativ einfache biologische Systeme wie Amöben zeigen eine direkte, nichtmodifizierbare Kopplung bestimmter Reize mit spezifischem Verhalten. Kognition hingegen interveniert zwischen Reizaufnahme und Verhalten — dies ist geradezu definitorisch für Kognition. Die Reiz-Reaktionskopplung wird dadurch indirekt und durch kognitive Prozesse (u.a. auf der Grundlage der Nutzung gespeicherter früherer Erfahrungen) modifiziert. (ib. S. 304)

Sieht man einmal davon ab, daß hier Kognition mit Bezug auf kognitive Prozesse, also gewissermaßen zirkulär definiert wird, müssen auch bezüglich des in der Definition benutzten "indirekt" Zweifel angemeldet werden: Die Definition von Kognition als zwischen Reizung und Antwort vermittelnd tretende Prozesse ist unterbestimmt, weil bei allen biologischen Systemen, auch bei Amöben, denen Strube diese Eigenschaft abspricht, ja sogar schon bei Prokaryoten die Antwort auf einen sensorischen Reiz (aus der Außenwelt oder aus dem Innern der Zelle oder des Organismus) immer moduliert wird. Jedes sensorische System antwortet nur indirekt auf Reize. Wir wollen dies in den nächsten Unterabschnitten an Beispielen belegen und diskutieren.

3.1.1 Indirekte Kopplung zwischen Reiz und Reaktion bei Prokaryoten

Die indirekte Kopplung zwischen Reiz und Reaktion bei Prokaryoten wollen wir mit Hilfe des Beispiels 1 durch die Beschreibung der Bewegung von Bakterien und deren molekularbiologischer Erklärung belegen. Zur Erleichterung des Überblicks unterscheiden wir dabei zwischen den mehr allgemeinen Teilen der Beschreibung und detaillierteren Teilen im Druck. Diese Konvention behalten wir bei weiteren Beispielen bei. Das Beispiel 1 ist deswegen so ausführlich, weil es auch als Grundlage für spätere Beispiele dient.

Beispiel 1: Bewegung von Bakterien nach einem chemischen Reiz

Bakterien wie *Escherichia coli* (im folgenden als *E. coli* abgekürzt bzw. Kolibakterien genannt) bewegen sich durch eine Folge von geradstreckigen (Lauf-)Bewegungen und Dreh-(Taumel-)Bewegungen fort, die durch einen periodischen Wech-

sel der Drehrichtung ihrer rotierenden Flagellen (Geißeln) ausgelöst werden (Abb. 3-1).

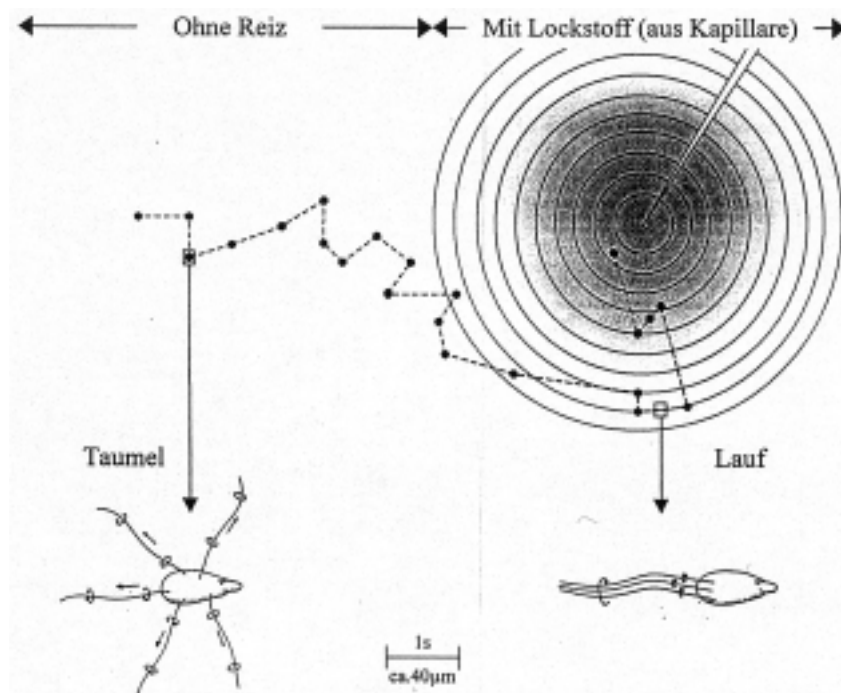


Abbildung 3-1: Lauf- und Taumelbewegung bei Bakterien.

Links: ungerichtete Bewegung im ungereizten Zustand. Das Bakterium (3-5 µm Länge) führt abwechselnd eine kurze Taumelbewegung (durch einen schwarzen Punkt angedeutet), bei der es sich auf der Stelle dreht, gefolgt von einer ungerichteten Laufbewegung (durch die Striche --- angedeutet) aus. Nach ca. 1s beendet eine erneute Taumelbewegung den Lauf. Viele Lauf- und Taumelbewegungen führen zu einer zufälligen Gesamtbewegung der Zelle im Raum.

Rechts: gerichtete Bewegung innerhalb eines Gradienten, der sich durch Einbringen eines Lockstoffes gebildet hat (die konzentrischen Kreise sollen die in Richtung der Kapillare zunehmende Konzentration des Lockstoffes anzeigen). Trifft das Bakterium auf den Gradienten, werden die Taumelbewegungen unterdrückt, so lange die Zelle den Gradienten aufwärts schwimmt, aber ausgelöst, sobald sie abwärts schwimmt. Stromaufwärtsläufe verlängern sich dadurch bis zu 1 min, und die Zelle findet relativ rasch die Kapillarenöffnung in einer positiven Chemotaxis.

Bei der Laufbewegung sind die Flagellen einer Zelle bündelartig nach "hinten", entgegen der Fortbewegungsrichtung angeordnet und drehen sich nach dem Prinzip einer Schiffsschraube gegen den Uhrzeigersinn (counter clockwise, ccw). Bei der Taumelbewegung ist ihre Anordnung radial vom Zellkörper ausgehend und ihre Drehrichtung im Uhrzeigersinn (clockwise, cw). Positive Reize unterdrücken die Taumelbewegung, das Bakterium behält die eingeschlagene Richtung bei; negative Reize fördern die Taumelbewegung, das Bakterium schlägt eine zufällige Richtung ein. Als Chemorezeptoren dienen in die Zellmembran eingebaute und über sie nach außen hinausragende Proteine, welche Veränderungen der Konzentration von Reizstoffen "wahrnehmen". Das Binden eines Futter-, Lock- oder Schreckstoffes löst eine Kette von biochemischen Reaktionen

zwischen zellulären, löslichen Molekülen und Proteinen aus. Wie elektrische Schalter, welche den Zustand “an” oder “aus” einnehmen können, können alle diese Proteine den Zustand cw oder ccw einnehmen. Und wie elektrische Kabel können die Proteine Signale weitergeben (Signaltransduktionskette). Das Signal cw bedeutet am Schalter eines Flagellenmotors Rechtsdrehung und für die Zelle das Einleiten einer Taumelbewegung, das Signal ccw aber Linksdrehung und Laufbewegung der Zelle. Letzteres entspricht der Normal- oder Ruhestellung.

Betrachten wir etwas genauer die Reaktion des Prokaryoten *E. coli* auf den Lockstoff Galaktose (s. auch Abbildung 3-2, oben):

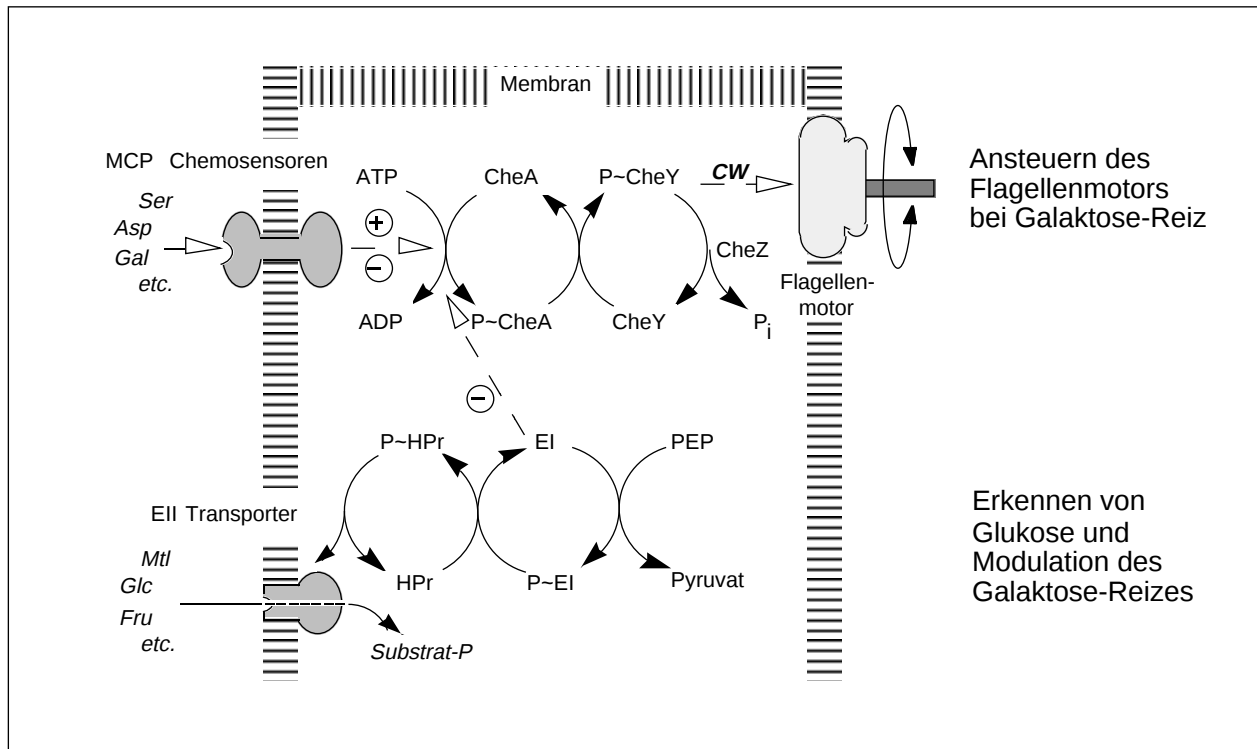


Abbildung 3-2: Reiz, interne Signalverarbeitung und Reaktion bei einem Bakterium.

Oben: Ansteuerung des Flagellenmotors nach Erkennen des Lockstoffes Galaktose (Gal) durch einen Chemosensor (MCP) bei *E. coli*.

Unten: Erkennen des Lockstoffes Glukose (Glc) durch einen EII-Sensor und Verwerten durch die Zelle, sowie verstärkte Hemmung des Galaktose-Reizes.

Galaktose, ein für den nicht hungrigen Prokaryoten nur relativ “interessanter” Stoff, wird durch einen von fünf in der Zellmembran eingebauten Chemosensoren (einem Eiweißmolekül, das methyl-acccepting chemotaxis protein, MCP, genannt wird) erkannt und gebunden. Das Binden der Galaktose an ihren Chemosensor löst eine Kette von Signalen aus, die in diesem Fall vom membrangebundenen Chemosensor MCP an die 6 bis 8 Flagellen weiter gegeben werden, die sich an anderer Stelle der Membran befinden. Zentral für die Funktion und Steuerung der Signaltransduktionskette sind die Proteinkinase CheA, die auch Transmitter oder Sender genannt wird, und der Empfänger CheY (Abb. 3-2). Mit CheA, CheY, CheZ usw. werden für die Chemotaxis wichtige Proteine abgekürzt bezeichnet. Proteinkinasen dienen der Modifikation der für die Zellfunktionen wichtigen sog. Phospho-Proteine durch Phosphorylierung. CheA ist in der ccw-Stellung inaktiv. In der cw-Stellung über-

nimmt es eine Phosphatgruppe ($\sim P$) von dem universellen Energiespender der Zelle, dem Adenosin-triphosphat (ATP), das damit zum Adenosindiphosphat (ADP) wird. Diese Phosphatgruppe wird anschließend vom $P\sim CheA$ an den Empfänger CheY weitergegeben. Während CheA in den ccw-Zustand zurückfällt, geht $P\sim CheY$ in den cw-Zustand über, bindet sofort an den Motorschalter, überführt ihn in die cw-Stellung und verursacht eine Rechtsdrehung des im Ruhezustandes (ccw) linksdrehenden Flagellums.

In der ungereizten Zelle oszilliert CheA, und folglich auch CheY und der Flagellenmotor, periodisch zwischen der cw- und der ccw-Stellung. Dies löst die charakteristische Lauf-/Taubelbewegung der Zelle (Abb. 3-1, links) und ihre ungerichtete Gesamtbewegung aus. Weiter führt dieses Verhalten dazu, daß eine Population hungriger Zellen bei der Nahrungssuche jedes verfügbare Biotop homogen ausfüllt. Trifft die Zelle bei ihrem Herumirren auf einen Lockstoff wie Galaktose (positiver Reiz), so löst dessen Binden an ein MCP sofort den Übergang des MCPs vom cw- in den ccw-Zustand aus. Dieser Zustand bleibt so lange erhalten, wie die Galaktose gebunden bleibt, und er blockiert den Sender CheA in der ccw-, also der inaktiven Stellung. Entsprechend werden Taubelbewegungen unterdrückt und die Zelle zeigt einen verlängerten Lauf (Abb. 3-1, rechts). Löst sich der Lockstoff (negativer Reiz), z.B. weil die Zelle abwärts im Gradienten schwimmt, so geht das ganze System, angefangen vom Sensor MCP bis zum Motorschalter, in die cw-Stellung und die Zelle taumelt. Das gleiche geschieht, falls ein anderes MCP einen Schreckstoff bindet (negativer Reiz).

Beispiel 1 zeigt deutlich, daß bei Prokaryoten eine Vielzahl von zellinternen Prozessen zwischen den Reiz (Galaktose) und die Reaktion (mit Hilfe der Flagellen hinschwimmen) treten; die Antwort auf den Reiz ist insofern indirekt. Dies gilt selbstverständlich nicht nur für das in diesem Beispiel beschriebene, sondern für alle Reiz-Reaktionspaare.

Es ist unklar, was Strube mit "starrer" (im Unterschied zu "nichtmodifizierbarer") Kopplung zwischen Sensorik und Effektorik meint. Sollte das im information-mathematischen Sinne gemeint sein, nämlich daß die Kopplung *determiniert* ist, so ist diese Interpretation im Falle des Bakterienverhaltens nicht haltbar. Determiniert würde bedeuten, daß die Abbildung der Menge der möglichen Reize in die Menge der möglichen Reaktionen eine Funktion realisiert (einem Reiz entspricht höchstens eine Reaktion). Das stimmt für Bakterien im Falle der Chemotaxis nur statistisch. Die Bewegung hin zu Lockstoffen bzw. weg von Schreckstoffen ist (als Programm gesehen) nichtdeterministisch (sowohl im Ablauf als auch im Ergebnis). In Anwesenheit eines Gradienten verändert sich die Wahrscheinlichkeit der Laufbewegung in dem Sinne, daß die Häufigkeit des Taumelns ab- bzw. zunimmt und folglich die Dauer der Läufe umgekehrt proportional zu- bzw. abnimmt. Schließlich erreichen nicht alle, sondern nur die *allermeisten* Bakterien das Ziel (Ort der maximalen bzw. minimalen Konzentration des Lockstoffes bzw. Schreckstoffes).

3.1.2 Modifizierung der Kopplung zwischen Reiz und Reaktion bei Prokaryoten

Schon bei Prokaryoten kann die Kopplung zwischen Reiz und Reaktion z.B. durch einen anderen Reiz modifiziert werden.

Beispiel 2: Auswahl zwischen Nahrungsquellen bei Bakterien

Dieses Beispiel baut auf Beispiel 1 auf (s. Abschnitt 3.1.1). Der Zucker Galaktose ist eine relativ gute Nahrungsquelle und ein guter Lockstoff für das Bakterium *E. coli*. Bevorzugt wird aber der Zucker Glukose. Das zeigt sich darin, daß Zellen nur

nach vorherigem Wachstum in Anwesenheit von Galaktose auf diesen Lockstoff reagieren, aber jederzeit auf Glukose. Ursache für dieses Phänomen ist die Hemmung der Synthese des Galaktosesensors durch Glukose. Aber selbst wenn der Galaktosesensor ausgebildet ist, wird die von ihm ausgehende Signalkette durch eine zweite – während des Abbaues von Glukose ausgelöste – Reaktionskette moduliert (s. Abb. 3-2, unten). Auf ähnliche Art und Weise werden negative Reize, z.B. ausgelöst durch Schreckstoffe, mit dem positiven Reiz Glukose “verrechnet”.

Beispiel 2 verdeutlicht, daß bei Prokaryoten Reiz-Reaktionsketten durch zellinterne Prozesse modifiziert werden, wobei gleichzeitig eine Verarbeitung unterschiedlich wirkender Signale stattfindet. Hier werden Kontrollmechanismen sichtbar, die komplexe Verhaltensmuster, ja sogar eine Art “Konfliktbehandlung” (Abwägen der Güte verschiedener Nahrungsquellen, Unterscheidung zwischen Lockstoff und Schreckstoff) ermöglichen.

3.1.3 Schlußfolgerung

Was heißt das für die Definition von Kognition mit Hilfe des Begriffs “Zwischen Reiz und Reaktion tretender modifizierender Prozeß”? Es bietet sich folgende Alternative: Entweder nehmen wir Kognition bei Prokaryoten an, wenn es uns genügt, zumindest einen solchen “kognitiven Prozeß” identifiziert zu haben, oder diese Definition beschreibt eine zwar notwendige, aber nicht hinreichende Bedingung. Die erste Position kann – wie Stewart (1996) zeigt – grundsätzlich vertreten werden. Das halten wir allerdings für problematisch, weil es einer Identifikation von Leben und Kognition gleichkommt (vgl. auch Heschl 1990), die nicht unbedingt sehr hilfreich ist. Denselben Autor paraphrasierend könnte man sagen: “seeing ‘cognition’ everywhere is virtually equivalent to seeing it nowhere in particular”³. Also bleibt die zweite Option: Die (partielle) Definition muß dann um weitere Bedingungen ergänzt werden, um kognitive von nicht-kognitiven Systemen unterscheiden zu können. Nach diesen muß noch gesucht werden.

Wir müssen in diesem Zusammenhang darauf hinweisen, daß Strube in seinem Überblicksartikel auch andere Charakterisierungen von Kognition einführt, indem er z.B. sagt: “Die für die Kognitionswissenschaft konstitutive Sicht der Kognition betont die Existenz interner Systemzustände (mentaler Zustände)[,] die für die Informationsverarbeitung unverzichtbar sind.” (Strube 1996, S. 304). An derselben Stelle weist er auch auf “die Fähigkeit kognitiver Systeme zur Repräsentation handlungsrelevanter Aspekte der Umwelt, wie auch des Systems selbst” hin. Durch die Einführung der Begriffe “interne Systemzustände” bzw. “Repräsentation” wird die Definition in unserem Sinne nicht spezifischer und deutlicher. Es bliebe zumindest zu klären, wie das Verhältnis zwischen diesen Begriffen (wie auch immer sie näher charakterisiert werden) und den von uns fokussierten Aspekten der Indirektheit und Modifizierbarkeit von Reizreaktionsketten ist.

³ Stewart selbst bezieht seine ironische Anmerkung auf den Begriff ‘intention’. (ib. S. 321).

3.2 Definition von Kognition über den Nutzen

Roth (1996) sieht den Nutzen von Kognition darin, daß diese Menschen und Tiere befähigt, in einer komplizierten natürlichen oder gesellschaftlichen Umwelt zu leben und zu überleben. Ist diese Charakterisierung für unsere Fragestellung spezifisch genug? Die Antwort muß “Nein” lauten, wie eine nähere Betrachtung von Prokaryoten zeigt.

Prokaryoten waren über Jahrmilliarden bei einem Generationswechsel im Bereich von Minuten bis Stunden einem immensen Selektionsdruck durch die direkt auf sie einwirkende, sich häufig und schnell ändernde Umwelt ausgesetzt. Sie sind als Einzeller autonome, meist mobile “Systeme”, die in einer oft lebensfeindlichen Umwelt in Populationen hoher Individuenzahl leben. Solche Populationen, in denen die einzelne Zelle nicht nur mit der physikalischen Umwelt im direkten Kontakt steht, sondern auch mit den anderen Mitgliedern der Population Informationen austauscht (interzelluläre Kommunikation), sind das Äquivalent einzelliger Organismen zum vielzelligen Organismus. Wie dieser enthalten sie spezialisierte Zellen, die besondere Aufgaben übernehmen. Ähnlich vielen Pflanzen und einfachen tierischen Organismen schwimmen z.B. aktiv bewegliche Bakterien nur im Hungerzustand. Nichtbewegliche dagegen bilden im Hungerzustand Sporen und andere Überdauerungsstadien zur schnellen Verbreitung.

Die Umwelt von Prokaryoten ist also nicht nur hinsichtlich ihrer physikalisch-chemischen Natur im Sinne der Rothschen Charakterisierung kompliziert, sondern auch weil sie hohe “gesellschaftliche” Ansprüche stellt. Die Art dieser Komplexität werden wir an dieser Stelle nicht weiter ausführen, sondern sie im nächsten Abschnitt im Zusammenhang mit Leistungen von Einzellern näher beschreiben und später erneut auf sie zurückkommen, indem wir auf die wichtige Rolle der Population näher eingehen (s. Abschnitt 7).

4 Leistungen von Einzellern ähneln kognitiven Leistungen

Der Begriff Kognition wird gern durch Aufzählung einzelner (unstreitig) “kognitiver” Leistungen umschrieben. So zählt z.B. Roth (1996) folgende Leistungen auf, die zum Leben und Überleben in komplizierter Umwelt taugen: Wahrnehmen, Vorstellen, Erinnern, Denken, Handlungsplanung und -steuerung.

Vielleicht erlaubt die gezielte Betrachtung solcher Fähigkeiten, Kognition besser in der Evolution zu verorten. Wir fragen deshalb, ob sich bei Einzellern Phänomene zeigen, die mit einigen der oben erwähnten kognitiven Leistungen, nämlich Wahrnehmen, Erinnern und Vorstellen, vergleichbar sind. Unser Ergebnis in Kürze: Da wir schon bei Prokaryoten tatsächlich etwas Vergleichbares vorfinden, erweist sich auch diese Vorgehensweise als nicht geeignet für eine differenzierte Lösung des Verortungsproblems.

4.1 Wahrnehmen bei Prokaryoten

Prokaryoten verfügen über vielfältige Sensoren, die sie u.a. zur Unterscheidung von Zuckerarten und zur gezielten Nahrungssuche einsetzen. Die Anzahl an Sensoren – ca. 100 verschiedene Typen pro Zelle in einer Gesamtanzahl von ca. 1500 Typen für alle Prokaryoten – und die möglichen Abhängigkeiten und Wechselwirkungen untereinander und mit zellinternen Zuständen lassen allein schon die Bezeichnung “Wahrnehmen” gerechtfertigt erscheinen.

4.1.1 Differenzierung zwischen Zuckerarten

Man kann ohne zu übertreiben sagen, daß es kaum ein Molekül gibt, das auch nur entfernt an natürlich vorkommende Kohlenhydrate oder Kohlenstoffquellen erinnert, für das es nicht mindestens einen spezifischen “Sensor” in mindestens einer Bakterienart gibt (Lengeler 96b, S. 238f). Betrachtet man ein Individuum einer bestimmten Bakterienart zu einem bestimmten Zeitpunkt, so ist es mit Sensoren und Transportsystemen für etwa 30 bis 40 unterschiedliche Kohlenstoffquellen ausgestattet. In seinem Genom ist aber die Information zum Bau von Sensoren und den nachgeschalteten Verarbeitungsprozessen für Hunderte unterschiedliche Kohlenstoffquellen angelegt. Diese werden erst dann synthetisiert (in die Zellmembran neu “eingebaut”), wenn veränderte Umweltbedingungen es erfordern. Ein Bakterium wird also im Durchschnitt während seiner Lebenszeit gleichzeitig 30 bis 40 unterschiedliche Kohlenstoffquellen unterscheiden und nutzen können, bei wechselnden Umweltbedingungen aber einige Hundert unterschiedliche Kohlenstoffquellen. Auf diese Potentialausprägung zu unterschiedlichen Zeitpunkten kommen wir weiter unten noch einmal zurück (s. Abschnitt 5). Hier soll nur auf die große sensorische Differenzierungsfähigkeit der Bakterien hingewiesen werden, die auf dem Zellniveau zumindest der evolutiv späteren “Wahrnehmung” gleichwertig ist.

4.1.2 Verhalten bei der Nahrungssuche

Beispiel 3: Einbringen von Glukose in eine nahrungsneutrale Lösung

Wurden ausgehungerte Bakterien in eine Experimentierschale gesetzt, die nur eine nahrungsneutrale Lösung enthält, so schwimmen sie, wie im Beispiel 1 bereits beschrieben (Abschnitt 3.1.1), mit einer charakteristischen Abfolge von Lauf- und Taumelbewegungen (Abb. 3-1, links), die in der Summe zu einer stochastischen bzw. ungerichteten Gesamtbewegung führen. Nun wird an einer Stelle der Schale mit Hilfe einer sehr feinen Kapillarröhre der Nahrungs- und Lockstoff Galaktose eingebracht (Abb. 3-1, rechts oben). Die Galaktose wird sich in konzentrischen Ringen abnehmender Konzentration um die Kapillarenöffnung ausbreiten. Treffen Zellen auf diese Galaktoseringe, so werden die taumelnden Suchbewegungen immer dann unterdrückt, wenn eine Zelle “stromaufwärts”, d.h. hin zu mehr Galaktose, schwimmt und gefördert, falls die Zelle “stromabwärts” gerät. Eine direkte Folge dieses Verhaltens ist, daß die Zellen (bis zu 100 mal) länger stromaufwärts als stromabwärts schwimmen und daß sie sich relativ schnell an der Stelle der höchsten Konzentration des Lockstoffs an der Kapillarenöffnung ansammeln.

4.2 Gedächtnis bei Prokaryoten

Das eben beschriebene Experiment (Beispiel 3, Abschnitt 4.1.2) kann wie folgt fortgeführt werden, um Gedächtnisleistungen, d.h. Erinnerungen und in gewisser Hinsicht Vorstellungen bzw. Vorerwartungen bei Bakterien zu zeigen. Es versteht sich, daß wir diese Begriffe nicht im eingeschränkten Sinne benutzen.

Beispiel 4: Einbringen von nahrungssuchenden Bakterien in eine nahrungslose Umgebung

Einige Bakterien, die sich gerade in der Nähe der Galaktosequelle angesammelt haben, werden aus der Experimentierschale herausgenommen und sofort in eine zweite gesetzt, die keinerlei Nahrungsstoffe enthält. Die Bakterien führen auf der Stelle verstärkt “suchende” Taumelbewegungen aus. Ihnen ist offenbar das Ziel abhanden gekommen. Man könnte vielleicht auch sagen, die Bakterien “erwarten, daß es wiederauftaucht”. Jedenfalls scheinen sie sich daran zu erinnern, daß sie vorher auf dem richtigen Wege zur Galaktosequelle waren (in der ersten Schale taumelten sie eben nicht bzw. weniger).

Gedächtnisleistungen sind entwicklungsgeschichtlich sehr alte Leistungen. Das chemotaktische Gedächtnis der Prokaryoten arbeitet ausschließlich mit zeitlichen Vergleichen, d.h. sie “wissen” noch, daß in der Vergangenheit etwas war. Einzelige Eukaryoten können sich zeitlich und räumlich erinnern, d.h. sie wissen noch, daß in der Vergangenheit etwas war und wo es war. Das, was bei Prokaryoten wie räumliche Orientierung aussieht, setzt kein räumliches Gedächtnis voraus: die bei der Nahrungssuche im Abschnitt 4.1.2 beschriebene Verfolgung von chemischen Gradienten ergibt sich aus der Fähigkeit der Prokaryoten, die Anzahl der an einen Chemorezeptor gebundenen Proteine an aufeinander folgenden Zeitpunkten bestimmen und vergleichen zu können. Das “erklärt” auch das Verhalten der Kolibakterien in obigem Experiment. Das Gedächtnis der Kolibakterien beruht auf den zeitlichen Unterschieden, die in unserem Beispiel durch eine schnelle Reizung und eine langsame Adaptation entstehen. Wir werden auf diese Fähigkeit im Rahmen von Überlegungen zum “Zählen” im Abschnitt 7.2 zurückkommen.

Chemotaktisches Gedächtnis bei einem Prokaryoten (Details zum Beispiel 4)

In Abbildung 4-1 wird exemplarisch ein MCP-Sensor dargestellt, der z.B. der bisher mehrmals erwähnte Galaktose-Sensor (Beispiel 1 aus Abb. 3-2) sein könnte.

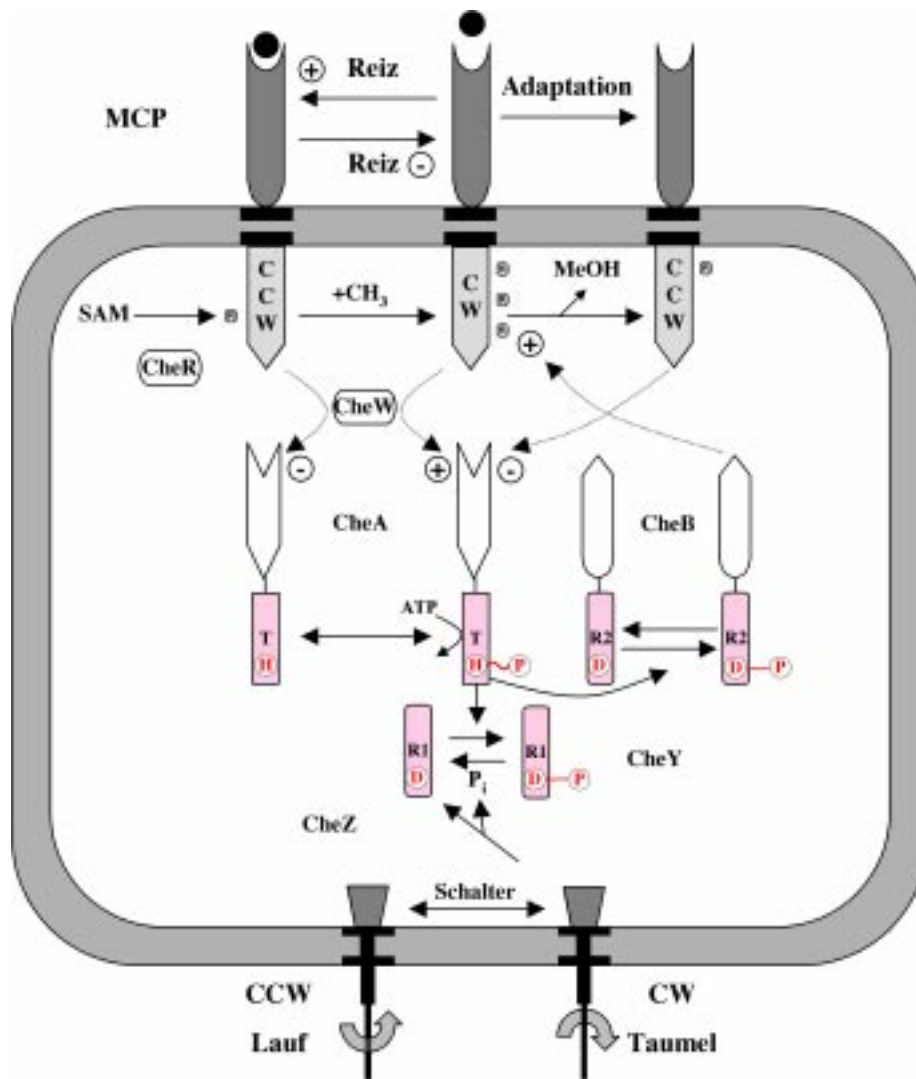


Abb. 4-1. Das Gedächtnis-Phänomen bei der MCP-abhängigen Chemotaxis der Kolibakterien. Gezeigt wird ein membranüberbrückender MCP-Chemosensor, der durch einen Lockstoff (z.B. Galaktose) oder durch einen Schreckstoff gereizt werden kann. Im ccw-Zustand (aus), ausgelöst durch das Binden eines Lockstoffes bzw. die Abdissoziation eines Schreckstoffes (positiver Reiz, +), unterbleibt jedes weitere Signal. Eine langsam arbeitende Methyltransferase, CheR, methyliert (dieser Prozeß ist durch eingetragene R angedeutet) den gereizten Sensor, wodurch er in den cw-Zustand (an) übergeht. Dies geschieht ebenfalls, wenn ein vorher gebundener Lockstoff abdissoziiert oder ein Schreckstoff bindet (negativer Reiz, -). Es bildet sich ein aktiver Komplex, d.h. eine Verbindung höherer Ordnung, zwischen MCP, CheW und dem Transmitter CheA. Dieser phosphoryliert zunächst sich selbst und anschließend die Empfänger CheY und CheB. P-CheY bindet in einer schnellen Reaktion an den Motorschalter und verursacht eine cw-Drehung (Taumeln der Zelle), die so lange (Sekunden bis Minuten) anhält bis die Phosphatase CheZ das CheY dephosphoryliert hat und der Schalter frei wird. P-CheB dagegen demethyliert alle gereizten MCPs, wodurch sie frei werden und wieder zwischen cw- und ccw-Zustand oszillieren können. Da Methylierung und Demethylierung (Adaptation) langsam relativ zu der schnellen Signalübertragung zum Schalter verlaufen, hinkt die Antwort nach. Die Zelle "erinnert" sich und kann frühere Zustände mit dem Ist-Zustand vergleichen. Abb. 4-1 enthält alle Teile des chemotaktischen Apparates der Enterobakterien wie *E. coli*, d.h. die Teile eines membrangebundenen MCP-Chemosensors, des Senders/Transmitters (CheA), der beiden Empfänger (CheY und CheB) und den Schalter des Flagellenmotors. Die selben Elemente sind in vereinfachter Form in Abb. 3-2 (oben) und in Abb. 7-1 (hier mit gleichen Symbolen) dargestellt (nach Lengeler et al. 1999).

In Prokaryoten werden eine Vielzahl von Prozessen durch die kovalente Modifikation von Proteinen gesteuert (Lengeler et al. 1999, S. 477). Zwei dieser Modifikationen sind wichtig für dieses Beispiel: die reversiblen Prozesse der Phosphorylierung (die mit Hilfe von Enzymen des Typs Proteinkinase geschieht und durch Phosphatasen rückgängig gemacht werden kann) und der Methylierung (die mit Hilfe von Methyltransferasen geschieht und durch Demethylasen rückgängig gemacht werden kann).

Ein positiver Reiz, z.B. das Binden eines Galaktosemoleküls an die außen liegende Rezeptordomäne eines MCP-Sensors, wird über die Membran nach innen geleitet und schaltet die innen liegende Domäne des MCPs auf ccw (aus) ebenso wie den Sender CheA, den Empfänger CheY und den Motorschalter.

Dies führt in Millisekunden zu verlängerten Laufbewegungen, insbesondere beim Stromaufwärtsschwimmen in einem Gradienten. Sie dauern so lange, bis eine langsam aber stetig arbeitende Methyltransferase CheR das gereizte Sensormolekül methyliert hat. Die vollständige Methylierung überführt den Sensor in den cw-Zustand, ein Prozeß der Minuten dauert. Ein negativer Reiz, z.B. das Abdissoziieren des vorher gebundenen Lockstoffes Galaktose beim Abwärtsschwimmen in einem Gradienten oder das Binden eines Schreckstoffes, überführt die intrazelluläre MCP-Domäne ebenfalls in den cw-Zustand. In diesem "an"-Zustand bildet sich eine Verbindung höherer Ordnung, der aktive Komplex aus dem gereizten MCP-Sensor, dem Peptid CheW und dem aktivierten Transmitter CheA. Letzterer phosphoryliert in einer ATP-abhängigen Reaktion erst sich selbst, dann jeweils einige Moleküle der Empfänger CheY und CheB. Die phosphorylierten CheY-Moleküle (P-CheY) diffundieren zu den sechs bis acht Flagellenmotoren einer Zelle und schalten deren Motor in die cw-Stellung. Dies führt innerhalb Millisekunden zu einer Taumelbewegung der Zelle, die so lange anhält, bis eine, CheZ genannte Phosphatase das P-CheY dephosphoryliert hat und der Schalter freigegeben wird. Inzwischen hat die Demethylase CheB begonnen, alle im cw-Zustand befindlichen MCPs zu demethylieren und damit in den ccw-Zustand (aus) zu überführen, ein Prozeß, der wiederum Minuten dauert. Diese zeitliche Versetzung der schnellen Reizung (in Millisekunden) und der langsamen Adaptation (in Minuten) und ihr gegenläufiger Charakter sind der Mechanismus hinter dem Gedächtnis der Kolibakterien. Verdünnen wir demnach Zellen aus der Nähe der galaktosehaltigen Kapillare in galaktosefreies Medium, so entfällt der positive Reiz und alle, als Folge der Adaptation auf cw gestellten MCPs (negativer Reiz) verursachen ein länger dauerndes Taumeln (Suchbewegungen). Wir könnten auch sagen: "Die Zelle erinnert sich an bessere Zeiten".

5 Sensomotorische Komplexität als Indiz für Kognition

In diesem Abschnitt stellen wir die wichtigsten Aspekte der sensomotorischen Architektur von Kolibakterien *qualitativ* dar, soweit sie zum Verständnis der kommenden Ausführungen notwendig sind bzw. nicht an anderer Stelle gebracht werden (s. Abschnitt 4.2). Aus Gründen der Vereinfachung beschränken wir uns auf die Chemotaxis, die in *E. coli* nur eines von ca. 20 Systemen wie Kontrolle des Stickstoff- oder Phosphatstoffwechsels, von Kälte-, Hitze-, Hunger-Streß ist. Für genauere Ausführungen verweisen wir auf (Lengeler et al. 1999). Ziel ist hier, zusammenfassend plausibel zu machen, daß Bakterien durchaus als ein Modellsystem für eine einfache Intelligenz betrachtet werden können, die ein großes Maß an Komplexität zeigt und daher unter Kognitionsverdacht steht.

Kolibakterien verfügen über ca. 30 Typen von Chemorezeptoren, die für ca. 30 unterschiedliche chemische Stoffe empfindlich sind. Diese sind im Sinne einer *Potentialausprägung* verfügbar, d. h. nicht alle Typen sind zu einem Zeitpunkt "realisiert", sie können in Abhängigkeit der wechselnden Umweltbedingungen synthetisiert oder abgebaut werden. Im Durchschnitt sind ca. 1500 Chemorezeptoren auf der Oberfläche der Zelle verteilt.

Die Chemotaxis von Kolibakterien basiert, wie in den Beispielen 1 und 3 gezeigt, auf einem *komplexen* sensomotorischen System, komplex weil mit allen Eigenschaften versehen, wie sie bisher als typisch für höher organisierte Eukaryoten galten. Unterschiedliche Sensoren, bestehend aus Chemorezeptor- und Signalgeber-Domänen, steuern die Drehrichtung der Flagellen auf der Basis von schnellen Konformations-Änderungen und der Diffusion löslicher Proteine. Gleichzeitig werden in einer Art Rückkopplung langsame biochemische Prozesse ausgelöst, die letztlich zur Adaptation der Bakterien führen.

Um die Komplexheit eines “einfachen” Systems wie dem des im Abschnitt 4.2 beschriebenen chemotaktischen Systems von *E. coli* vollständig beurteilen zu können, muß man weiter berücksichtigen, daß jede Zelle zu einem gegebenen Zeitpunkt Chemotaxis-Rezeptoren in einer Zahl von jeweils ca. 200 bis 2000 für jeden der ca. 5 unterschiedlichen Typen und 6 bis 8 Flagellen besitzt. Jeder Sensor reagiert auf unterschiedliche Reizstoffe, manche sogar gleichzeitig auf Lock- und Schreckstoffe, die gegensätzliche Reaktionen auslösen. Alle Reize werden auf dem Niveau des spezifischen Sender-Proteins verrechnet, z.B. in der Art, daß positive und negative Reize sich ganz oder teilweise annullieren.

Insgesamt findet dadurch eine Regulation statt, bei der sich ein kompliziertes System von Regelkreisen in einer Art Quasi-Gleichgewicht befindet und periodisch nach der einen (ccw-Drehung) oder der anderen (cw-Drehung) Seite oszilliert. Solche Systeme puffern häufig sehr schwache Signale, um erst nach Überschreitung eines Schwellenwertes eine vorübergehende Reaktion zu zeigen. Andere Regelkreise enthalten Amplifikationssysteme, in denen als Folge eines Reizes vorübergehend der Spiegel bestimmter Signal-Moleküle erhöht oder erniedrigt wird.

Das System “Kolibakterium” erfüllt damit alle Bedingungen eines klassischen, informationsverarbeitenden sensomotorischen Systems:

- (i) Ein hochentwickeltes Netzwerk von (enzymatisch gesteuerten) Reaktionen, alle über reversible Modifikationen und Regulationen verschaltet, die in einem Quasi-Gleichgewicht stehen.
- (ii) Eine erstaunliche Vielzahl an (Chemo)Rezeptoren, deren Aktivität (und im Falle des Bakteriums streng regulierte Synthese) eine schnelle und effiziente Anpassung an eine wechselnde Umgebung ermöglicht.
- (iii) Ein hochentwickeltes Signalleitungssystem, das verschiedene Eingänge besitzt und alle Signale verrechnet. Wenn verschiedene Lockstoffe auf ein Bakterium einwirken, addieren sich die Einzelwirkungen zur Gesamtwirkung. Additiv wirken auch mehrere gleichzeitig einwirkende Schreckstoffe. Dagegen heben sich gleichzeitig einwirkende Lock- und Schreckstoffe gegenseitig in ihrer Wirkung auf.
- (iv) Ein komplexes motorisches System (Flagelle im Falle des Bakteriums), das eine effiziente Fortbewegung erlaubt.

(v) Schließlich ein Rückkopplungssystem, mit dessen Hilfe langandauernde Reize annulliert werden können, so daß Reaktionen vorübergehend bleiben und eine Adaptation erfolgen kann.

Damit erhalten Bakterien nicht nur eine Art Gedächtnis, sondern durch die Möglichkeit, Signale zu amplifizieren und zu erniedrigen, sowie einzelne Rezeptoren nur bei Bedarf zu synthetisieren, auch eine Art *Lernfähigkeit* (s. Abschnitt 7.3).

6 Unterscheidung zwischen kognitiven und vorkognitiven Leistungen

Versuche, eine vorkognitive Beschreibungsebene einzuführen sind u.E. letztlich ein anderer Ausdruck der Unsicherheit bezüglich der Verortung von Kognition. Roth & Menzel (1996, S. 539) grenzen kognitive Leistungen u.a. von sogenannten “präkognitiven” Vorgängen ab, die “grundsätzlich vorbewußt ab(laufen)”⁴. Zunächst geben Roth und Menzel eine Umschreibung von Kognition, indem sie folgende kognitive Leistungen aufzählen: “Wahrnehmen, Erkennen, Vorstellen, Wissen, Denken, Kommunikation und Handlungsplanung”. Sie empfinden diese Liste wohl als unvollständig, weil sie formulieren “zu kognitiven Leistungen gehören ...”. Wir haben im Abschnitt 4 bezüglich einiger dieser Leistungen (aus einer leicht anderen Liste von Roth) darauf hingewiesen, daß dies Phänomene sind, die auch bei Einzellern vorzufinden sind. In einem zweiten Schritt beschreiben Roth & Menzel diese kognitiven Leistungen näher durch die in Tabelle 6-1 aufgeführten Prozesse.

Tabelle 6-1: Charakterisierung kognitiver Leistungen durch Prozesse nach Roth & Menzel (1996, S. 539); durch Fettdruck sind Phänomene gekennzeichnet, die ähnlich bei Prokaryoten auftreten

a **integrative, häufig multisensorische und auf Erfahrung beruhende Wahrnehmungsprozesse**

b **Prozesse**, die das **Erkennen** individueller **Ereignisse** und das **Kategorisieren** bzw. Klassifizieren von **Objekten**, Personen und **Geschehnissen** beinhalten

c **Prozesse**, die bewußt oder **unbewußt** auf der Grundlage interner Repräsentationen (Modelle, Vorstellungen, Karten, Hypothesen) ablaufen

d **Prozesse, die eine erfahrungsgesteuerte Veränderung von Wahrnehmung beinhalten und deshalb zu veränderlichen Verarbeitungsstrategien führen**

e Prozesse, die Aufmerksamkeit, **Erwartungshaltungen** und **aktives Explorieren** der **Reizsituation** voraussetzen oder beinhalten

f “mentale Aktivitäten”

Wieweit sie damit eine Lösung des Verortungsproblems geben, werden wir weiter unten kurz diskutieren. Schließlich grenzen Roth & Menzel zellphysiologische, neuronale und vorbewußte präkognitive Vorgänge von den kognitiven Leistungen ab (s. Tabelle 6-2).

⁴ Ein ähnlich motivierter Abgrenzungsversuch wurde in den Jahren 1993/1994 am Zentrum für interdisziplinäre Forschung in Bielefeld durch eine Forschergruppe unternommen, die sich den herausfordernden Namen “Prerational Intelligence” gab.

Tabelle 6-2: Von kognitiven Leistungen abzugrenzende Vorgänge (nach Roth & Menzel 1996, S. 539)

A rein physiologische Ereignisse, z.B. an Zellmembranen und Synapsen, die jedoch als Grundbausteine kognitiver Prozesse verstanden werden können

B neuronale Prozesse auf der Ebene einzelner Zellen, z.B. wellenlängen-, orientierungs- oder tonhöhen spezifische Antworten von Nervenzellen, ebenso einfache Reiz-Reaktionsbeziehungen wie mono- und oligosynaptische Reflexe, Habituation und Sensibilisierung

C präkognitive Prozesse wie Konstanzleistungen (Farb- und Formkonstanz), einfache Wahrnehmungsprozesse wie Figur-Hintergrund-Unterscheidung oder das automatische Segmentieren komplexer Szenen nach "guten" Gestalten, das Erkennen von einfachen Ordnungszuständen, Mustern und Objekten. Derartige präkognitive Prozesse laufen grundsätzlich vorbewußt ab.

Wenn es so etwas wie von den kognitiven Leistungen abzugrenzende Vorgänge gibt, dann muß deren Verhältnis zu den eigentlichen kognitiven Leistungen geklärt werden, z.B. ob sie – wie von Roth und Menzel für die Vorgänge vom Typ A in Tabelle 6-2 angedeutet – Bausteine für sie sind. Wenn man den Vorgängen vom Typ A den Status von "Grundbausteinen" für kognitive Leistungen gibt, dann muß geklärt werden, wie sich aus ihnen kognitive Leistungen zusammensetzen. Nach unserem Verständnis sind ebenfalls die in Tabelle 6-2 unter C genannten vorbewußten "präkognitiven" Prozesse zu den Bausteinen von kognitiven Leistungen zu zählen; wenn auch zu Bausteinen einer deutlich höheren Aggregationsstufe (wenn man sie nicht überhaupt gleich zu den kognitiven Leistungen zählt). Es ergäbe sich eine Hierarchie von *funktionalen Bausteinen*⁵ der Kognition, deren Stufung ungefähr der in Tabelle 6-2 durch A, B und C angegebenen Reihenfolge entspricht: aus "physiologischen Ereignissen" sind "neuronale Zellprozesse" gebildet, aus denen sich wiederum präkognitive Prozesse zusammensetzen. Wird damit mehr ausgesagt als trivialerweise nur, daß Kognition etwas mit Nervenzellen zu tun hat, in denen zellphysiologische Prozesse ablaufen? Für die Verortungsproblematik ist mit der Einführung der Vorgänge in Tabelle 6-2 wenig Neues ausgesagt: für die Vorgänge vom Typ A haben wir in den vorigen Abschnitten die Ähnlichkeit mit kognitiven Vorgängen postuliert; Nervenzellen (Typ B) stehen schon immer unter kognitivem Verdacht; mit der Einführung der präkognitiven Prozesse (Typ C) scheint der Vermutung Ausdruck verliehen worden zu sein, daß kognitiven Prozessen ein allgemeines Ordnungsverfahren zugrunde liegt⁶; eine Hypothese, die verfolgenswert erscheint, nur daß wir sie im Zusammenhang mit Frühformen von Lebewesen sehen möchten.

Das Kriterium Vorbewußtheit bei den präkognitiven Prozessen steht im Widerspruch zu einer durch Roth und Menzel zuvor eingeführten Klasse von kognitiven Leistungen, den Prozessen auf der Grundlage interner Repräsentationen, "die bewußt oder unbewußt ablaufen" (s. Tabelle 6-1 unter "c"), und es wird oh-

⁵ Mit der Bezeichnung "funktionale Bausteine" wollen wir auf das Problem des Verhältnisses zwischen "Bausteinen" und "Funktionalitäten" hinweisen, das von den Autoren zumindest terminologisch nicht explizit reflektiert wird. Was sind die Unterschiede zwischen Prozessen, Leistungen und Bausteinen?

⁶ Damit hätten sie u.E. eher den Status der Prozesse in Tabelle 6-1.

nehin mit "Bewußtheit" eine Kategorie eingeführt, die zumindest ebenso stark klärungsbedürftig ist wie Kognition selbst.

Mit der Charakterisierung kognitiver Leistungen durch Prozesse wie in Tabelle 6-1 ist das Problem der Verortung u.E. nicht einer Lösung näher gebracht. Roth und Menzel ordnen ganz richtig nicht einzelne dieser Prozesse einzelnen kognitiven Leistungen zu. Wenn man, wie wir es getan haben, für einzelne Prozesse oder Prozeßteile nachweist, daß sie schon bei Einzellern vorkommen, überträgt man diese Aussage auch auf die kognitiven Leistungen.

Auch die Annahme von Vorgängen, die von den kognitiven Leistungen abzugrenzen sind, ist nicht scharf genug, um Kognition bei Prokaryoten und anderen Einzellern auszuschließen: Wir haben für Phänomene, die als Vorgänge vom Typ A bezeichnet werden können, argumentiert, daß sie ein Verhalten bei Bakterien induzieren, das von einem kognitiven Verhalten schwer unterscheidbar ist (Roth und Menzel bezeichnen diese Vorgänge ja auch als Kognitionsbausteine). Damit müßte für Nervenzellen, und damit für Vorgänge vom Typ B, zunächst geklärt werden, welche Eigenschaften noch nicht spezialisierter Zellen noch wirksam sind. Die sogenannten präkognitiven Prozesse (Typ C) scheinen eher als Bausteine für die späte evolutorische Entwicklung der kognitiven Leistungen wichtig zu sein.

Wir haben hier im wesentlichen von unserer Fragestellung der Verortung her argumentiert. Zweifellos ist der Beitrag von Roth und Menzel ein wichtiger Schritt über qualitative Beschreibungen kognitiver Leistungen hinaus hin zu einer Rückführung dieser Leistungen auf allgemeine, zugrunde liegende biologische Prozesse (ein Ziel das letztlich auch hinter der Verortungsproblematik steht).

7 Verortung von Kognition in der Verhaltensbiologie

Aus verhaltensbiologischer Sicht wird Kognition von manchen Autoren wie z.B. Doris Bischof-Köhler in ihrem Aufsatz mit dem bezeichnenden Titel "Jenseits des Rubikon – Die Entstehung spezifisch menschlicher Erkenntnisformen und ihre Auswirkung auf das Sozialverhalten" (1991) auch in einem sehr weiten, *nutzenorientierten* Sinne verstanden, nämlich so, daß sie alle Vorgänge umfaßt, die es einem Organismus erlauben, das zu erkennen, was für sein Überleben von Bedeutung, kurz, was zweckmäßig ist. Daß diese Auffassung, auch wenn sie mehr das "Erkennen" als das "Handeln" betont, zu allgemein ist, dürfte nach den vorherigen Ausführungen unstrittig sein. Möglicherweise verwertbar sind allerdings Differenzierungen, die auf dieser Basis gemacht werden können und eine wenn auch nur grobe Abstufung von Kognition ermöglichen. So scheinen Fähigkeiten wie Erfassung von Identität, Zählen, Lernen, Vorausschau bzw. Aufbau von Erwartungen, Imagination und Introspektion schon eine unterschiedliche Rolle bei unterschiedlich entwickelten Organismen zu spielen. Eine weitere Frage ist, ob und wie der Grad der Ausprägung solcher Eigenschaften damit zusammenhängt, daß Organismen mehr oder weniger miteinander in Wechselwirkung

stehen. Kognitive Leistungen, die den menschlichen nahe kommen, sind nach einigen Biologen schlechthin auf *sozialer Interaktion* begründet.

Im folgenden stellen wir einige Sichten auf solche Eigenschaften knapp in Form von Literaturziten und -verweisen vor. Vorweg möchten wir als Fazit folgendes festhalten. All diese Eigenschaften sind keine *meßbare Leistungen*, bzw. von den Autoren nicht als solche im Ergebnis dargestellt. Das gilt mit Ausnahme des Zählens und (von einfachen Formen) des Lernens, die sinnvollerweise (weil meßbar) auf Einzellerebene untersucht werden können. Selbst "die Erfassung von Identität", die den Status einer Basis-Erkenntnisleistung haben soll, wird nur effektiv handhabbar, wenn man sie konkretisiert und z.B. von Konstanzleistungen, wie Wahrnehmung von Farbkonstanz redet (Roth & Menzel 1996, S. 542). Wie die Fähigkeit zum Identifizieren allgemein funktioniert und wie darauf aufbauend z.B. "Vorstellungen" bzw. "Erwartungen" erzeugt werden, bleibt ungeklärt. Möglicherweise sind diese Fragen selbst nicht ganz richtig gestellt.

7.1 Erfassung von Identität und Aufbau von Erwartungen

Bei der Erfassung von Identität bedeutet nach Bischof-Köhler (1991, S. 163) "identisch sein", daß zwei Phänomene, die raum-zeitlich getrennt wahrgenommen werden, als eine Einheit, "als ein und dasselbe Ding" erscheinen. Diese Fähigkeit wird von der Autorin als eine wichtige "Erkenntnisleistung" bezeichnet, die der Wahrnehmungsapparat bereits bei relativ "niederen" Tieren erbringt. Wegen der zeitüberbrückenden Funktion spricht sie von "diachroner" Identität:

Diachrone Identität ist erforderlich, um Dinge als etwas wiederzuerkennen, das einem zuvor begegnet ist, bzw. zu erwarten, daß sie wiederauftauchen, wenn sie verschwunden waren. Lebewesen, die nicht über diese Kategorie verfügen, wie wahrscheinlich niedere Insekten oder auch Amphibien, leben in einer Welt ständig wechselnder Bilder. Selbst noch für die Schlange, die eine Maus verfolgt, hört diese auf zu existieren, sobald es ihr gelingt, in ihr Loch zu flüchten. Die meisten Säugetiere dagegen können diachrone Identität wahrnehmen. [...] eine Katze wird sich geduldig vor dem Loch auf die Lauer legen, in das sich die Maus geflüchtet hat. (ib. S. 163f)

Obwohl diese Ausführungen, insbesondere das Schlange-Maus-Katzen-Beispiel, zunächst sehr einleuchtend und verständlich differenzierend erscheinen, bleiben die Begrifflichkeiten u.E. sehr präzisierungsbedürftig. Die Begriffe "identisch sein" bzw. "diachrone Identität" sind kritisch hinterfragbar, und insbesondere im Hinblick auf ihr Verhältnis zu Erkennen, Wiedererkennen, Erinnern, Erwarten, Ähnlichkeit, Individualität und Klassifizierung (Klassenbildung und -zugehörigkeit) genauer zu erläutern.

Das Erkennen von Artgenossen setzt z.B. nicht unbedingt das Erkennen von Individuen voraus, sondern das Erkennen von Spezies- bzw. Gruppenmerkmalen, wobei dann die Frage aufgeworfen werden kann, ob damit eine "Ähnlichkeit" der "Individuen" im Sinne einer "Teilgleichheit" vorliegt. Die Identität kann hier (in einem vielleicht trivialen Sinne) auf molekularer Ebene liegen (z.B. Konspezifika als Träger bzw. Sender besonderer Geruchsstoffe. Kolibakterien erkennen Artgenossen neben anderen Merkmalen anhand von DNA-Markierungen; vgl. Abschnitt 8.2). Jedenfalls ist sehr zweifelhaft, ob ein Lebewe-

sen “in einer Welt ständig wechselnder Bilder” überhaupt leben kann. Vielleicht ist ein konstitutives Merkmal von Lebewesen, daß sie die physikalisch und chemisch stark fluktuierende Welt ständig, d.h. eben so lange sie leben, durch sensorische Unterscheidungsleistungen ordnen, d.h. “klassifizieren”, und letztlich “beweltigen” (Müller 1997, S. 8).

Der Begriff “erwarten, daß etwas wiederauftaucht” wird in dem Text auch nicht *erklärt*, sondern einfach benutzt. Man versteht zwar, was gemeint ist, der Weg zu einer naturwissenschaftlichen Beschreibung dessen, was dem damit bezeichneten Phänomen zugrundeliegt, oder gar zu einer technischen Rekonstruktion desselben, ist allerdings noch sehr lang. Auf prokaryotischer Ebene kann man in diesem Zusammenhang über das im Abschnitt 4.2 referierte (provokatorisch beschreibende) Beispiel hinaus höchstens von einer beschränkten “Vorausschaufähigkeit” reden. Auch Bakterien durchlaufen sogenannte *circadiane* Rhythmen (Tag-Nacht-Zyklen) innerhalb derer sie bestimmte Aktivitäten (wie z.B. Photosynthese und Stickstofffixierung) zeitlich getrennt ausführen. Synechococcen verlagern z.B. die Stickstofffixierung auf die – immer wieder *erwartete* – Nachtperiode, wenn ohnehin keine Photosynthese möglich ist. Das erleichtert die Kontrolle, weil bei der Photosynthese Sauerstoff entsteht, und dieses Gas ihren Mechanismus zur Stickstofffixierung lahmlegen würde (Dusenbery 1998, S. 192). Andere, lichtabhängige Bakterien schwimmen abends in die Tiefe ihres Gewässers zur Verdauung und gegen Morgen zurück zum Licht.

7.2 Zählen

Unbestreitbar ist, daß Menschen zählen können. Können das Tiere bzw. sogar Einzeller auch? Betrachten wir zunächst einige Ergebnisse aus der Forschung zum Verhalten von Tieren⁷.

Der Ethologe Otto Köhler kam nach vielen Experimenten bereits Anfang der fünfziger und sechziger Jahre zu dem klaren Schluß, daß Vögel über die Zahlkonzepte von eins bis maximal sieben verfügen. Die Vögel (Raben) waren erfolgreich trainiert, unter mehreren abgedeckten Gefäßen eins auszuwählen, dessen Deckel mit einer bestimmten Anzahl von Punkten markiert war. Die Punkte bzw. Markierungen variierten nicht nur in Form und Größe, sondern auch in ihrer relativen Lage (Griffin 1992, S. 126f). Dies kann als numerische Verallgemeinerungsfähigkeit in dem Sinne bezeichnet werden, daß die Vögel die Anzahl der (simultan dargebotenen) Punkte “erkannten”, indem sie von verschiedenen unwesentlichen Merkmalen (Form, Größe, Anordnung) abstrahierten. Sehr bezeichnend und in diesem Sinne auch tiefergehend ist eine weitere Untersuchung zum sequentiellen Zählen desselben Wissenschaftlers, über die Hassenstein (1992, S. 39f) berichtet. Eine Dohle hatte durch Dressur gelernt, daß sie fünf Mehlwürmer fressen durfte. Die Mehlwürmer lagen in bedeckten Schalen:

... Bei der hier zu beschreibenden Einzelbeobachtung fand die Dohle in der ersten Schale einen, in der zweiten Schale *zwei*, in der dritten Schale *einen* Mehlwurm. Obwohl sie auf die Zahl 5 dressiert war, machte sie sich diesmal schon nach den *vier* Fun-

⁷ Eine neuere Darstellung von Ergebnissen zum Umgang von Tieren mit Zahlen, Ordnung (und Zeit) findet man in (Pearce 1997, S. 167ff).

den auf den Rückweg. Vor dem Ausgang aber stutzte sie, machte kehrt und begab sich noch einmal auf den Weg. Sie näherte sich der Schale 1 und machte eine kurze, unvollkommene Pickbewegung, eine »Verbeugung«; danach ging sie zur Schale 2, machte zwei Verbeugungen, dann zur Schale 3 und machte eine Verbeugung. Hiernach öffnete sie Schale 4, fand *keinen* Mehlwurm, dann Schale 5 und fand *einen* Mehlwurm. Nachdem sie diesen fünften Mehlwurm verzehrt hatte, verließ sie den Versuchskäfig.

Nach Hassenstein waren die Verbeugungen während des zweiten Ganges ohne Zweifel der Ausdruck von Erinnerungen an die unmittelbar vorangegangenen Verhaltensweisen: "Das Tier muß gleichsam in seinem Gedächtnis noch einmal 1-2-1 gezählt haben". Bei der Kehrtwendung nach dem ersten Gang muß die Dohle insbesondere *realisiert* haben, daß sie nicht genug Mehlwürmer gehabt hatte (*vier* waren *weniger* als (die gewohnten) *fünf*). Hatte sie 1, 2 und 1 *addiert*?

Vor kurzem ist das Zählvermögen von Tieren erneut positiv überprüft worden. Brannon und Terrace (1998) haben nachgewiesen, daß Rhesusaffen in der Lage sind, sowohl die "numerosity, a property of a stimulus that is defined by the number of discriminable elements it contains", d.h. die Kardinalität, als auch die Ordnungsbeziehungen von Mengen zu erkennen, die aus bis zu neun Objekten bestehen:

... rhesus monkeys represent the numerosity of visual stimuli and detect their ordinal disparity. Two monkeys were first trained to respond to exemplars of the numerosities 1 to 4 in an ascending numerical order (1 2 3 4). As a control for non-numerical cues, exemplars were varied with respect to size, shape, and color. The monkeys were later tested, without reward, on their ability to order stimulus pairs composed of the novel numerosities 5 to 9. Both monkeys responded in an ascending order to the novel numerosities. These results show that rhesus monkeys represent the numerosities 1 to 9 on an ordinal scale.

Die zwei Verhaltensforscher meinen, den Nutzen bzw. Evolutionsvorteil einer solchen Fähigkeit erkannt zu haben. Sie sehen ihn darin, daß die Affen damit die Ergiebigkeit von Nahrungsquellen beurteilen können (wieviele Früchte hängen in den Ästen?). Außerdem sei z.B. lebenswichtig zu unterscheiden, von wievielen Feinden (oder Freunden) man umgeben ist.

Solche Untersuchungen machen deutlich, daß Zählen eine (bei Tieren) reproduzierbare und meßbare Leistung ist. Sie als kognitiv zu bezeichnen, dürfte ohne Vorbehalte konsensfähig sein. Klärungsbedürftig ist auch hier allerdings die Frage, inwiefern die Fähigkeit zum Zählen auf "Erfassung von Identität" basiert: Wird z.B. die richtige Anzahl von Objekten (Beeren in den Ästen, Feinde auf dem Boden) auf einen Blick erfaßt, oder sequentiell abgezählt (wobei sich wieder die Frage der Identifizierung der Bestandteile stellt)?

Wie sieht es nun bei Bakterien aus? Kolibakterien können in dem Sinne zählen, daß sie in der Lage sind, quantitative Vergleiche durchzuführen, d. h. eine größer-kleiner-Relation zwischen Mengen von Molekülen festzustellen. Wir haben bereits darauf hingewiesen (vgl. Abschnitt 4.2), daß das, was für einen Beobachter von Kolibakterien in Anwesenheit einer Nahrungsquelle als zielgerichtete Bewegung entlang eines *räumlichen* Gradienten erscheint, dadurch zustandekommt, daß die Bakterien *zeitliche* Konzentrationsänderungen wahrnehmen (wegen ihrer Kleinheit können sie aus physikalischen Gründen nicht *gleichzeitig*

an zwei verschiedenen, ausreichend entfernten Stellen eine Messung vornehmen). Genauer bedeutet das, daß sie über ein Gedächtnis verfügen, das es ihnen erlaubt, die Zahl der tatsächlich an einen Rezeptor gebundenen Moleküle mit der Zahl früher gebundener Moleküle zu vergleichen (Lengeler 1986, S. 325). Konkret erfolgt dies durch schnellen Signalaufbau und langsamen Abbau. Der Signalaufbau setzt erst ab einer bestimmten Reizschwelle ein und übersteigt eine bestimmte Sättigungsschwelle nicht.

Beispiel 5: Zählen beim chemotaktischen Verhalten von Kolibakterien

Dieses Beispiel baut auf Beispiel 1 auf (s. Abschnitt 3.1.1). *E. coli* enthält jeweils mehrere hundert bis tausend Rezeptormoleküle eines Typs, z.B. für Galaktose. Binden wenige Moleküle von Galaktose (niedrige Konzentration) an eine Zelle, so werden nach dem beschriebenen Mechanismus wenige Moleküle des Senders CheA inaktiviert, von dem ebenfalls ca. 2.000 pro Zelle vorhanden sind. Unter diesen Umständen ist die Wahrscheinlichkeit, daß ein Signal zum Motorschalter gelangt eher gering. Erhöht man die Zahl der Galaktosemoleküle über einen Reizschwellenwert, d.h. binden genügend Rezeptormoleküle Galaktose, so entsteht ein Signal und der Motor schaltet auf Linksdrehung. Steigt die Zahl der gebundenen Galaktosemoleküle beim Stromaufwärtsschwimmen im Gradient, so verstärkt sich das Signal bis hin zur Sättigung, und Taumelbewegungen werden stark unterdrückt. Fällt dagegen die Zahl beim Stromabwärtsschwimmen, so dissoziieren vorher gebundene Galaktosemoleküle vom Rezeptor. Dies entspricht einem negativen Reiz, der sich beim Weiterschwimmen so lange verstärkt bis er den vorher positiven Reiz übersteigt. Die Zelle beginnt zu Taumeln. Jedes schnelle Signal (in Millisekunden) vom Sender CheA zum Empfänger CheY (Abb. 4-1) wird begleitet von einem langsamen Signal von CheA an einen zweiten Empfänger CheB. Dieser schaltet gerade beteiligte Rezeptoren (MCPs) dauerhaft (minutenlang) von cw auf ccw bzw. von ccw auf cw, also in Gegenstellung und ermöglicht so die Adaptation der Zelle. Bei einer Zelle, deren Rezeptoren mit Galaktose besetzt sind, werden die Signalkomponenten nach und nach von ccw (Lauf) auf cw (Taumel) geschaltet. Verdünnen wir diese Zelle in ein Medium ohne Galaktose, so taumelt sie anhaltend, als ob sie sich "erinnerte".

Der Unterschied zwischen der Zählfähigkeit von Kolibakterien und derjenigen der Rhesusaffen ist, daß diese anscheinend (in einem beschränkten Sinne) die Transitivität von Ordnungsrelationen erfassen können. Bakterien können das (wahrscheinlich) nicht. Entscheidend ist für sie, ob sie die Taumelbewegung reduzieren oder verstärken. Dafür reicht der Vergleich des jeweiligen Zustandes der Rezeptoren mit dem unmittelbar vorangegangenen.

7.3 Lernfähigkeit

Der Mikrobiologe D. Dusenbery hat in einem vor kurzem erschienenen Buch über Verhalten und Ökologie von Mikroorganismen (Dusenbery 1998) u.a. die Problematik der Lernfähigkeit behandelt (ib. S. 197 ff). Die von ihm vorgeschlagenen Begriffe, die sicherlich in einer generell akzeptierbaren Lesart verwendet werden, scheinen hinreichend zu sein, um eine Einordnung von Einzellern in dieser Hinsicht vorzunehmen. Zu beachten ist, daß der Autor als Mikroorganismen Lebewesen bezeichnet, die ihren Energiehaushalt durch *Diffusion* chemischer Substanzen realisieren, d. h. ohne (Blut)Kreislauf auskommen (ib. S. 7). Deshalb untersucht er nicht nur Bakterien und eukaryotische Einzeller, sondern z.B. auch Nematoden (Fadenwürmer)⁸, d. h. sehr kleine, mehrzellige Organis-

⁸ Das ist nicht unproblematisch, da Prokaryoten ca. 2 Milliarden Jahre vor den Nematoden auftraten.

men, die bereits über ein Nervensystem verfügen. Dieser Aspekt erlaubt in unserem Zusammenhang zusätzliche relativierende Einblicke in die Verortungsproblematik.

7.3.1 Sinnesanpassung (Adaptation)

Unter Sinnesanpassung (auch Adaptation genannt) versteht man, daß in der Regel ein Sensor sich an eine gleichbleibende Intensität eines Reizes in der Art gewöhnt, daß die von ihm ausgelöste Reaktion stetig schwächer wird (Dusenbery 1998, S. 71ff). Reaktionen sind demnach grundsätzlich nicht proportional zur Reizstärke, sondern hängen von Reizveränderungen ab. D. h., Schwankungen der Reizintensität sind für Lebewesen wichtiger als die absolute Reizstärke (sofern diese innerhalb bestimmter Werte verbleibt). Die Adaptation von Kolibakterien entspricht einer Sinnesanpassung nach dieser Definition. Formal wird sie, wie beschrieben (s. Abschnitt 4.2), dadurch erreicht, daß, nachdem der Reiz vom betreffenden Sensor in ein Signal verarbeitet und dieses schnell weitergeleitet wird, gleichzeitig eine langsamere Rückkopplungsreaktion stattfindet, welche das Signal unterbricht (Lengeler 1996a und 1996b, S. 66).

7.3.2 Habituation

Die (normale) Reaktion auf einen bestimmten Reiz kann ausbleiben, wenn dieser regelmäßig wiederkehrt. In diesem Fall spricht man von Habituation. Beispiel: auf ein Geräusch reagieren (nicht nur) Menschen meistens mit einer Schreckreaktion. Wiederholt sich das Geräusch in regelmäßigen Abständen, ohne daß eine Gefahr eintritt, so beachtet man es schließlich (fast) nicht mehr. Die (normale) Reaktion kann wieder in Gang gesetzt werden, wenn der (habituierte) Sinnesapparat (bzw. Organismus) einem deutlich strengeren bzw. neuen Reiz ausgesetzt wird (man spricht von Dishabituation).

Der Zusammenhang mit der Sinnesanpassung besteht darin, daß die nacheinander regelmäßig auftretenden (ähnlichen) Reize (z.B. Geräusche) als *ein* zusammenhängender Reiz betrachtet werden können, dessen *Intensität* mit der *Häufigkeit* der Einzelreize korreliert. Die Abschwächung der Reaktion ist demnach eine Anpassung an ein neues Reizniveau (Dusenbery 1998, S. 200).

Nach Dusenbery ist Habituation bisher weder bei Prokaryoten noch bei Protozoen nachgewiesen. Er relativiert allerdings seine Aussage, indem er von "echter" Habituation spricht, für welche eine "echtes" Nervensystem Voraussetzung zu sein scheint (ib. S. 200). Wenn es sie bei Prokaryoten gäbe, wäre sie auch nicht ohne weiteres von der unter 7.3.1 beschriebenen Adaptation zu unterscheiden. Habituation im obigen Sinne entsprechende Mechanismen wurden jedenfalls bereits bei der Anpassung der Bakterien an langdauernden Streß diskutiert.

7.3.3 Echtes Lernen

Von *echtem* Lernen sprechen sowohl Biologen als auch Psychologen (Dusenbery 1998, S. 202 ff) meist nur dann, wenn ein Lebewesen in der Lage ist, eine (vorher nicht gegebene) Verbindung zwischen einem bestimmten Sinnesreiz und einem wichtigen Vorgang in seiner Umgebung herzustellen, beispielsweise zwischen

einem Duft und der Gelegenheit zur Nahrungsaufnahme (assoziatives Lernen bzw. Konditionierung). Lernen und Vergessen (Abschwächung bzw. Verschwinden der Verbindung) gehören zusammen. Nach Dusenbery (ib. S. 203) können unter den Mikroorganismen nur Plattwürmer (Turbellaria) in diesem Sinne lernen (und vergessen). Diese verfügen allerdings über ein Nervensystem. Bei Nematoden, die auch über ein Nervensystem verfügen und etwa gleichzeitig in der Evolutionsgeschichte aufgetaucht sind, ist dagegen nur Habituation nachgewiesen (diese Aussage steht allerdings im Widerspruch zu dem Ergebnis von Kumar et al. (1989), die für Nematoden eindeutig klassische Konditionierung nachgewiesen haben wollen). Tatsächlich spricht auch hier sehr vieles für das sehr frühe Auftreten in der Evolution von lernähnlichem Verhalten, das wir nur wegen seiner Fremdartigkeit nicht ohne weiteres als Lernen erkennen.

7.4 Sind Nervensysteme Bruchstellen der Kognitionsentwicklung?

Die im vorigen Abschnitt getroffenen Unterscheidungen stellen vermutlich recht willkürliche Stufen der Lernfähigkeit dar, von denen Adaptation die einfachste ist. Habituation und auch "echtes" Lernen können u.E. nicht als *Bruchstellen* der Kognitionsentwicklung betrachtet werden, nicht einmal bei Mikroorganismen. Ein "kognitiver Rubikon" sind sie nicht, zumindest nicht in dem Sinne, daß sie auf eine *völlig* andere Strukturqualität (das Vorhandensein eines Nervensystems) zurückzuführen sind.

Der entwicklungsgeschichtliche Ausgangspunkt jedes Nervensystems ist vermutlich ein molekulares Netz, wie man es heute von Einzellern kennt. Dabei ist es entscheidend, sich klar zu machen, daß die phylogenetische Entstehung von Nervensystemen genau so fließend erfolgte wie die Entstehung der Vielzeller selbst. Bereits die komplizierteren Prokaryoten (Streptomyceten; Myxococcen) und erst recht die einfachen eukaryotischen Einzeller (Flagellaten; Fungi) und Vielzeller (Mesozoa; Coelenterata) zeigen eine Differenzierung in spezialisierte Zellen, eine interzelluläre Kommunikation und einen periodischen Wechsel zwischen beweglichen einzelligen Stadien und vielzelligen Aggregaten. Sowohl als Einzeller und Mitglied einer Population als auch im Aggregat überwachen alle Organismen einer Art die Umwelt mit Hilfe des gleichen sensorischen Apparates, kommunizieren untereinander und folgen dem gleichen genetischen Programm (s. Abschnitt 8.1.1). Folglich reagiert ihre Gesamtheit immer ganzheitlich und zweckmäßig. Im Rahmen dieser Entwicklung können Nervenzellen (Neurone) als spezialisierte Zellen für die sensorische Verarbeitung betrachtet werden und Nervensysteme als ein Instrument, mit dessen Hilfe Organismen Aspekte der Umwelt (teilweise) in sich selbst integrieren, wodurch sie in die Lage versetzt werden, zweckmäßig(er) zu (re)agieren. Funktionell haben wir bei einer Zelle (Einzellern) und einem Vielzeller bis in alle Einzelheiten dieselben Elemente wie sie in Abb. 7-1 schematisch dargestellt sind.

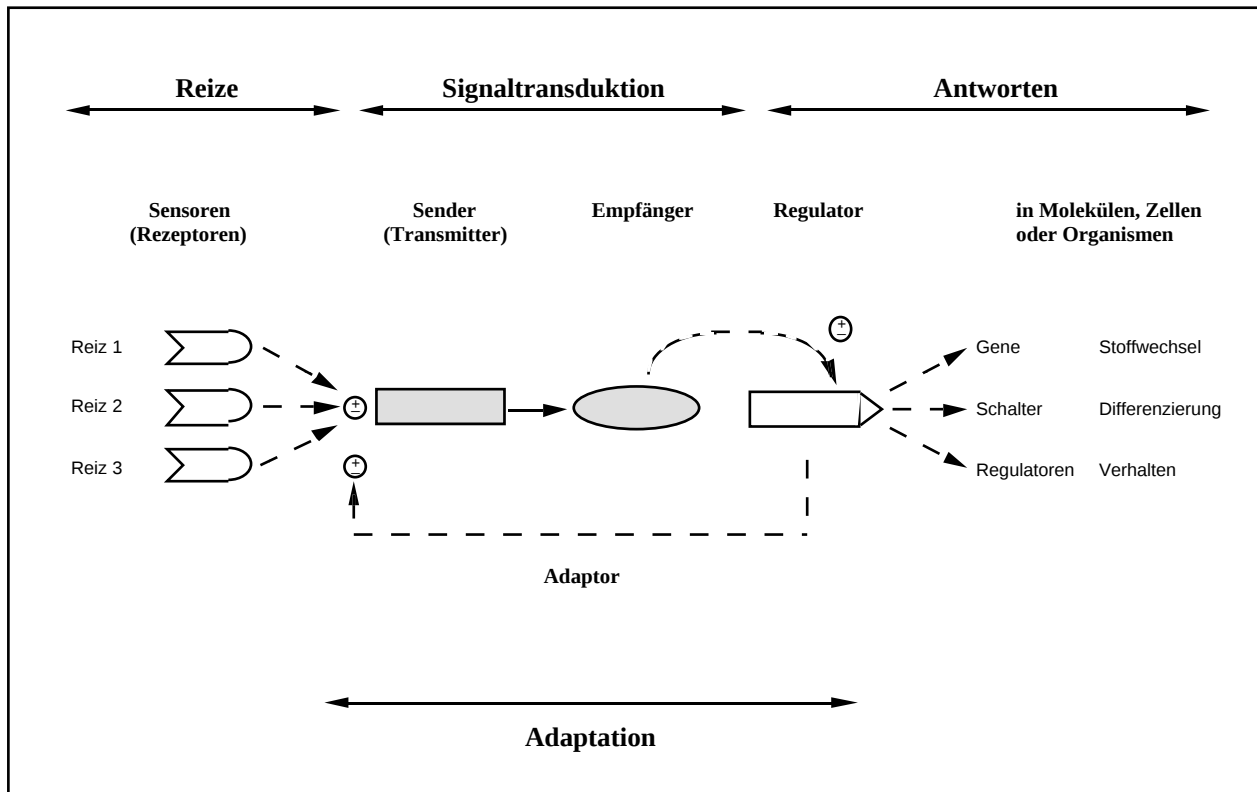


Abbildung 7-1 Grundschema biologischer Signaltransduktionssysteme. In Zellen entsprechen den angegebenen Elementen einzelne Protein(komplex)e (vgl. Abb. 4-1), während bei Vielzellern die Elemente in spezialisierten Sinneszellen, Nervenzellen und in Organen oder Organismen getrennt vorliegen.

Sensormoleküle bzw. Sinneszellen nehmen Reize wahr, verarbeiten diese zu Signalen, welche als chemische oder elektrische Ströme weitergeleitet werden, und lösen am Zielort enzymatische, motorische und sekretorische Reaktionen an Molekülen, Genschaltern (Promotoren) oder Zellen bzw. Veränderungen von Differenzierungsvorgängen aus. Auffallend an Nervensystemen sind zunächst die großen Abstände, die zwischen Reiz- und Reaktionsort liegen können. Aber hier sei darauf hingewiesen, daß auch bei der interzellulären Kommunikation zwischen Einzellern Distanzen von beachtlicher Länge (mm bis cm) überbrückt werden können. Bedeutender für unsere Betrachtungen ist vermutlich die Eigenschaft der Neuronen, sich zu Netzwerken höchster Variabilität und ständig wechselnder Zusammensetzung zu verknüpfen. Auch dies entspricht der Eigenart einzelliger Systeme, im Verlauf der Signaltransduktion, vor allem aber der Adaptation, der Habituation und des "Lernens", ständig Moleküle biochemisch zu verändern, neu zu synthetisieren und abzubauen und den Istzustand trotz kleinerer Änderungen der Umwelt so lange wie irgend möglich zu halten. Dieser ständige Auf- und Abbau der sensorischen Teile, der letztlich immer das Produkt aus den Genen ("Potential") und der "Erfahrung" (Umwelt; Vorgeschichte) darstellt, erweckt den Eindruck, als ob biologische Systeme immer zweckmäßig und im Einklang mit den Wechseln der Umwelt agierten. Im Grunde definiert der Organismus die Umwelt, indem er aus ihr (notwendigerweise) die für seine Sensoren adäquate Information selektioniert, und im Rahmen seines genetischen

Potentials seine Strukturen und Reaktionen ändert. Passen Reiz und Reaktion, so überlebt der Organismus, anderenfalls unterliegt er. Sind die einer Verhaltensweise zugrunde liegenden Strukturen überwiegend genetisch bedingt (vorgegeben), so sprechen wir gerne von instinktivem oder angeborenem Verhalten. Hängt das Verhalten aber stark von der Vorgeschichte ab und variiert das Verhalten der Mitglieder einer Art in der gleichen Situation stark, so sprechen wir von erlerntem Verhalten. Diese Sicht legt nahe, daß Lernen und Gedächtnis eng zusammengehören und eng an induzierte Strukturänderungen gekoppelt sind. Als Beobachter haben wir den Eindruck, daß bei diesen Vorgängen eine "Verinnerlichung" des Milieus stattfindet. Neuronale Netzwerke scheinen im wesentlichen eine, zum Teil enorme Erweiterung der möglichen Zustände des Organismus als Antwort auf äußere und innere Reize zu ermöglichen. Dabei werden sowohl die ständige Erneuerung der Strukturen als Antwort auf Veränderungen der Umwelt, als auch die ständige Änderung der Verknüpfung sensorischer Elemente von der Ebene der Zelle auf die interzelluläre Ebene in Populationen, zu denen die Vielzeller gehören, übertragen.

Die An- und Abwesenheit eines Nervensystems beschreibt also zunächst nur den Übergang von informationsverarbeitenden Systemen mit einem relativ begrenzten (Erkennungs-) Potential zu solchen mit einem riesigen Potential. Wie immer bei fließenden Übergängen zwischen einfacheren und komplizierteren Systemen ist die Frage, ob und wann qualitativ neue Eigenschaften auftreten, auch eine Definitionsfrage. Des weiteren muß daran erinnert werden, daß analoge Phänomene in phylogenetisch entfernten Organismen nicht immer einfach zu erkennen sind. So ist ein minutenlanges Gedächtnis bei einem Organismus mit einer Lebenszeit von Minuten bis Stunden gleichwertig einem Jahrzehnte bestehenden menschlichen Gedächtnis. Das Öffnen/Schließen von Ionenkanälen beim Lernen und die Neuverknüpfung von Neuronen in unserem Gehirn aber ist durchaus ähnlich zu sehen wie Neusynthese, Abbau und die biochemische Modifikation von Proteinen der Signaltransduktionssysteme bei Bakterien und in Zellen.

8 Bedeutung "sozialer Wechselwirkungen" bei Einzellern

Das Genom von Einzellern ist nur verständlich, wenn die genetische Information zur "Steuerung" des Einzellers als Mitglied einer Population aus Artgenossen und anderen Einzellern bekannt ist. Dieser Aspekt ist so bedeutend, daß wir vorwegnehmend als Ergebnis der Ausführungen dieses Abschnittes folgendes festhalten können: Wenn ein Unterscheidungskriterium für Kognition ihre wichtige Rolle zur Beherrschung von sozialen Verhältnissen ist, so müssen auch Einzeller über kognitive Fähigkeiten verfügen.

Legt man die Einteilung des Sozialverhaltens von Tieren zugrunde, die von G. H. Schmidt entwickelt wurde, wonach es solitäre, subsoziale, präsoziale, primitiv-soziale und eusoziale Phänomene in Populationen gibt, so zeigen sich in Populationen von Einzellern subsoziale Gruppierungen (Kroft & Gruschwitz 1988, S. 95f.). Subsozial sind Gruppierungen, die a) nicht nur aufgrund sexueller, sondern auch z.B. taktiler oder olfaktorischer Beziehungen bestehen, und b) von

Vorteil für die Individuen beim Erreichen wichtiger Ziele wie Nahrungserwerb oder Feindabwehr sind. Die meisten Einzeller und Bakterien zeigen nicht nur "Sexualität", d. h. Polarität und ausgeprägte morphologische Unterschiede zwischen Donor und Rezipient, Übertragung von Genen vom Donor zum Rezipienten, sondern auch die Fähigkeit, ihr Verhalten untereinander "zielorientiert" mit Hilfe chemischer Induktoren zu koordinieren.

Für die sozialen Erscheinungsformen Kooperation und Konkurrenz bei Einzellern folgen nun einige Beispiele. Zum Schluß gehen wir noch auf die mit Gruppenverhalten oft in Zusammenhang gebrachten Phänomene Probehandeln und Introspektion ein und fragen nach ihrem Stellenwert in der Verortung von Kognition.

8.1 Kooperation

Kooperation im Sinne von genau aufeinander abgestimmten Verhaltensformen findet in Einzeller-Populationen auf vielfältige Weise statt. Wir betrachten drei Beispiele näher:

Das erste Beispiel beschreibt einen Fall von prokaryotischer Bewältigung einer für ein Individuum unlösbaren Aufgabe. Es ist ein Beispiel von Kooperation, wie man sie auch von höheren Lebewesen kennt.

Das zweite und dritte Beispiel beschreiben Formen der Kooperation, bei denen ein Austausch von genetischer Information (DNA) stattfindet. Das zweite Beispiel zeigt, daß Bakterien in der Lage sind, bestimmte aus DNA bestehende Zellteile in andere Bakterien zu übertragen, so daß diese von den darin kodierten Möglichkeiten Gebrauch machen können. Bei dem dritten Beispiel handelt sich um eine Kooperation, deren Effekte erst in der Folgegeneration erkennbar sind.

8.1.1 Kooperation zur gemeinsamen Problemlösung

Die Zerstörung der Zellwand des Wirtes ist ein Beispiel für die kollektive Lösung einer für Individuen allein nicht lösbaren Aufgabe bei Prokaryoten. Dies geschieht mithilfe der "Autoinduktion", einem sensorischen System, mit dem sie in der Lage sind, die Dichte der Artgenossenpopulation zu überwachen. Während des Wachstums scheiden die Zellen sogenannte Autoinduktoren (Pheromone) aus, die sich in der Umwelt ansammeln. Bei niedrigen Populationsdichten und folglich niedrigen Konzentrationen des Autoinduktors werden Artgenossen nicht wahrgenommen. Erst wenn die Populationsdichte lokal oder allgemein einen Schwellenwert überschreitet, binden genügend viele Autoinduktormoleküle an membrangebundene Rezeptoren, um eine Reaktion in Nachbarn auszulösen. Diese führt in vielen Fällen zu einer lokalen Ansammlung der Zellen. Auf diese Weise werden die unterschiedlichsten kollektiven Prozesse gesteuert, so auch die Zellwandzerstörung: Viele bei Pflanzen oder Tieren Krankheiten erregende (pathogene) Bakterien müssen eine hohe Konzentration von Exoenzymen produzieren, um bei ihren Opfern schützende Zellwände auflösen oder andere Abwehrmechanismen zerstören zu können. Diese Konzentration erreichen sie erst durch Sammelbewegungen hin zu größerer Dichte von Autoin-

duktoren, wobei pro Milliliter bis zu 10^{11} Individuen zusammenkommen können (Lengeler 1996b, S. 236 f).

Ein zweites Beispiel einer gemeinsamen Problemlösung bei den Prokaryoten ist das Schwärmen, auch soziales Schwimmen genannt. Viele bewegliche Bakterien, z.B. solche der Gattungen *Proteus*, *Serratia*, *Vibrio* und *Salmonella* schwimmen bei niedriger Zelldichte und niedriger Viskosität einzeln mit Hilfe kräftiger (polarer) Geißeln. Steigen Viskosität und Zelldichte, so bilden sie neue, seitlich angebrachte (laterale) Flagellen aus. Diese bilden, zusammen mit den lateralen Geißeln der Nachbarzellen, ein Geißelgeflecht; dieses erlaubt den beteiligten Bakterien feste Unterlagen durch eine Art Kriechen zu besiedeln, etwas, das einzelne Zellen nicht können. Zusammen erschließen die Zellen somit neue Biotope, welche den einzelnen Zellen nicht zugänglich sind. Ein ähnliches Verhalten, allerdings mit einem anderen Ziel, zeigen soziale Bakterien wie *Myxococcus*. Bei ausreichender Nahrung gleiten einzelne Zellen dieser Gattung auf festen Oberflächen mit Hilfe unbekannter Mechanismen. Hunger dagegen löst die vorher beschriebene lokale Ansammlung mittels Pheromonen und Neusynthese lateraler Strukturen (Fimbrien) aus. Wie im vorigen Fall verursacht dieses Verhalten ein Verklumpen der Zellen, die sich anschließend zu einem Sporophyten und zur Sporenbildung zusammenlagern.

Für diese Art von Kooperation zur gemeinsamen Problemlösung gibt es im Einzellerbereich zahlreiche Beispiele, etwa die Ansammlung von Leukocyten um den Infektionsherd beim Menschen. Auch bei einfacheren, als subsoziale Systeme organisierten Populationen von Mehrzellern gibt es Entsprechungen, etwa bei Insekten: Wanzen, die sich von Samen ernähren (sogenannte seminisuge Wanzen), lösen Pflanzensamen durch gemeinsames Besaugen auf, was den Speichelaufwand für die einzelnen Tiere reduziert (Kloft & Gruschwitz 1988, S. 97).

8.1.2 Kooperation mit Hilfe horizontaler Genübertragung: Konjugation

Im Unterschied zu Fällen von Kooperation zu gemeinsamer Problemlösung (Zellwandzerstörung mit Hilfe von Autoinduktion) findet Kooperation bei Bakterien auch durch sogenannte horizontale Genübertragung statt ("horizontal" ist im Gegensatz zur vertikalen Übertragung zu verstehen, die der Vererbung von Genen von den Eltern an die Nachkommen dient).

Der Zweck der Sexualität bei höheren Organismen ist der Austausch von Genen zwischen (Keimzellen von) Artgenossen, die nicht im Verhältnis Elter-Nachkomme stehen, also die horizontale Genübertragung. Diese Art des Genaustausches, die als Konjugation bezeichnet wird, haben die Prokaryoten zur Perfektion getrieben. Sie ist bei ihnen so effizient und so häufig, daß nicht alle Zellen einer Art jederzeit alle Gene besitzen müssen. Es reicht, daß einige Vertreter die Gene enthalten, um sie bei Bedarf über horizontale Genübertragung an die Artgenossen, ja sogar an artverwandte Bakterien zu übertragen. Auch in diesem Fall kommunizieren Donor- und Empfängerzellen häufig mit Hilfe von extrazellulären Signalstoffen (Pheromonen), die beide in geordneter Reihenfolge in das Medium abgeben. Auf diese Art synchronisiert sich die ganze Population sowohl morphologisch als auch funktionell in einer Weise, wie wir es von vielen Pflan-

zen und Tieren zur Paarungszeit kennen. Verschlechterungen der Umwelt und die Anwesenheit von Giften, Antibiotika, u.ä. steigern häufig den Genaustausch, wobei die entsprechenden Resistenzgene, aber auch normale "Haushaltsgene" übertragen werden. Wie bei höheren Organismen zeigen Donor ("männlich") und Rezipient ("weiblich") ausgeprägte morphologische und physiologische Unterschiede, und eine Übertragung der Gene erfolgt ausschließlich vom Donor zum Rezipienten. Reduziert man folglich die Sexualität auf ihre biologische Essenz, d.h. den horizontalen Genaustausch, dann zeigen bereits Bakterien Sexualität. Wie bei höheren Organismen wird der Genaustausch häufig gefolgt von der Ausbildung von Sporen (Sporulation), die zum Auffinden neuer Biotope dienen. Auch dabei entstehen wieder spezialisierte Zellen, die miteinander kommunizieren und erst zusammen die Sporulation erfolgreich schaffen.

8.1.3 Kooperation mit Hilfe horizontaler Genübertragung: Transformation

Wird einer Population von Prokaryoten gleicher Art jegliche Nahrung genügend lang entzogen, kann man folgendes beobachten: Die Hälfte der Individuen löst ihre Zellwand auf (lysiert) und gibt ihre DNA in die Umwelt ab. Die andere Hälfte nimmt diese DNA auf, wobei eine Neukombination der Gene stattfindet. Dieser genetisch gesteuerte "Selbstmord" des halben Kollektivs dient der Arterhaltung bei gleichzeitigem Ablauf eines Notprogramms, das eine erhöhte Rekombination von Genen bei der Reproduktion und eine verbesserte Überlebenschance sicherstellt. Ein solches Verhalten würde man bei höheren Organismen ohne Zögern als "altruistisch" bezeichnen. Diese Kooperation in Extremsituationen zur besseren Arterhaltung ist noch ein Beispiel für horizontale Genübertragung. Diese Form bezeichnet man als Transformation, weil eine Umwandlung von DNA aus abgestorbenen Zellen stattfindet (Miller 1988, S. 54f).

8.2 Konkurrenz

Man unterscheidet zwischen intraspezifischer und interspezifischer Konkurrenz, je nachdem ob die Konkurrenz zwischen Individuen einer Spezies oder zwischen Vertretern unterschiedlicher Arten stattfindet.

Wie viele andere Organismen, so können auch Bakterien Gifte produzieren, die für Organismen einer anderen Art, z.B. den Menschen, tödlich sind. Dabei richtet der Produzent sein Gift gegen Enzyme und Strukturen (Ziele), die er selbst nicht besitzt. Er ist somit resistent. Oder er entwickelt gleichzeitig Abwehrmechanismen, die ihn immun gegen sein eigenes Gift machen. Das klassische Beispiel sind Antibiotika. Diese Stoffe werden von Mikroorganismen produziert und gegen Nicht-Artgenossen gerichtet. So produzieren Pilze das Penicillin, welches die Zellwand von Bakterien, aber nicht von Pilzen angreift. Die prokaryotischen Streptomyceten dagegen produzieren hunderte verschiedener Antibiotika wie Streptomycin, Tetracyclin und Chloramphenicol gegen die sie selbst immun sind. Damit halten sie ihr Biotop frei von kompetitierenden anderen Prokaryotenarten.

Ein Beispiel für intraspezifische Konkurrenz der Bakterien, der nicht direkt genetisch verwandte Artgenossen zum Opfer fallen, ist die Produktion von Bakterio-

cinen. Viele Bakterien haben die Fähigkeit, Gifte zu synthetisieren, welche gegen Artgenossen gerichtet sind. Die entsprechenden Gene liegen meist auf Plasmiden⁹ zusammen mit Genen, welche den Produzenten immun gegen sein eigenes Bakteriocin machen. Da der Produzent bei jeder Teilung das Plasmid an die Nachkommen weitergibt, sind auch diese immun. Die Folge ist, daß in einem gegebenen Biotop nur der aus dem ursprünglichen Produzenten entstandene Klon überlebt. Theoretisch können auch andere Artgenossen über horizontalen Genaustausch die Plasmide und folglich Immunität erwerben. Das wird dadurch eingeschränkt, daß nach erfolgter Replikation jeder DNA-Strang der Geschwisterzelle eine spezifische Modifikation ("Stempel") erhält. In jeder Zelle gibt es sog. Restriktionsnukleasen, das sind Enzyme, welche DNAs an vorgegebenen Stellen schneiden. Die erwähnten Modifikationsenzyme verändern genau diese Stellen, so daß eine Zelle ihre DNA nicht selbst zerstört. Da Geschwisterzellen die gleichen Modifikations- und Restriktionsenzyme tragen, sind auch ihre DNAs bei einem Genaustausch geschützt. Fremde DNA aber, die mit dem falschen Stempel, also freien Schneidestellen versehen ist, wird nach einer Kreuzung sofort abgebaut. Bei einer erfolgreichen Konjugation werden bakterielle Rezipienten häufig zu Donoren mit dem Restriktionssystem des ursprünglichen Donors. Das führt unter Umständen dazu, daß der neue Donor seine früheren Nachkommen (im eigentlichen Sinne "Geschwister") abtötet. Dieses komplizierte Verfahren, das stark an die Übernahme eines Löwenrudels durch einen neuen Löwen mit anschließender Tötung der Jungen (Träger fremder Gene) erinnert, hat selbstverständlich gar nichts mit planvoller, zielgerichteter Handlung zu tun. Aber vielleicht ist es bei Löwen nicht anders!

8.3 Probehandeln (Imagination)

Mit *Probehandeln* ist die typisch menschliche Fähigkeit gemeint, mit Vorstellungen umzugehen und damit tatsächliches Handeln durch gedachtes Handeln vorwegzunehmen. Man operiert mit inneren Modellen sozusagen auf einer *mental*en Bühne. Diese Tätigkeit ist nur scheinbar ein "solitäres" Spiel. Sie hat soziale Gründe und möglicherweise auch einen evolutionsgeschichtlichen Ursprung in der Notwendigkeit, sozial zu interagieren. So weist die bereits zitierte Verhaltensbiologin Bischof-Köhler insbesondere auf die entscheidenden Aspekte der Kooperation und des Teilens von Nahrung hin, die das Probehandeln (nicht nur bei Menschen) mitbedingen bzw. voraussetzen.

Die Jagd auf Großwild erfordert [...] ein anspruchsvolleres Vorgehen. Man muß die Intention des Jagdkumpans verstehen, sie aufgreifen, dann aber nicht das Gleiche tun wie er, sondern die eigenen Aktivitäten komplementär auf sein Vorgehen abstimmen, damit ein Ziel gemeinsam erreicht werden kann. (Bischof-Köhler 1991, S. 152)

Analysiert man das Jagdverhalten der Schimpansen [...], dann zeigen sie in der Tat eine gewisse »Einsicht« in das Wesen ihrer Beutetiere, etwa wenn einige Tiere den Fluchtweg des Opfers voraussehen, welches ihr Kumpan jagt, und sich so gruppieren, daß sie es abfangen können. (ib. S. 166 f)

⁹ Plasmide sind kleine ringförmige DNA-Elemente, die vom ebenfalls ringförmigen aber deutlich größerem Bakterienchromosom zu unterscheiden sind.

Das Verstehen von Intentionen und – psychologisch gesprochen – eine “Rollen”- und “Perspektivübernahme” sind ohne interne Modellierung und Phantasietätigkeit (Imagination), die im Gegensatz zum einfachen Erinnern erfordert, “daß Vorstellungsinhalte *aktiv verändert* und in neue Zusammenhänge gebracht werden können”, nicht möglich (ib. S. 166). Das individuelle, innere Durchspielen von Lösungen als Mittel zur Bewältigung schwieriger Situationen (Klix 1993, S. 170) setzt sicherlich die Fähigkeiten zum Rückschauen und Vorausschauen voraus. Kann es darauf zurückgeführt werden? Und wie sieht eine solche “Reduktion” aus?

Es leuchtet ein, daß eine solche “komplexe” Fähigkeit wie Probehandeln Einzelern nicht ohne weiteres zugesprochen werden kann. Es ist aber auch klar, daß sie naturwissenschaftlich derzeit noch nicht faßbar ist. In dieser Hinsicht kann nur in Analogien argumentiert werden. Man kann z.B. auf das ganzheitliche, d. h. zweckmäßig genau aufeinander abgestimmte Verhalten von Populationsmitgliedern hinweisen, das sowohl (eigentlich in erster Linie) auf das gemeinsame genetische Programm als auch auf eventuell unterschiedliche Vorgeschichten der verschiedenen Mitglieder zurückgeht. Auch in diesem Fall scheint es dem Beobachter oft, als ob Prämeditation bzw. Probehandeln dem tatsächlichen Handeln vorangegangen wäre, wenn in Wirklichkeit ausschließlich molekulare Netzwerke das zweckmäßige Handeln steuern.

8.4 Introspektion

Mit Introspektion (bzw. Reflexivität) ist die Fähigkeit gemeint, in sich selbst hineinzuschauen bzw. – genauer – ein *Modell* von sich selbst aufzubauen und damit umzugehen (di Primio 1998, S. 23). M. Heisenberg schlägt im Zusammenhang mit der Diskussion von Universalien der Wahrnehmung unter dem Stichwort “Wahrnehmung der Wahrnehmung” eine *Erklärung* für den evolutionsbiologischen Ursprung der Fähigkeit zur Introspektion vor: “Introspektion entsteht mit der Kommunikation, genauer, durch das Sich-hinein-Versetzen in das Gegenüber” (Heisenberg 1990, S. 64). Insbesondere stellt er fest, “daß sich Sender und Empfänger in der Evolution nicht unabhängig voneinander entwickeln können und deswegen in ihrer genetischen Organisation aufeinander bezogen sind” (ib. S. 65). Das trifft auf alle, auch einzellige Sender-Empfängerpaare zu. Am Beispiel der Fliege *Drosophila*, bei welcher die Kommunikation in der Balz vorkommt, verdeutlicht der Autor, daß der Empfänger in manchen Fällen das Signal dadurch “versteht”, daß er den Sender nachahmt (ein Prinzip, das möglicherweise auch in der Tanzsprache der Bienen verwirklicht ist). Er spricht von internalisierter Nachahmung: Ihm “scheint deswegen Introspektion ursprünglich die Fähigkeit zu sein, in das Gehirn der Artgenossen »hineinzuschauen«; die Anwendung dieser Fähigkeit auf einen selbst wäre dann eine sekundäre, zum Teil durchaus unerwünschte Errungenschaft” (ib. S. 66). Es sei hier angemerkt, daß Heisenberg in seiner Argumentation implizit die konstruktivistische These vertritt, daß Kommunikation nicht (primär) Informationsübertragung von einem Sender zu einem Empfänger ist, sondern daß sie der Verhaltenskoordination dient. Varela (1988, S. 113) spricht z.B. von “der wechselweisen Gestaltung und Formung einer gemeinsamen Welt durch gemeinsames Handeln”.

Diese Hypothese ist insgesamt bestechend und könnte sich als leitend für zukünftige, biologisch-evolutionär orientierte Kognitionsforschung erweisen. Introspektion spielt sich wahrscheinlich auf der gleichen Organisationsebene ab wie Probehandeln. Beide Eigenschaften hängen wesentlich mit Interaktion bzw. Kommunikation und Nachahmung zusammen und sind letztlich höchstwahrscheinlich zwei Seiten derselben “sozial-kognitiven Medaille”: Konspezifika (Artverwandte) fungieren dabei sozusagen als “Spiegel” (und als Weg zum Verständnis) von sich selbst (di Primio 1998, S. 10). Sie sind charakteristisch für Kognition, insofern als sie klar machen, daß (vielleicht nicht nur menschliche) kognitive Systeme ihre Aktivität nicht nur auf andere, sondern *über* andere auf (Teile von) sich selbst richten können, d. h. sie können (teilweise) sich selbst durch andere als Teil ihrer Umgebung wahrnehmen und letztlich verändern. Uns ist es allerdings klar, daß eine verallgemeinernde Übertragung und “vermenschlichende” Beschreibung dieser Aspekte nicht unbedingt im Sinne einer effektiven spezifischen Aufklärung weiterhilft. Sowohl eine bio-evolutorische Verortung mit entsprechender molekularer Beschreibung als auch eine technische Rekonstruktion scheint uns derzeit eine kaum erfüllbare Herausforderung zu sein.

9 Ausblick

Experimente mit Einzellern zeigen, daß diese eine Vielfalt von Leistungen aufweisen, die kognitiven Leistungen sehr ähneln. Wir haben das für gezielte Suche, Erinnerung, erwartungsgesteuertes Verhalten, Formen der Lernfähigkeit durch die Beschreibung einiger Experimente und für komplexe soziale, kognitionsverdächtige Leistungen wie Konkurrenz und Kooperation anhand einschlägiger Phänomene in Bakterienpopulationen gezeigt.

Eine Neudefinition von Kognition, die diesen Umstand berücksichtigt, oder zumindest eine explizite Relativierung alter Definitionen, ist dadurch überfällig. Das Auftreten von Kognition in der Evolution kann durch die Betrachtung einzelner kognitiver Leistungen nicht in ausreichend spezifischer Form festgemacht werden. Die Schwierigkeit beruht nicht zuletzt darauf, daß wir einzellige Systeme sowohl ganzheitlich auf der Ebene des Organismus (Zelle) und der Population als auch auf der Ebene der Moleküle, ihrer Eigenschaften, ihrer Regulation und ihrer präzisen Einpassung in Signaltransduktionsnetzwerke beschreiben können. Vergleichbare Beschreibungen, die eine kontrastive Bewertung ermöglichen würden, gibt es aber bei keinem Organismus, dem traditionell Kognition zugeschrieben wird. Unsere Untersuchung legt jedenfalls nah, daß es kaum kognitive Leistungen gibt, die ohne zum Teil sehr alte Vorläufer sind. In Anbetracht der Tatsache, daß bisher alle vermeintlich unerklärlichen Phänomene der Biologie wie Entlechien (“vis vitalis”), die Reproduktion der Zellen und der Organismen, der genetische Code, usf. sich nach ihrer Aufklärung als überraschend “einfach” herausgestellt haben, sollten wir sehr vorsichtig sein, bevor wir unnötige Komplikationen in unser Gehirn und in das Phänomen der menschlichen Kognition hineinlesen. Nervensysteme sind jedenfalls kein “kognitiver Rubikon”, zumindest nicht in dem Sinne, daß sie eine gänzlich andere Strukturqualität darstellen. Ihr

wichtigster Beitrag ist lediglich die Erweiterung möglicher Bereiche des Erkennens und möglicher intra- und interorganismischer Wechselwirkungen.

Jede Wechselwirkung eines Organismus mit seiner Umwelt, jedes beobachtete zweckmäßige Verhalten muß vielleicht in einem fundamentalen Sinne als "kognitive Handlung" betrachtet werden. Diese Aussage bedeutet für uns allerdings nicht, daß Kognition und Leben gleichzusetzen sind. Diese Sicht, die mancherorts vertreten wird, wäre allein nicht sehr hilfreich. Fundierte Differenzierungen sollten weiterhin versucht werden.

In einem zukünftigen Beitrag wird der Umstand, daß schon Einzeller Leistungen zeigen, die kognitive Züge tragen, wieder aufzugreifen sein und die Frage gestellt werden müssen, inwieweit die genauen zellbiologisch-biochemischen Kenntnisse über die Leistungen auf dieser evolutorischen Ebene für die Erforschung der späteren Verhältnisse nutzbar gemacht werden können. Ein Leitziel wird dabei sein, einen Beitrag zur Aufklärung der Übergänge und Zusammenhänge zu leisten, die zwischen der "Architektur" von Einzellern, von Einzellerpopulationen und von multizellulären Organismen bestehen.

Danksagung

Für die Durchsicht früherer Versionen dieser Arbeit und verschiedene Anmerkungen sind wir insbesondere Barbara Becker und Hans-Jürgen Grimm zu Dank verpflichtet. Für manche informelle und anregende Gespräche über einige der dargestellten Ideen sind wir auch den weiteren Mitarbeitern aus den Bereichen »Kognitive Robotik« und »Biomimetic Autonomous Robots« sowie Thomas Christaller sehr dankbar, der die Rahmenbedingungen für die Durchführung von Teilen dieser Arbeit im Institut für Autonome intelligente Systeme (AiS) der GMD geschaffen hat. Die experimentellen Arbeiten von J.L. wurden dankenswerterweise mit finanzieller Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft durchgeführt.

Literatur

- Adler, J. (1976) The Sensing of Chemicals by Bacteria. *Scientific American* 234, no. 4, 40-47
- Bischof-Köhler, D. (1991) Jenseits des Rubikon – Die Entstehung spezifisch menschlicher Erkenntnisformen und ihre Auswirkung auf das Sozialverhalten. In: E. P. Fischer (Hrsg.). *Mannheimer Forum 90/91* (S.143-194) München: Piper
- Brannon, E. M. & Terrace, H. S. (1998) Ordering of the Numerosities 1 to 9 by Monkeys. *Science* 282, Oct 23, 746-749
- Brooks, R. A. (1986) Achieving Artificial Intelligence Through Building Robots. MIT AI-Memo 899
- Christaller, T. (1999) Cognitive Robotics – A New Approach to Artificial Intelligence. *Artificial Life and Robotics*, Vol. 1, No 3
- di Primio, F. (1998) *Roboter cognition – Aufsetzpunkte und Probleme für eine biologisch-evolutionär orientierte, synchronisch und diachronisch minimierende Forschung*. GMD Report 16
- Dusenbery, D. B. (1998) *Verborgene Welten – Verhalten und Ökologie von Mikroorganismen*. Heidelberg: Spektrum Akademischer Verlag
- Griffin, R. R. (1992) *Animal Minds*. Chicago: Chicago University Press
- Hassenstein, B. (1992) *Klugheit – Zur Natur unserer geistigen Fähigkeiten*, München: Piper

- Heisenberg, M. (1990) Über Universalien der Wahrnehmung und ihre genetische Grundlagen. In: H. v. Ditfurth & E. P. Fischer (Hrsg.). *Mannheimer-Forum 89/90* (S. 11-69). München: Piper
- Heschl, A. (1990) $L=C$. A simple Equation with Astonishing Consequences. *J. theor. Biol.* 145, 13-40
- Kline, P. (1988) *Psychology Exposed – Or the Emperor's New Clothes*. London: Routledge
- Klix, F. (1993) *Erwachendes Denken – Geistige Leistungen aus evolutionspsychologischer Sicht*. Berlin: Spektrum Akademischer Verlag
- Kloft, W. J. & Gruschwitz, M. (1988) *Ökologie der Tiere*. 2., überarbeitete Auflage, Stuttgart: Ulmer
- Kumar, N., Williams, M., Culotti, J. & van der Kooy, D. (1989) Evidence for associative learning in the nematode *C. elegans*. 455.13, *Society for neuroscience abstracts* 15, p. 1141
- Lengeler, J. W. (1986) Molekulare Mechanismen der Chemotaxis bei Enterobakterien. *forum mikrobiologie* 96, 323-332
- Lengeler, J. W. (1996 a) Die biologische Zelle als komplexes Informationssystem. *Biologen in unserer Zeit* 5, 65-70
- Lengeler, J. W. (1996 b) Basic concepts of microbial physiology and metabolic control. In: *Bioreactor Engineering* (pp. 232-262). The European Federation of Biotechnology, Saltsjöbaden, Sweden
- Lengeler, J. W. , Drews, G. & Schlegel, H. G. (Eds.) (1999) *Biology of the Prokaryotes*. Stuttgart: Thieme
- Lewontin, R. C. (1990) The Evolution of Cognition. In: D. N Osherson. & E. E Smith. (Eds.) (1990) *Thinking. An Invitation to Cognitive Science. Volume 3*. Cambridge (pp. 229-246). Massachusetts: MIT Press
- Miller, R. V. (1998) Gentransfer zwischen Bakterien in der Natur, *Spektrum der Wissenschaft* März, 50-56
- Müller, B. S. (1997) *Konzeptbildung und Kommunikation bei Robotern – Problemskizze und Vorschläge zum experimentellen Einstieg*. Arbeitspapiere der GMD Nr. 1080
- Müller, B. S. (1998) *Identifikation elementarer kognitiver Leistungen*. GMD Report 17
- Pearce, J. M. (1997) *Animal Learning and Cognition*. Hove, East Sussex: Psychology Press
- Roth, G. & Menzel, R.. (1996) Neuronale Grundlagen kognitiver Leistungen. In: J. Dudel, R. Menzel & R. F. Schmidt (Hrsg.). *Neurowissenschaft – Vom Molekül zur Kognition* (S. 539-558). Berlin: Springer
- Roth, G. (1996) Die Fähigkeit zur Selbstbewertung ist eine der hervorstechendsten Eigenschaften von Gehirnen. Ziele und Arbeiten des Sonderforschungsbereichs (517) „Kognitive Leistungen und ihre neuronalen Grundlagen“ an den Universitäten Bremen und Oldenburg. <http://www.uni-bremen.de/campus/pressestelle/impulse/impulse-21-1996/roth/21-roth.html> (9.3.1999)
- Singleton, P. (1995) *Einführung in die Bakteriologie*. München: Quelle & Meyer
- Stewart, J. (1996) Cognition=Life: Implications for higher-level cognition. *Behavioural Processes* 35, 311-326
- Strube, G. (1996) Kognition. In: Strube, G. (Hrsg. zusammen mit Becker, B.; Freksa, C.; Hahn, U.; Opwis, K.; Palm, G.). *Wörterbuch der Kognitionswissenschaft* (S. 303-317). Stuttgart: Klett-Cotta
- Varela, F. J. (1988) *Kognitionswissenschaft - Kognitionstechnik*, Frankfurt: Suhrkamp