

HEIDELBERGER
JAHRBÜCHER
ONLINE
Band 6 (2021)

Gesellschaft der Freunde
Universität Heidelberg e.V.



Intelligenz: Theoretische Grundlagen und praktische Anwendungen

Rainer M. Holm-Hadulla, Joachim Funke & Michael Wink (Hrsg.)

HEIDELBERG
UNIVERSITY PUBLISHING

Intelligenz: Evolutionsbiologische Grundlagen und Perspektiven

THOMAS HOLSTEIN

Centre for Organismal Studies, Universität Heidelberg

Zusammenfassung

Obwohl der Begriff Intelligenz mittlerweile in den verschiedensten Bereichen verwandt wird, um die Entstehung komplexer Kausalitäten zu erklären, wird Intelligenz hier primär als die Fähigkeit neuronaler Systeme verstanden, Probleme in kognitiven Entscheidungsprozessen zu lösen. Kognition und intelligentes Verhalten sind daher primäre Objekt, aber nicht Subjekt der zufallsgetriebenen biologischen Evolution. – Aktuelle Arbeiten aus der Neurobiologie und vergleichenden Genomforschung haben jetzt gezeigt, wie, ausgehend von einfachen neuronalen Systemen, in allen Großgruppen des Tierreichs Formen entstanden sind, die in der Lage sind, vergleichbar komplexe Probleme in kognitiven Prozessen zu lösen. Diese Kognition beruht zwar auf den gleichen zellulären Grundelementen (Neuronen), wird aber in zum Teil ganz unterschiedlich gestalteten zentralnervösen Strukturen (Gehirne) realisiert. Durch den Vergleich der Nervensysteme von Tieren, die zu höheren intelligenten Sinnesleistungen fähig sind, werden jetzt erste gemeinsame Eigenschaften und Prinzipien offenkundig, welche Voraussetzung für die Entstehung höherer intelligenter Systeme sind (z. B. die Verschaltungsdichte, aber nicht Zahl neuronaler Elemente). Sie sind wahrscheinlich auch *Constraints* in der Entwicklung künstlicher intelligenter Systeme.

1 Einführung

Die biologischen Grundlagen der Intelligenz und unseres Bewusstseins sind eines der spannendsten Themen an der Nahtstelle von Biologie und Psychologie und sie sind von grundsätzlicher Bedeutung für das Selbstverständnis des Menschen und unsere Erkenntnisfähigkeit. Lange wurde dieses Thema aus anthropozentrischer Sicht behandelt, akzeptierend, dass der Mensch ein Produkt der biologischen Evolution ist, aber zugleich eine Sonderstellung für den Menschen beanspruchend. Eine wesentliche Voraussetzung für Intelligenz bzw. intelligente Kognition und intelligentes Verhalten ist ohne Zweifel die Fähigkeit von Individuen eine Form von Selbstreflexion und Bewusstsein zu entwickeln. Hier bestand für lange Zeit für *Hominiden*, *Primaten* und Säugetiere im weiteren Sinne ein Alleinstellungsmerkmal, indem man davon ausging, dass nur diese Tiere in Form der Großhirnrinde das entsprechende Korrelat für das Bewusstsein in der Evolution entwickelt haben.

In einem Editorial des amerikanischen Wissenschaftsmagazins *Science* wurden im September 2020 unter dem Titel „Geteiltes Bewusstsein“ zwei Arbeiten vorgestellt (Nieder et al., 2020; Stacho et al., 2020), in denen erstmals auf Ebene der Neuroanatomie und Neuropsychologie gezeigt wurde, dass in Vögeln bei der Durchführung einer komplexen „Denk-Aufgabe“ neuronale Antworten im Gehirn aktiviert werden, die mit der Wahrnehmung von Reizen der Problemlösung korrelieren. Eine solche Aktivität scheint das neuronale Korrelat und der Marker für das Bewusstsein und für die seit langem bekannten kognitiven Fähigkeiten dieser Vögel zu sein (Herculano-Houzel, 2020; Kabadayi et al., 2016; MacLean et al., 2014; Olkowicz et al., 2016).

Diese Arbeiten werfen eine Reihe von neuen Fragen auf, die für unser Verständnis der biologischen Evolution der Intelligenz von fundamentaler Bedeutung sind. Sie stellen auch die Frage nach der Sonderstellung des Menschen auf neuer Grundlage: Was sind letztlich die molekularen und zellulären Grundlagen menschlicher Intelligenz? Gibt es Intelligenz auch in anderen Tiergruppen und auf welchen Prinzipien beruht sie? Wenn Bewusstsein und Intelligenz in einer konvergenten Evolution mehrfach im Tierreich entstanden sind, welche Bedeutung hat dies für die Entwicklung von „Künstlicher Intelligenz“? In diesem Essay soll versucht werden, einen Überblick über aktuelle Arbeiten zu den Eigenschaften und zur Evolution neuronaler Systeme zu geben, die vielleicht Antworten auf diese Fragen geben können.

2 Grundlagen neuronaler Kognition

Der Inbegriff neuronaler Kognition ist ohne Zweifel das menschliche Gehirn. Seine immense Komplexität – es besteht aus hundert Milliarden Neuronen einer noch unbekanntem Anzahl verschiedener Typen, wobei jedes Neuron in der Lage ist, sich mit Zehntausenden anderer Neuronen zu verbinden – macht ein ganzheitliches Verständnis seiner Funktionsweise äußerst schwierig. Das menschliche Gehirn ist aber in den gut 500 Millionen Jahren seiner Evolution aus einfacheren Vorläufern entstanden. Ein Großteil unseres Wissens der einzelnen Elemente unseres Nervensystems beruht daher auf dem Vergleich mit einfacheren und besser zugänglichen Systemen bei Invertebraten und Vertebraten. So erlauben die großen Neuronen der Meeresschnecke *Aplysia* eine detaillierte Untersuchung der neuronalen Architektur und Physiologie bei verschiedenen Formen des assoziativen Lernens (Kandel et al., 2021). Und die Bedeutung der Ionenkanäle für die Ausbildung des Aktionspotentials bei der Erregungsleitung wurde bei den Riesenaxonen der Tintenfische entdeckt (Hodgkin and Huxley, 1952; Kandel et al., 2021). Obwohl einzelne Neuronen die funktionellen Einheiten von Nervensystemen darstellen, können sie alleine die spezifischen Eigenschaften neuronaler Systeme nicht erklären; diese beruhen immer auf multizellulären Schaltkreisen von Neuronen mit emergenten funktionellen Eigenschaften (Bosch et al., 2017). Für das Verständnis der Funktion von Nervensystemen ist es somit unerlässlich, die frühesten evolutionären Beispiele von Nervensystemen zu verstehen (Abbildung 1).

3 Die ersten Nervensysteme

Es ist bemerkenswert, dass Nervensysteme schon sehr früh in der Evolution der Tiere auftraten und mit Sicherheit schon vor der Entstehung der bilateralsymmetrischen Tiere - auch bekannt als *Bilateria* - vorhanden waren. Von den Linien, die sich vor der Radiation der Bilateria im Kambrium auseinanderentwickelten („Kambrische Explosion“), sind Nervensysteme nur bei Nesseltieren (*Cnidaria*) und Rippenquallen (*Ctenophora*) vorhanden, nicht aber bei den Schwämmen (Chapman et al., 2010; Watanabe et al., 2009). Die Nervensysteme der Cnidaria und Bilateria weisen viele Gemeinsamkeiten auf, während es bei den Ctenophora aufgrund der begrenzten Anzahl von Neurotransmittern Unterschiede gibt; auch ist deren phylogenetische Position noch offen (Bosch et al., 2017; Moroz et al., 2014).

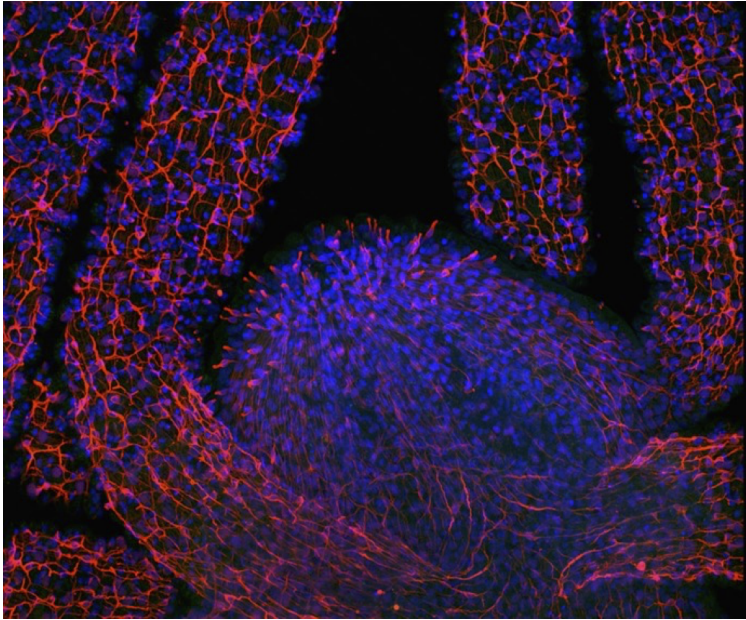


Abbildung 1: Ein diffuses Nervennetz ohne Gehirn und Ganglien wie das Nervensystem der Nesseltiere, stand wahrscheinlich am Anfang der Evolution der Nervensysteme. Das Nervennetz des Süßwasserpolyphen *Hydra vulgaris*, dargestellt durch Expression eines nervenspezifischen Membranproteins (rot) und mit einem DNA-Farbstoff (DAPI) gefärbte Zellkerne (blau). In *Hydra* wird aber um die Mundöffnung (Hypostom) des Polypen eine hohe Dichte von sensorischen Neuronen aufgebaut, die für den Fang-Akt und die Nahrungsaufnahme wichtig sind. Es gibt breites Spektrum von verschiedenen Neurotransmittern, die in Subpopulationen von Neuronen exprimiert werden. Solch einfache Nervennetze sind zu komplexen Verhaltensmustern fähig, wie dem Fang-Akt mit Nesselzellen oder den verschiedenen Formen der Fortbewegung (siehe Abbildung 2) und werden derzeit zell- und neurobiologisch untersucht. (Aufnahme © Bertulat & Holstein).

Cnidaria, zu denen Medusen (Quallen) und Polypen (Hydren, Anemonen, Korallen) bildende Gruppen gehören, besitzen ein Nervensystem, das im Gegensatz zu den Nervensystemen der Bilateria nicht als zentralisiertes Nervensystem (ZNS) funktioniert, sondern ein diffuses Nervennetz darstellt, das ohne Gehirn und Ganglien operiert (Abbildung 1). Durch den Vergleich dieses einfachen neuronalen Systems mit den komplexeren Systemen können so grundlegende Konstruktionsprinzipien eines zentralen Nervensystems erforscht werden, z. B. welchen Beitrag

das ZNS für höhere neuronale Funktionen wie die eines Bewusstseins und von intelligentem Verhalten besitzt (Bosch et al., 2017).

Es ist faszinierend zu sehen, zu welchen komplexen Verhaltensmustern die *Cnidaria* bereits verfügen. Die Raffinesse ihres Verhaltens wurde bereits im 18. Jahrhundert erkannt, als Abraham Trembley erstmals die Fortbewegung des Süßwasserpolypen *Hydra* beschrieb (Trembley, 1744) (Abbildung 2).

Aber auch Medusen besitzen verschiedenste Verhaltensmuster, die nicht nur zur Lokomotion, sondern auch zum Beutefang und zur geschlechtlichen Vermehrung eingesetzt werden. Wie all diese Verhaltensmuster über ein diffuses Netz von Neuronen zustande kommen, ist derzeit überhaupt nicht verstanden (Bosch et al., 2017; Rentzsch et al., 2019). Es ist auch gänzlich kontraintuitiv, dass bei den *Cnidaria* dem einfachen neuronalen Netz elaborierte Sinneszellen und Sinnesorgane gegenüberstehen, die es an Komplexität mit den sensorischen Leistungen der Wirbeltiere aufnehmen können. So sind die Nesselzellen hochspezialisierte neuronale Zellen, die mit ihren Nesselkapseln und ciliären Mechano- und Chemorezeptoren zu den komplexesten Zelltypen im Tierreich gehören (David et al., 2008; Holstein and Tardent, 1984; Nüchter et al., 2006), und Würfelquallen haben zur Orientierung im Raum Linsenaugen entwickelt, die man nur aus den höheren Bilateria kannte.

In den letzten Jahren wurden neben dem klassischen Süßwasserpolypen *Hydra* und seinen verwandten marinen kolonialen Formen (z. B. *Hydractinia echinata*) auch Medusen (*Clytia hemispherica* und *Aurelia aurita*) sowie die Seeanemone *Nematostella vectensis* im Labor untersucht und deren Genome entschlüsselt (Chapman et al., 2010; Gold et al., 2019; Leclere et al., 2019; Putnam et al., 2007). Damit stehen verschiedene basale Nervensysteme für funktionelle Analysen zur Verfügung, mit denen die Entstehung komplexer Verhaltensmuster auch auf molekularer Ebene verstanden werden kann. Die jetzt sequenzierten Genome und Transkriptome zeigen, dass diese Verhaltensmuster auf einer unerwartet hohen genetischen Komplexität der Nervenetze von Nesseltieren beruhen. Die Vielfalt an synaptischen Proteinen, kleinen Neurotransmittern, Neuropeptiden sowie deren Verarbeitungsmaschinerie ist so komplex, wie wir sie aus „höheren“ Tieren kennen, z. B. aus Insekten und Vertebraten.

Es kann davon ausgegangen werden, dass das gesamte zelluläre und molekulare Repertoire unseres Nervensystems sich bereits in dieser frühen Evolutionsstufe in den gemeinsamen Vorfahren der *Cnidaria* und *Bilateria* vor > 500 Millionen

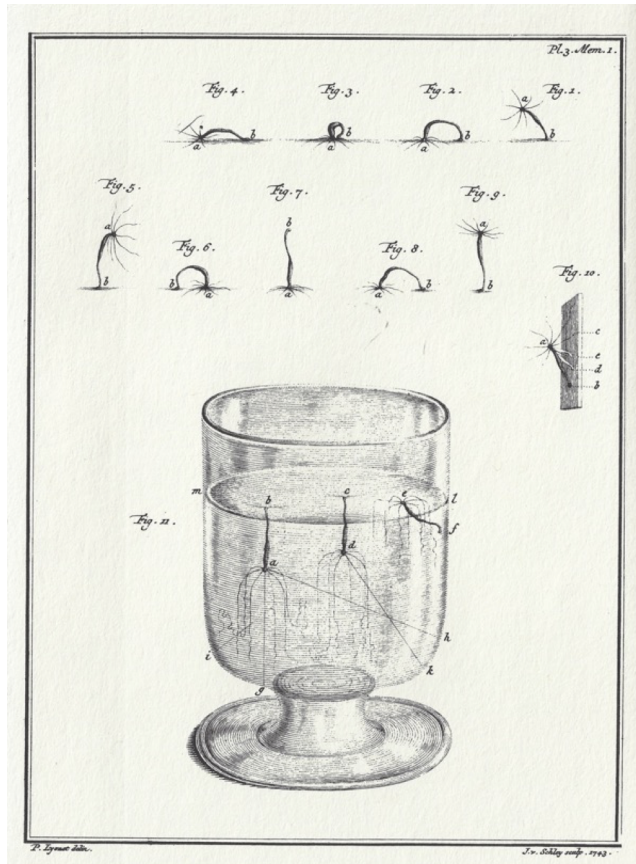


Abbildung 2: Der Genfer Naturforscher Abraham Trembley hat den Süßwasserpolypen minutiös in seinem Verhalten beobachtet und seine Erkenntnisse 1744 in dem einflussreichen Buch „*Mémoires pour servir à l'histoire d'un genre de polypes d'eau douce*“ veröffentlicht. In der Tafel 3 sind verschiedene Bewegungsmuster der etwa 1 cm langen Hydren beschrieben: Zum einen eine raupenspinnerartige Fortbewegung (Fig. 1-4) bei der sich das Tier abwechselnd kontrahiert und dehnt, während der fixierte aborale Pol (b) dem oralen Ende mit den Tentakeln folgt und so von einem Standort zum nächsten gehoben wird. Bei der anderen Bewegung erfolgt ein Überschlag des aboralen Endes (Fuß) (Fig. 5-9). Außerdem können sich die Tiere vertikale bewegen oder in einem Gefäß (Fig.10) und die Anheftung an die Wasseroberfläche (Fig.11). Trembley war nicht nur beobachtender Naturforscher, sondern auch ein Begründer der experimentellen Biologie (Entdeckung der Regeneration bei *Hydra*) mit großer Wirkung auf die Philosophen seiner Zeit.

Jahren entwickelt hat. Dabei war wahrscheinlich die primäre Funktion des Nervensystems „nur“ die einfache sensorische und motorische Koordination. Angesichts der komplexen Verhaltensmuster dieser Tiere wird derzeit dennoch diskutiert, ob diese einfachen neuronalen Netze bereits über Eigenschaften verfügen, die über die neuronale Koordination hinausgehen, oder ob die höheren neuronalen Funktionen eine Zentralisierung des Nervensystems benötigen. Die Tatsache, dass die Evolution des ZNS der Bilateria eng an die Existenz einer zweiten Körperachse gekoppelt ist, die den Cnidaria noch fehlt, deutet darauf hin, dass bestimmte Schaltkreise des Nervensystems erst in den Bilateria entstanden sind. Hier führte die Evolution zu Ganglien und zentralnervösen Strukturen, die eine höhere neuronale Dichte und damit eine höhere Zahl von synaptischen Kontakten ermöglichte.

Die Ausbildung eines ZNS kann als evolutiver Trend verstanden werden, der am Anfang der Bilateria-Evolution stand. Vergleichend genomische Studien zeigen Gemeinsamkeiten in der Ontogenie des Nervensystems einschließlich seiner zentralnervösen Elemente in allen Verwandtschaftsgruppen der Bilateria einschließlich des Gehirns (Hirth et al., 2003; Reichert, 2005). Sie gliedern sich in drei Großgruppen, die *Deuterostomia*, *Lophotrochozoa* und *Ecdysozoa*. Die Deuterostomia, zu denen als größte Gruppe die Wirbeltiere (Vertebraten) mit dem Menschen gehören, bilden das Nervensystem auf der dorsalen Rückenseite (Notoneuralia), während *Lophotrochozoa* und *Ecdysozoa* das Nervensystem auf der ventralen Bauchseite bilden (Gastroneuralia). Neue Befunde deuten darauf hin, dass in den drei Großgruppen unabhängig voneinander (konvergent) Formen mit einem ZNS entstanden sind, die nach verhaltensbiologischen Kriterien zu höheren neuronalen Leistungen und damit zu intelligentem Verhalten fähig sind (Roth, 2015; Roth and Dicke, 2005; Roth and Dicke, 2012) (Abbildung 3).

4 Kognition bei Invertebraten

Die komplexesten Gehirne der *Ecdysozoa* besitzen die Insekten. Sie gehören zu den Gliederfüßern (Arthropoden), deren Nervensystem sich aus einfachen Vorläufern mit einem oralen Nervenring und Ganglien enthaltenden ventralen Nervensträngen ableitet. Das dreiteilige Gehirn besitzt in seinem vorderen Teil sogenannte „Pilzkörper“ (*Corpora pedunculata*), die bei der Honigbiene die Hälfte des Hirnvolumens einnehmen und deren neuronale Dichte um eine Größenordnung größer ist als bei Wirbeltieren (Reichert, 2005; Roth, 2015) (Strausfeld

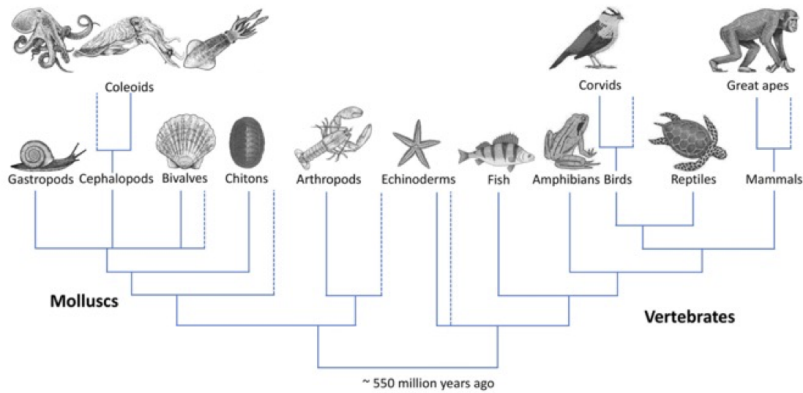


Abbildung 3: Phylogenetischer Baum, der die evolutionäre Beziehung zwischen Kopffüßern (*Cephalopoden*) und Rabenvögeln (*Corviden*) und Menschenaffen (*Hominiden*) darstellt. Modifiziert aus: *Biological Reviews* 96 (2021) 162–178 ©2020 The Authors. *Biological Reviews* published by John Wiley & Sons Ltd on behalf of Cambridge Philosophical Society (Bildquellen: ©CCBY-SA: Schnecke, Stachelhäuter, Chiton; ©CCBY-NC-ND: Tintenfisch; ©jenesesimre, stock.adobe.com: Krake, Tintenfisch, Gliederfüßer, Muschel; ©artbalitskiy, stock.adobe.com: Affe, Rabenvogel, Fisch, Amphibien, Reptil).

and Hirth, 2013). Die Region wurde als Substrat für die Entwicklung kognitiver und sozialer Funktionen identifiziert und besitzt ein eindrucksvolles Repertoire und eine eindrucksvolle Flexibilität an Verhaltensmustern für Nahrungsaufnahme, räumliche Orientierung und soziale Interaktion (Roth, 2015). Bienen zeichnen sich auch durch ihr großes Lernverhalten aus und scheinen zum Aufbau kognitiver Karten zur räumlichen Orientierung fähig zu sein, die kontextabhängig abgerufen werden können (Roth, 2015), obwohl dies noch in Diskussion steht (Cruse and Wehner, 2011; Wehner and Menzel, 1969).

Die komplexesten Gehirne der *Lophotrochozoa* – und aller Tiere außerhalb der Vertebraten – besitzen die rezenten Tintenfische (*coleoide Cephalopoda*), zu denen die Kraken (*Octopoda*), Kalmare (*Theutidae*) und Sepien (*Sepiida*) gehören (Albertin et al., 2015; Wanninger and Wollesen, 2018). Als Mitglied der großen Gruppe der Weichtiere (*Mollusca*), zu denen auch Muscheln und Schnecken gehören, leiten sich auch deren Nervensysteme aus einfachen Vorläufern mit einem oralen Nervenring und Ganglien enthaltenden ventralen Nervensträngen ab, wie sie bei Ringelwürmern (Polychäten) vorkommen. Das Nervensystem von Tintenfischen enthält rund 550 Millionen Neuronen, von denen sich etwa 90% in den Armen und

den Sehnerven befinden und 10% im eigentlichen Gehirn. Das Gehirn ist in einen ventralen motorischen und einen dorsalen Abschnitt unterteilt, dem die sensorische Informationsverarbeitung und höhere kognitive Funktionen zugeschrieben wird (Albertin et al., 2015; Roth, 2015; Shomrat et al., 2008). Der Vertikal-Lappen des Oktopus Gehirns ist sein komplexester Teil und Schlüsselstruktur für die an den Lern- und Gedächtnis-Prozessen beteiligten Schaltkreise (Albertin et al., 2015; Shomrat et al., 2008; Young et al., 1971). Er enthält mit etwa 26 Millionen Neuronen mehr als die Hälfte der Neuronen im Gehirn (Roth, 2015). Er besteht aus zwei Arten von Neuronen: Interneuronen, die ‚en passant‘ Synapsen zu den primär visuellen Afferenzen bilden und Projektionsneuronen, die eine Verbindung zum Subvertikallappen herstellen. Dadurch entsteht ein hochgeordnetes Netzwerk mit Millionen sich kreuzender Fasern.

In der vor kurzem erschienenen ersten Beschreibung des Genoms eines Tintenfischs (*Octopus bimaculoides*) konnte gezeigt werden, dass die molekulare Grundlage dieses hochkomplexen Gehirns unter anderem auf neuronalen Adhäsionsproteinen beruht, die für die Ausbildung der synaptischen Kontakte zwischen den Neuronen verantwortlich sind (Albertin et al., 2015). Im Oktopus-Genom sind 168 *Protocadherin*-Gene vorhanden, die durch Tandem-Genduplikation und Expansion dieser Genfamilie entstanden sind und die primär im Nervengewebe exprimiert werden. Die Funktion der Protocadherine wurde bisher vor allem bei Säugetieren untersucht, wo sie für die neuronale Entwicklung und das Überleben sowie die synaptische Spezifität erforderlich sind; sie entstehen hier aber durch komplexes Spleißen und nicht durch Genduplikation. Die Expression von Protocadherinen in den neuralen Geweben von Tintenfischen deutet auf eine zentrale Rolle dieser Gene bei der Etablierung und Aufrechterhaltung der Organisation des Nervensystems von Kopffüßern hin, wie es von Säugetieren bekannt ist (Albertin et al., 2015).

Die hochkomplexe molekulare und morphologische Struktur der Tintenfisch-Gehirne lässt uns verstehen, warum bei diesen Tieren so viele „intelligente“ Verhaltensweisen beschrieben wurden. So kann ein „Oktopus sich nicht nur gut merken, wo schmackhaftes Futter zu finden ist, sondern er kehrt nach einer Reise weit weg von zu Hause oft auf dem kürzesten Weg nach Hause zurück, den er vorher noch nie genommen hatte.“ (Roth 2015). Wie bei Bienen wird deshalb diskutiert, ob Tintenfische über eine „mentale Karte“ verfügen (Roth, 2015) und inwieweit

sie zu einem „Lernen durch Beobachten“ fähig sind (Fiorito and Chichery, 1995; Fiorito and Scotto, 1992; Roth, 2015).

Diese Berichte zu intelligentem Verhalten von Tintenfischen haben aber jetzt eine neue Qualität erhalten, denn es konnte gezeigt werden, dass auch Tintenfische fähig sind, Selbstkontrolle in einer Belohnungsverzögerungsaufgabe auszuüben (Schnell et al., 2021a; Schnell et al., 2021b; Schnell and Clayton, 2019). Die Fähigkeit, unmittelbare Befriedigung zugunsten einer besseren, aber verzögerten Belohnung zu überwinden, gilt als wichtige kognitive Fähigkeit für effektive Entscheidungsfindung, zielgerichtetes Verhalten und Zukunftsplanung (Mischel 1974, Santos & Rosati 2015, Schnell et al., 2021a; Schnell et al., 2021b; Schnell and Clayton, 2019). Beim Menschen wurde die Fähigkeit zur Selbstkontrolle mit der kognitiven Leistungsfähigkeit von Kindern in Verbindung gebracht: Kinder, die in der Lage waren, eine Belohnung länger hinauszuzögern ¹, erzielten auch bei intellektuellen Aufgaben bessere Ergebnisse (Mischel, 2015; Mischel et al., 1989). – Um die Selbstkontrolle bei Tintenfischen zu testen, haben Schnell und Kollegen den Tieren eine Aufgabe gestellt, welche ebenfalls die Fähigkeit eines Individuums misst, auf sofortige Belohnung zu verzichten (Schnell et al., 2021a; Schnell et al., 2021b). Die Tintenfische hielten die Verzögerungszeiten für bis zu 50-130 s aufrecht. Um die Lernleistung zu testen, mussten die Tintenfische lernen, die Belohnung mit einem von zwei Reizen zu assoziieren; anschließend mussten sie lernen, die Belohnung mit dem alternativen Reiz zu assoziieren. Auch hier hatten Tintenfische, die fähig waren, ihre Belohnung länger hinauszuzögern als andere, die bessere Lernleistung (Schnell et al., 2021a; Schnell et al., 2021b). Die Arbeit zeigte, dass Tintenfische Verzögerungen tolerieren können, um Nahrung von höherer Qualität bzw. Quantität zu erhalten, was letztlich vergleichbar ist mit der Situation bei Säugetieren (Schnell et al., 2021a; Schnell et al., 2021b).

5 Kognition bei Vertebraten

Der Mensch (*Homo sp.*) ist eine Gattung, die evolutionsbiologisch zur Familie der Menschenaffen (Hominiden) und damit der Säugetiere gehört. Die Erforschung

¹ Kinder bekamen ein Marshmallow vorgesetzt und hatten die Wahl – sofort zu essen oder zu warten, um später zwei zu bekommen. Der Versuch wurde auch als Marshmallow Test bekannt (Walter Mischel 2014, Siedler, ISBN 9783827500434).

komplexer Kognition war traditionell auf die Hominiden und verwandte Gruppen innerhalb der Primaten beschränkt, da diese als Höhepunkt kognitiver Komplexität angesehen wurden, obwohl es zunehmend Hinweise darauf gab, dass es auch andere Säugetiere (*Mammalia*), aber auch Vögel (*Aves*) gibt, die ein Gehirn besitzen, das zu kognitiven Leistungen fähig ist, die mit denen von Primaten vergleichbar sind (MacLean et al., 2014; Olkowicz et al., 2016). Beispiele dafür sind z. B. Wale (Fox et al., 2017; Marino, 2002), Elefanten (Plotnik et al., 2006; Plotnik et al., 2011) oder Papageien (Pepperberg, 2006; Pepperberg et al., 2013) und Rabenvögel (Boeckle and Bugnyar, 2012; Emery and Clayton, 2004). Die Tatsache, dass Rabenvögel kognitive Fähigkeiten besitzen, die denen von Affen entsprechen (Clayton and Emery, 2005; Emery and Clayton, 2005; Güntürkün and Bugnyar, 2016; Kabadayi et al., 2016), hat daher die Frage aufgeworfen, ob sich komplexe Kognition bei Vertebraten mehrfach und unabhängig voneinander entwickelt hat (Roth, 2015).

Mammalia und Aves haben sich bereits vor etwa 300 Millionen Jahren in zwei unterschiedlichen Gruppen der *Amnioten*² auseinanderentwickelt und ihr Gehirn lässt sich – wie das Nervensystem aller Vertebraten – auf einfachste Vorläufer der Chordaten vor 550 Millionen Jahren zurückführen (Abbildung 3). Nach der allgemeinen Lehrmeinung gibt es aber grundsätzliche Unterschiede in der Gehirnanatomie und Neuroarchitektur zwischen Affen und Rabenvögeln (Jarvis et al., 2005). Demnach besitzt die Mantelschicht (Pallium) des Großhirns bei Vögeln keine Schichtung wie bei Säugetieren (diese mächtige Schichtung hat dem Pallium der Säugetiere die Bezeichnung „Großhirnrinde“ eingebracht), weshalb Vögel keine Großhirnrinde besäßen (Güntürkün and Bugnyar, 2016; Herculano-Houzel, 2020). Diese Annahme einer fehlenden Großhirnrinde wurde aber angezweifelt, denn auch das Pallium der Vögel leitet sich – wie unsere Großhirnrinde – embryonal aus demselben Abschnitt des sich entwickelnden Gehirns ab mit allen molekularen Markern, und es besitzt eine vergleichbar hohe Zahl und Dichte an Neuronen (Güntürkün and Bugnyar, 2016; Herculano-Houzel, 2020; Puelles et al., 2013). In den neuen Arbeiten wird jetzt gezeigt, dass das Pallium von Vögeln eine ähnliche neuronale Organisation und Schichtung aufweist

² Amnioten sind Landwirbeltiere, die sich durch Embryonalhüllen unabhängig vom Wasser fortpflanzen können, während Amphibien in der Embryonalentwicklung darauf angewiesen sind und postembryonal Kaulquappen als Larvenstadien ausbilden.

wie der Kortex von Säugetieren und über Neuronen verfügt (Stacho et al., 2020), die das Wahrgenommene neurophysiologisch repräsentieren können (Nieder et al., 2020), was ein Kennzeichen von Bewusstsein ist (Herculano-Houzel, 2020).

Es ist deshalb eine spannende Frage, wieweit innerhalb der Vertebraten die Kognition und Fähigkeit zu einem Bewusstsein bereits bei dem gemeinsamen Vorfahren von Vögeln und Säugetieren existierte (Bshary and Brown, 2014; Herculano-Houzel, 2020; Nieder et al., 2020). Obwohl die Evolution der Tintenfische und der Vergleich mit anderen Tiergruppen nahelegt, dass es eine konvergente Evolution von höherer Kognition und Bewusstsein gab (Roth, 2015), scheint es innerhalb der Vertebraten doch gewisse strukturelle und embryologische Gemeinsamkeiten zu geben, die in der Evolution dazu führten, dass neuronale Strukturen mit besonders hoher neuronaler Dichte nur in bestimmten Regionen aufgebaut wurden, welche dann die Entstehung höherer intelligenter Systeme ermöglichten. Es sollen daher neben den Vögeln auch die biologischen Grundlagen der Kognition bei Primaten/Hominiden, der Gruppe von Säugetieren zu denen wir Menschen gehören, abschließend behandelt werden.

6 Kognition der Hominiden

Es wurde lange angenommen, dass die hohe kognitive Leistungsfähigkeit und Intelligenz, welche die Hominiden und den Menschen auszeichnet, in engem Zusammenhang mit der Größe und Komplexität des Gehirns und der Großhirnrinde (*Cortex cerebri*) stehen oder gar durch diese erklärt werden können (Abbildung 3). In der Tat kam es innerhalb der Hominiden seit der Aufspaltung der Menschenaffen und Gattung *Homo* im späten Miozän vor 6-7 Millionen Jahren (Harrison, 2010) zu einer extrem schnellen Zunahme der Gehirngröße vor allem in der menschlichen Evolution, während die Gehirngröße sich bei den verschiedenen Menschenaffengruppen innerhalb der Hominiden weniger stark änderte.

Die starke Größenzunahme des menschlichen Gehirns war begleitet von einer erheblichen Umstrukturierung des Verdauungssystems sowie Fress- und Sozialverhaltens (Fonseca-Azevedo and Herculano-Houzel, 2012; Roth and Dicke, 2005; Roth and Dicke, 2012).

Es wurde wiederholt versucht, die hohe kognitive Leistungsfähigkeit bei Säugern generell mit der Gehirngröße zu korrelieren. Roth & Dicke haben 2005 die verfügbaren Daten zur Größe des Gehirns bei verschiedenen Säugern bestimmt

und die Korrelation zu der kognitiven Leistungsfähigkeit der Gehirne untersucht (Roth and Dicke, 2005; Roth and Dicke, 2012). Dabei zeigte sich, dass die *absolute Größe* des Gehirns innerhalb der Säugetiere zwar um bis zu 5 Größenordnungen variieren kann (das Gewicht reicht von 0,1g bei den kleinsten Gehirnen bei Insektenfresser und Fledermäusen bis zu 9000g bei den großen Walen), aber das menschliche Gehirn ist bei weitem nicht das größte (Gewicht von etwas 1,35 kg). Dies gilt auch bei Betrachtung der *relativen Größe* des Gehirns (Gehirngröße/Körpergröße) wodurch allometrische Effekte kompensiert werden³, auch hier liegen die Hominiden im Mittelfeld (Roth and Dicke, 2005; Roth and Dicke, 2012). Die Daten lassen daher keine einfache Korrelation zwischen Gehirngröße und der kognitiven Leistungsfähigkeit zu.

Ein deutlicheres Bild zeichnet sich bei den für die Kognition relevanten Strukturen des Kortex ab, wo beim Menschen die meisten Neuronen unter den rezenten Primaten zu finden sind (Sousa et al., 2017). Als neurobiologisches Substrat der allgemeinen Intelligenz bei Säugetieren gilt der an der Stirnseite des Gehirns gelegene Frontallappen (präfrontaler Kortex) (Duncan et al., 2000). Er ist an der Verknüpfung sensorischer Informationen mit den kognitiv-mentalenen Vorgängen des Denkens, der Handlungsplanung und der Entscheidungsfindung unmittelbar beteiligt (Roth and Dicke, 2005; Roth and Dicke, 2012). Obwohl der präfrontale Kortex des Menschen besonders groß ist (Roth and Dicke, 2005; Roth and Dicke, 2012), wurde in neueren vergleichenden Studien an Primaten die überproportionale Größe des menschlichen präfrontalen Kortex grundsätzlich in Frage gestellt (Roth and Dicke, 2005; Roth and Dicke, 2012; Semendeferi et al., 2002), ein Problem, das nach wie vor Gegenstand aktueller Forschung ist (Hayashi et al., 2021).

Da weder die absolute noch die relative Größe des Gehirns ein Alleistellungsmerkmal des menschlichen Gehirns sind, stellt sich die Frage, welche biologischen Eigenschaften das Gehirn den Menschen von seinen nächsten rezenten Hominiden Verwandten, den Schimpansen (*Pan troglodytes*) und Zwergschimpansen bzw.

³ Allometrie bezieht die Organgröße auf die Körpergröße; das Gehirn folgt einer Potenzfunktion mit einem Exponenten von 0,6-0,8 was bedeutet, dass die Gehirne mit zunehmender Körpergröße zwar absolut größer, aber relativ kleiner werden (Roth, G., and U. Dicke. 2005. Evolution of the brain and intelligence. Trends Cogn Sci. 9:250-257, Roth, G., and U. Dicke. 2012. Evolution of the brain and intelligence in primates. Prog Brain Res. 195:413-430).

Bonobos (*Pan paniscus*) unterscheiden. Es setzt sich daher die Auffassung durch, dass der Schlüssel zu den einzigartigen Fähigkeiten des menschlichen Gehirns sich weniger in seiner absoluten oder relativen Größe oder sogar in der Anzahl der Neuronen und Glia, sondern vielmehr in subtileren Komponenten ausdrückt wie einer größeren Vielfalt an neuronalen Zelltypen oder komplexeren Mustern der neuronalen Vernetzung (Sousa et al., 2017). Diese Veränderungen müssen zudem evolutiv jung sein, d. h. sie müssen frühestens mit der starken Hirnentwicklung der Hominiden im frühen Miozän (15-18 Millionen Jahre) und spätestens mit der Abspaltung der Gattung *Homo* von den restlichen Hominiden, den Menschenaffen, im späten Miozän vor 6-7 Millionen Jahren begonnen haben.

An dieser Stelle haben vergleichend genomische Untersuchungen entscheidend zu einem besseren Verständnis möglicher Faktoren der Gehirnevolution innerhalb der Säugetiere beigetragen. Durch den direkten Vergleich der mittlerweile komplett sequenzierten Genome der Menschenaffen (Chimpanzee and Analysis, 2005; Kronenberg et al., 2018; Locke et al., 2011; Mao et al., 2021; Scally et al., 2012) mit dem des Menschen lassen sich relevante neuronale Gene identifizieren, die ausschließlich beim Menschen vorhanden sind, und die sich in diesem Zeitfenster, z. B. durch Genduplikation, neu gebildet haben. Mit diesem Ansatz wurden primatenspezifische Gene identifiziert, die in den neuralen Stamm- und Vorläuferzellen des sich entwickelnden Neokortex besonders aktiv sind (Florio et al., 2018). Die Zahl strikt human-spezifischer Gene ist beschränkt (n=15), sie sind innerhalb der letzten 6-7 Millionen Jahre neu entstanden und enthalten regulatorische Gene, die an der neuronalen Proliferation und Expansion des Neokortex beteiligt sind (Florio et al., 2015) (Florio et al., 2018). Andere Neokortex spezifische Gene, die auch bei anderen Primaten oder Säugern vertreten sind, waren in der Zahl höher (n=3458), tragen aber auch zur neokortikalen Entwicklung bei (Florio et al., 2018). Von besonderem Interesse ist hier das *SLIT-ROBO GTPase 2 (SRGAP2)* Gen, dessen Expression auch im sich entwickelnden Neokortex angereichert ist (Charrier et al., 2012; Dennis et al., 2012).

Es war bereits bekannt, dass *SRGAP2* an der Gehirnentwicklung beteiligt ist (Guerrier et al., 2009) und dass Menschen mindestens drei ähnliche Kopien des Gens besitzen, während nicht-menschliche Primaten nur eine tragen. Es konnte gezeigt werden, dass der Mensch vier nicht-identische Kopien (genannt A-D) von *SRGAP2* an verschiedenen Stellen auf Chromosom 1 trägt (Geschwind and Konopka, 2012). Durch den Vergleich der Gensequenzen mit denen des *SRGAP2*-

Gens vom Orang-Utan und Schimpansen schätzten die Autoren, dass *SRGAP2* in der menschlichen Abstammungslinie vor etwa 3,4 Millionen Jahren dupliziert wurde, was zu *SRGAP2A* und *SRGAP2B* führte (Geschwind and Konopka, 2012).

Weitere Duplikationen von *SRGAP2B* führten vor etwa 2,4 Millionen Jahren zu *SRGAP2C* und vor etwa 1 Million Jahren zu *SRGAP2D*, wobei besonders *SRGAP2C* vor 2 bis 3 Millionen Jahren eine wichtige Rolle gespielt haben könnte, als sich menschliche Kognition entwickelte (Geschwind and Konopka, 2012). Die zweite Studie beleuchtet den Mechanismus des *SRGAP2*-Gens (Charrier et al., 2012). Die Bildung dendritischen Ausstülpungen (*spines*) auf der Oberfläche von Neuronen sind für die Ausbildung synaptischer Kontakte essentiell. Hier wurde gezeigt, dass *SRGAP2A* die Bildung von *spines* fördert und die Migration von Neuronen innerhalb der sich entwickelnden Großhirnrinde verlangsamt, während das humanspezifische *SRGAP2C* die Bildung weiterer Stacheln begünstigt.

Dadurch kommt es zu einer höheren Dichte an *spines* und einer Verlangsamung in der kortikalen Entwicklung, was eine höhere Plastizität des Gehirns ermöglicht, d. h. der Fähigkeit, neuronale Verbindungen als Reaktion auf neue Erfahrungen zu verändern (Geschwind and Konopka, 2012). Die Duplikation von *SRGAP2C* wurde auch bei den Neandertalern und Denisova Menschen gefunden. Interessanterweise weist auch das *FOXP2* Gen, das mit der Etablierung einiger Aspekte der Sprachfähigkeit unseres Gehirns sowie mit Sprachstörungen in Verbindung gebracht wird, beim Neandertaler und Menschen dieselben Mutationen auf, die den Menschenaffen fehlen (Krause et al., 2007).

7 Von der Intelligenz des *Homo sapiens* zur künstlichen Intelligenz?

Ziel dieser Arbeit war aufzuzeigen, wie aus den einfachsten Stufen eines neuronalen Netzes komplexe Nervensystem entstanden, die in den verschiedensten Tiergruppen sehr wahrscheinlich konvergent zueinander in der >600-500 Millionen Jahre währenden Evolution sind. Der Mensch scheint daher nicht mehr die einzige Spezies zu sein, die Intelligenz besitzt. Allerdings zeigt ein Vergleich der verschiedenen Systeme, dass die hohen kognitiven Leistungen, welche ein intelligentes Verhalten ermöglichen, immer an eine bestimmte Umgebung und einen bestimmten Kontext gebunden sind. Diese Kontexte sind zugleich an eine Millionen Jahre lange Evolution der biologischen „Kognitionssysteme“ geknüpft. Die künstliche Intelligenz ist daher nur als Erweiterung menschlicher Intelligenz

denkbar, allerdings unter Einbeziehung aller Sophistikation, die in der Evolution die Entstehung höherer Kognition ermöglichte.

Danksagung

Ein herzlicher Dank geht an Rainer M. Holm-Hadulla, der den Anstoß zu dieser Arbeit gegeben hat und es mir ermöglichte, über den „Tellerrand“ unserer Forschung zum Nervensystem der *Cnidaria* hinauszuschauen.

Literatur

- Albertin, C.B., O. Simakov, T. Mitros, Z.Y. Wang, J.R. Pungor, E. Edsinger-Gonzales, S. Brenner, C.W. Ragsdale, and D.S. Rokhsar. 2015. The octopus genome and the evolution of cephalopod neural and morphological novelties. *Nature*. 524:220–224.
- Boeckle, M., and T. Bugnyar. 2012. Long-term memory for affiliates in ravens. *Curr Biol*. 22:801–806.
- Bosch, T.C.G., A. Klimovich, T. Domazet-Loaso, S. Grunder, T.W. Holstein, G. Jekely, D.J. Miller, A.P. Murillo-Rincon, F. Rentzsch, G.S. Richards, K. Schroder, U. Technau, and R. Yuste. 2017. Back to the Basics: Cnidarians Start to Fire. *Trends Neurosci*. 40:92–105.
- Bshary, R., and C. Brown. 2014. Fish cognition. *Curr Biol*. 24:R947–950.
- Chapman, J.A., E.F. Kirkness, O. Simakov, S.E. Hampson, T. Mitros, T. Weinmaier, T. Rattei, P.G. Balasubramanian, J. Borman, D. Busam, K. Disbennett, C. Pfannkoch, N. Sumin, G.G. Sutton, L.D. Viswanathan, B. Walenz, D.M. Goodstein, U. Hellsten, T. Kawashima, S.E. Prochnik, N.H. Putnam, S. Shu, B. Blumberg, C.E. Dana, L. Gee, D.F. Kibler, L. Law, D. Lindgens, D.E. Martinez, J. Peng, P.A. Wigge, B. Bertulat, C. Guder, Y. Nakamura, S. Ozbek, H. Watanabe, K. Khalturin, G. Hemmrich, A. Franke, R. Augustin, S. Fraune, E. Hayakawa, S. Hayakawa, M. Hirose, J.S. Hwang, K. Ikeo, C. Nishimiya-Fujisawa, A. Ogura, T. Takahashi, P.R. Steinmetz, X. Zhang, R. Aufschnaiter, M.K. Eder, A.K. Gorny, W. Salvenmoser, A.M. Heimberg, B.M. Wheeler, K.J. Peterson, A. Bottger, P. Tischler, A. Wolf, T. Gojbori, K.A. Remington, R.L. Strausberg, J.C. Venter, U. Technau, B. Hobmayer, T.C. Bosch, T.W. Holstein, T. Fujisawa, H.R. Bode, C.N. David, D.S. Rokhsar, and R.E. Steele. 2010. The dynamic genome of Hydra. *Nature*. 464:592–596.
- Charrier, C., K. Joshi, J. Coutinho-Budd, J.E. Kim, N. Lambert, J. de Marchena, W.L. Jin, P. Vanderhaeghen, A. Ghosh, T. Sassa, and F. Polleux. 2012. Inhibition of

- SRGAP2 function by its human-specific paralogs induces neoteny during spine maturation. *Cell*. 149:923–935.
- Chimpanzee, S., and C. Analysis. 2005. Initial sequence of the chimpanzee genome and comparison with the human genome. *Nature*. 437:69–87.
- Clayton, N., and N. Emery. 2005. Corvid cognition. *Curr Biol*. 15:R80–81.
- Cruse, H., and R. Wehner. 2011. No need for a cognitive map: decentralized memory for insect navigation. *PLoS Comput Biol*. 7:e1002009.
- David, C.N., S. Ozbek, P. Adamczyk, S. Meier, B. Pauly, J. Chapman, J.S. Hwang, T. Gojoberi, and T.W. Holstein. 2008. Evolution of complex structures: minicollagens shape the cnidarian nematocyst. *Trends Genet*. 24:431–438.
- Dennis, M.Y., X. Nuttle, P.H. Sudmant, F. Antonacci, T.A. Graves, M. Nefedov, J.A. Rosenfeld, S. Sajjadian, M. Malig, H. Kotkiewicz, C.J. Curry, S. Shafer, L.G. Shaffer, P.J. de Jong, R.K. Wilson, and E.E. Eichler. 2012. Evolution of human-specific neural SRGAP2 genes by incomplete segmental duplication. *Cell*. 149:912–922.
- Duncan, J., R.J. Seitz, J. Kolodny, D. Bor, H. Herzog, A. Ahmed, F.N. Newell, and H. Emslie. 2000. A neural basis for general intelligence. *Science*. 289:457–460.
- Emery, N.J., and N.S. Clayton. 2004. The mentality of crows: convergent evolution of intelligence in corvids and apes. *Science*. 306:1903–1907.
- Emery, N.J., and N.S. Clayton. 2005. Evolution of the avian brain and intelligence. *Curr Biol*. 15:R946–950.
- Fiorito, G., and R. Chichery. 1995. Lesions of the vertical lobe impair visual discrimination learning by observation in *Octopus vulgaris*. *Neurosci Lett*. 192:117–120.
- Fiorito, G., and P. Scotto. 1992. Observational Learning in *Octopus vulgaris*. *Science*. 256:545–547.
- Florio, M., M. Albert, E. Taverna, T. Namba, H. Brandl, E. Lewitus, C. Haffner, A. Sykes, F.K. Wong, J. Peters, E. Guhr, S. Klemroth, K. Prufer, J. Kelso, R. Naumann, I. Nusslein, A. Dahl, R. Lachmann, S. Paabo, and W.B. Huttner. 2015. Human-specific gene ARHGAP11B promotes basal progenitor amplification and neocortex expansion. *Science*. 347:1465–1470.
- Florio, M., M. Heide, A. Pinson, H. Brandl, M. Albert, S. Winkler, P. Wimberger, W.B. Huttner, and M. Hiller. 2018. Evolution and cell-type specificity of human-specific genes preferentially expressed in progenitors of fetal neocortex. *eLife*. 7:e32332.
- Fonseca-Azevedo, K., and S. Herculano-Houzel. 2012. Metabolic constraint imposes tradeoff between body size and number of brain neurons in human evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 109:18571–18576.

- Fox, K.C.R., M. Muthukrishna, and S. Shultz. 2017. The social and cultural roots of whale and dolphin brains. *Nat Ecol Evol.* 1:1699–1705.
- Geschwind, D.H., and G. Konopka. 2012. Neuroscience: Genes and human brain evolution. *Nature.* 486:481–482.
- Gold, D.A., T. Katsuki, Y. Li, X. Yan, M. Regulski, D. Ibberson, T. Holstein, R.E. Steele, D.K. Jacobs, and R.J. Greenspan. 2019. The genome of the jellyfish *Aurelia* and the evolution of animal complexity. *Nature Ecology & Evolution.* 3:96–104.
- Guerrier, S., J. Coutinho-Budd, T. Sassa, A. Gresset, N.V. Jordan, K. Chen, W.L. Jin, A. Frost, and F. Polleux. 2009. The F-BAR domain of srGAP2 induces membrane protrusions required for neuronal migration and morphogenesis. *Cell.* 138:990–1004.
- Güntürkün, O., and T. Bugnyar. 2016. Cognition without Cortex. *Trends Cogn Sci.* 20:291–303.
- Harrison, T. 2010. Anthropology. Apes among the tangled branches of human origins. *Science.* 327:532–534.
- Hayashi, T., Y. Hou, M.F. Glasser, J.A. Autio, K. Knoblauch, M. Inoue-Murayama, T. Coalson, E. Yacoub, S. Smith, H. Kennedy, and D.C. Van Essen. 2021. The nonhuman primate neuroimaging and neuroanatomy project. *Neuroimage.* 229:117726.
- Herculano-Houzel, S. 2020. Birds do have a brain cortex-and think. *Science.* 369:1567–1568.
- Hirth, F., L. Kammermeier, E. Frei, U. Walldorf, M. Noll, and H. Reichert. 2003. An urbilaterian origin of the tripartite brain: developmental genetic insights from *Drosophila*. *Development.* 130:2365–2373.
- Hodgkin, A.L., and A.F. Huxley. 1952. Propagation of electrical signals along giant nerve fibers. *Proc R Soc Lond B Biol Sci.* 140:177–183.
- Holstein, T., and P. Tardent. 1984. An ultrahigh-speed analysis of exocytosis: nematocyst discharge. *Science.* 223:830–833.
- Jarvis, E.D., O. Güntürkün, L. Bruce, A. Csillag, H. Karten, W. Kuenzel, L. Medina, G. Paxinos, D.J. Perkel, T. Shimizu, G. Striedter, J.M. Wild, G.F. Ball, J. Dugas-Ford, S.E. Durand, G.E. Hough, S. Husband, L. Kubikova, D.W. Lee, C.V. Mello, A. Powers, C. Siang, T.V. Smulders, K. Wada, S.A. White, K. Yamamoto, J. Yu, A. Reiner, A.B. Butler, and C. Avian Brain Nomenclature. 2005. Avian brains and a new understanding of vertebrate brain evolution. *Nat Rev Neurosci.* 6:151–159.
- Kabadayi, C., L.A. Taylor, A.M. von Bayern, and M. Osvath. 2016. Ravens, New Caledonian crows and jackdaws parallel great apes in motor self-regulation despite smaller brains. *R Soc Open Sci.* 3:160104.

- Kandel, E.R., J.D. Koester, S.H. Mack, and S.A. Siegelbaum. 2021. Principles of Neural Science, Sixth Edition. McGraw-Hill Education.
- Krause, J., C. Lalueza-Fox, L. Orlando, W. Enard, R.E. Green, H.A. Burbano, J.J. Hublin, C. Hänni, J. Fortea, M. de la Rasilla, J. Bertranpetit, A. Rosas, and S. Paabo. 2007. The derived FOXP2 variant of modern humans was shared with Neandertals. *Curr Biol.* 17:1908–1912.
- Kronenberg, Z.N., I.T. Fiddes, D. Gordon, S. Murali, S. Cantsilieris, O.S. Meyerson, J.G. Underwood, B.J. Nelson, M.J.P. Chaisson, M.L. Dougherty, K.M. Munson, A.R. Hastie, M. Diekhans, F. Hormozdiari, N. Lorusso, K. Hoekzema, R. Qiu, K. Clark, A. Raja, A.E. Welch, M. Sorensen, C. Baker, R.S. Fulton, J. Armstrong, T.A. Graves-Lindsay, A.M. Denli, E.R. Hoppe, P. Hsieh, C.M. Hill, A.W.C. Pang, J. Lee, E.T. Lam, S.K. Dutcher, F.H. Gage, W.C. Warren, J. Shendure, D. Haussler, V.A. Schneider, H. Cao, M. Ventura, R.K. Wilson, B. Paten, A. Pollen, and E.E. Eichler. 2018. High-resolution comparative analysis of great ape genomes. *Science.* 360:eaar6343.
- Leclere, L., C. Horin, S. Chevalier, P. Lapebie, P. Dru, S. Peron, M. Jager, T. Condamine, K. Pottin, S. Romano, J. Steger, C. Sinigaglia, C. Barreau, G. Quiroga Artigas, A. Ruggiero, C. Fourrage, J.E.M. Kraus, J. Poulain, J.M. Aury, P. Wincker, E. Queinnee, U. Technau, M. Manuel, T. Momose, E. Houliston, and R.R. Copley. 2019. The genome of the jellyfish *Clytia hemisphaerica* and the evolution of the cnidarian life-cycle. *Nat Ecol Evol.* 3:801–810.
- Locke, D.P., L.W. Hillier, W.C. Warren, K.C. Worley, L.V. Nazareth, D.M. Muzny, S.P. Yang, Z. Wang, A.T. Chinwalla, P. Minx, M. Mitreva, L. Cook, K.D. Delehaunty, C. Fronick, H. Schmidt, L.A. Fulton, R.S. Fulton, J.O. Nelson, V. Magrini, C. Pohl, T.A. Graves, C. Markovic, A. Cree, H.H. Dinh, J. Hume, C.L. Kovar, G.R. Fowler, G. Lunter, S. Meader, A. Heger, C.P. Ponting, T. Marques-Bonet, C. Alkan, L. Chen, Z. Cheng, J.M. Kidd, E.E. Eichler, S. White, S. Searle, A.J. Vilella, Y. Chen, P. Fliccek, J. Ma, B. Raney, B. Suh, R. Burhans, J. Herrero, D. Haussler, R. Faria, O. Fernando, F. Darre, D. Farre, E. Gazave, M. Oliva, A. Navarro, R. Roberto, O. Capozzi, N. Archidiacono, G. Della Valle, S. Purgato, M. Rocchi, M.K. Konkel, J.A. Walker, B. Ullmer, M.A. Batzer, A.F. Smit, R. Hubley, C. Casola, D.R. Schrider, M.W. Hahn, V. Quesada, X.S. Puente, G.R. Ordonez, C. Lopez-Otin, T. Vinar, B. Brejova, A. Ratan, R.S. Harris, W. Miller, C. Kosiol, H.A. Lawson, V. Taliwal, A.L. Martins, A. Siepel, A. Roychoudhury, X. Ma, J. Degenhardt, C.D. Bustamante, R.N. Gutenkunst, T. Mailund, J.Y. Dutheil, A. Hobolth, M.H. Schierup, O.A. Ryder, Y. Yoshinaga, P.J. de Jong, G.M. Weinstock, J. Rogers, E.R. Mardis, R.A. Gibbs, et al. 2011. Comparative and demographic analysis of orang-utan genomes. *Nature.* 469:529–533.

- MacLean, E.L., B. Hare, C.L. Nunn, E. Addessi, F. Amici, R.C. Anderson, F. Aureli, J.M. Baker, A.E. Bania, A.M. Barnard, N.J. Boogert, E.M. Brannon, E.E. Bray, J. Bray, L.J. Brent, J.M. Burkart, J. Call, J.F. Cantlon, L.G. Cheke, N.S. Clayton, M.M. Delgado, L.J. DiVincenti, K. Fujita, E. Herrmann, C. Hiramatsu, L.F. Jacobs, K.E. Jordan, J.R. Laude, K.L. Leimgruber, E.J. Messer, A.C. Moura, L. Ostojic, A. Picard, M.L. Platt, J.M. Plotnik, F. Range, S.M. Reader, R.B. Reddy, A.A. Sandel, L.R. Santos, K. Schumann, A.M. Seed, K.B. Sewall, R.C. Shaw, K.E. Slocombe, Y. Su, A. Takimoto, J. Tan, R. Tao, C.P. van Schaik, Z. Viranyi, E. Visalberghi, J.C. Wade, A. Watanabe, J. Widness, J.K. Young, T.R. Zentall, and Y. Zhao. 2014. The evolution of self-control. *Proc Natl Acad Sci U S A*. 111:E2140–2148.
- Mao, Y., C.R. Catacchio, L.W. Hillier, D. Porubsky, R. Li, A. Sulovari, J.D. Fernandes, F. Montinaro, D.S. Gordon, J.M. Storer, M. Haukness, I.T. Fiddes, S.C. Murali, P.C. Dishuck, P. Hsieh, W.T. Harvey, P.A. Audano, L. Mercuri, I. Piccolo, F. Antonacci, K.M. Munson, A.P. Lewis, C. Baker, J.G. Underwood, K. Hoekzema, T.H. Huang, M. Sorensen, J.A. Walker, J. Hoffman, F. Thibaud-Nissen, S.R. Salama, A.W.C. Pang, J. Lee, A.R. Hastie, B. Paten, M.A. Batzer, M. Diekhans, M. Ventura, and E.E. Eichler. 2021. A high-quality bonobo genome refines the analysis of hominid evolution. *Nature*. 594:77–81.
- Marino, L. 2002. Convergence of complex cognitive abilities in cetaceans and primates. *Brain, behavior and evolution*. 59:21–32.
- Mischel, W. 2015. *The Marshmallow Test: Why Self-Control Is the Engine of Success*. Little, Brown.
- Mischel, W., Y. Shoda, and M.I. Rodriguez. 1989. Delay of gratification in children. *Science*. 244:933–938.
- Moroz, L.L., K.M. Kocot, M.R. Citarella, S. Dosung, T.P. Norekian, I.S. Povolotskaya, A.P. Grigorenko, C. Dailey, E. Berezikov, K.M. Buckley, A. Ptitsyn, D. Reshetov, K. Mukherjee, T.P. Moroz, Y. Bobkova, F. Yu, V.V. Kapitonov, J. Jurka, Y.V. Bobkov, J.J. Swore, D.O. Girardo, A. Fodor, F. Gusev, R. Sanford, R. Bruders, E. Kittler, C.E. Mills, J.P. Rast, R. Derelle, V.V. Solovyev, F.A. Kondrashov, B.J. Swalla, J.V. Sweedler, E.I. Rogaev, K.M. Halanych, and A.B. Kohn. 2014. The ctenophore genome and the evolutionary origins of neural systems. *Nature*. 510:109–114.
- Nieder, A., L. Wagener, and P. Rinnert. 2020. A neural correlate of sensory consciousness in a corvid bird. *Science*. 369:1626–1629.
- Nüchter, T., M. Benoit, U. Engel, S. Ozbek, and T.W. Holstein. 2006. Nanosecond-scale kinetics of nematocyst discharge. *Curr Biol*. 16:R316–318.
- Olkowicz, S., M. Kocourek, R.K. Lucan, M. Portes, W.T. Fitch, S. Herculano-Houzel, and P. Nemeč. 2016. Birds have primate-like numbers of neurons in the forebrain. *Proc Natl Acad Sci U S A*. 113:7255–7260.

- Pepperberg, I.M. 2006. Grey parrot numerical competence: a review. *Anim Cogn.* 9:377–391.
- Pepperberg, I.M., A. Koepke, P. Livingston, M. Girard, and L.A. Hartsfield. 2013. Reasoning by inference: further studies on exclusion in grey parrots (*Psittacus erithacus*). *J Comp Psychol.* 127:272–281.
- Plotnik, J.M., F.B. de Waal, and D. Reiss. 2006. Self-recognition in an Asian elephant. *Proc Natl Acad Sci U S A.* 103:17053–17057.
- Plotnik, J.M., R. Lair, W. Suphachoksahakun, and F.B. de Waal. 2011. Elephants know when they need a helping trunk in a cooperative task. *Proc Natl Acad Sci U S A.* 108:5116–5121.
- Puelles, L., M. Harrison, G. Paxinos, and C. Watson. 2013. A developmental ontology for the mammalian brain based on the prosomeric model. *Trends Neurosci.* 36:570–578.
- Putnam, N.H., M. Srivastava, U. Hellsten, B. Dirks, J. Chapman, A. Salamov, A. Terry, H. Shapiro, E. Lindquist, V.V. Kapitonov, J. Jurka, G. Genikhovich, I.V. Grigoriev, S.M. Lucas, R.E. Steele, J.R. Finnerty, U. Technau, M.Q. Martindale, and D.S. Rokhsar. 2007. Sea anemone genome reveals ancestral eumetazoan gene repertoire and genomic organization. *Science.* 317:86–94.
- Reichert, H. 2005. A tripartite organization of the urbilaterian brain: developmental genetic evidence from *Drosophila*. *Brain Res Bull.* 66:491–494.
- Rentzsch, F., C. Juliano, and B. Galliot. 2019. Modern genomic tools reveal the structural and cellular diversity of cnidarian nervous systems. *Curr Opin Neurobiol.* 56:87–96.
- Roth, G. 2015. Convergent evolution of complex brains and high intelligence. *Philos T R Soc B.* 370.
- Roth, G., and U. Dicke. 2005. Evolution of the brain and intelligence. *Trends Cogn Sci.* 9:250–257.
- Roth, G., and U. Dicke. 2012. Evolution of the brain and intelligence in primates. *Prog Brain Res.* 195:413–430.
- Scally, A., J.Y. Dutheil, L.W. Hillier, G.E. Jordan, I. Goodhead, J. Herrero, A. Hobolth, T. Lappalainen, T. Mailund, T. Marques-Bonet, S. McCarthy, S.H. Montgomery, P.C. Schwalie, Y.A. Tang, M.C. Ward, Y. Xue, B. Yngvadottir, C. Alkan, L.N. Andersen, Q. Ayub, E.V. Ball, K. Beal, B.J. Bradley, Y. Chen, C.M. Clee, S. Fitzgerald, T.A. Graves, Y. Gu, P. Heath, A. Heger, E. Karakoc, A. Kolb-Kokocinski, G.K. Laird, G. Lunter, S. Meader, M. Mort, J.C. Mullikin, K. Munch, T.D. O’Connor, A.D. Phillips, J. Prado-Martinez, A.S. Rogers, S. Sajjadian, D. Schmidt, K. Shaw, J.T. Simpson, P.D. Stenson, D.J. Turner, L. Vigilant, A.J. Vilella, W. Whitener, B. Zhu,

- D.N. Cooper, P. de Jong, E.T. Dermitzakis, E.E. Eichler, P. Flicek, N. Goldman, N.I. Mundy, Z. Ning, D.T. Odom, C.P. Ponting, M.A. Quail, O.A. Ryder, S.M. Searle, W.C. Warren, R.K. Wilson, M.H. Schierup, J. Rogers, C. Tyler-Smith, and R. Durbin. 2012. Insights into hominid evolution from the gorilla genome sequence. *Nature*. 483:169–175.
- Schnell, A.K., P. Amodio, M. Boeckle, and N.S. Clayton. 2021a. How intelligent is a cephalopod? Lessons from comparative cognition. *Biol Rev Camb Philos Soc*. 96:162–178.
- Schnell, A.K., M. Boeckle, M. Rivera, N.S. Clayton, and R.T. Hanlon. 2021b. Cuttlefish exert self-control in a delay of gratification task. *Proc Biol Sci*. 288:20203161.
- Schnell, A.K., and N.S. Clayton. 2019. Cephalopod cognition. *Curr Biol*. 29:R726–R732.
- Semendeferi, K., A. Lu, N. Schenker, and H. Damasio. 2002. Humans and great apes share a large frontal cortex. *Nat Neurosci*. 5:272–276.
- Shomrat, T., I. Zarrella, G. Fiorito, and B. Hochner. 2008. The octopus vertical lobe modulates short-term learning rate and uses LTP to acquire long-term memory. *Curr Biol*. 18:337–342.
- Sousa, A.M.M., K.A. Meyer, G. Santpere, F.O. Gulden, and N. Sestan. 2017. Evolution of the Human Nervous System Function, Structure, and Development. *Cell*. 170:226–247.
- Stacho, M., C. Herold, N. Rook, H. Wagner, M. Axer, K. Amunts, and O. Güntürkün. 2020. A cortex-like canonical circuit in the avian forebrain. *Science*. 369.
- Strausfeld, N.J., and F. Hirth. 2013. Deep homology of arthropod central complex and vertebrate basal ganglia. *Science*. 340:157–161.
- Trembley, A. 1744. Mémoires pour servir à l’histoire d’un genre de polypes d’eau douce à bras en forme de cornes. J.& H. Verbeek, Leide.
- Wanninger, A., and T. Wollesen. 2018. The evolution of molluscs. *Biol Rev Camb Philos Soc*.
- Watanabe, H., T. Fujisawa, and T.W. Holstein. 2009. Cnidarians and the evolutionary origin of the nervous system. *Dev Growth Differ*. 51:167–183.
- Wehner, R., and R. Menzel. 1969. Homing in the ant *Cataglyphis bicolor*. *Science*. 164:192–194.
- Young, J.Z., J.Z. Young, and B.B. Boycott. 1971. The Anatomy of the Nervous System of *Octopus Vulgaris*. Clarendon Press.

Über den Autor

Thomas W. Holstein hat nach dem Studium der Biologie an der Universität Wien (Dr. phil.) und seiner Assistenzzeit in Zürich und München 1991 an der Universität München habilitiert (Dr. rer.nat. habil.). Er hatte Professuren an der Universität Frankfurt (1993–1998) und der Technischen Universität Darmstadt (1998–2004), bevor er 2004 an die Universität Heidelberg kam, wo er seitdem lehrt und forscht. Er hatte Rufe an die Universitäten Karlsruhe und Wien und war u. a. Fellow am Heidelberger Marsilius-Kolleg (2011–2014), Präsident der Heidelberger Akademie der Wissenschaften (2015–2020) und Sprecher des SFB 1324 der DFG (2017–2021). Sein Arbeitsgebiet ist die molekulare Zell- und Entwicklungsbiologie mit einem Fokus auf evolutionsbiologischen Fragen. Mit seiner Arbeitsgruppe arbeitet er zu den Stammzellen und dem Nervensystem des Süßwasserpolyphen *Hydra* und der Seeanemone *Nematostella*.

Korrespondenzadresse:

Prof. Dr. Thomas W. Holstein
Centre for Organismal Studies
Universität Heidelberg
Im Neuenheimer Feld 230
69120 Heidelberg

E-Mail: holstein@uni-heidelberg.de

Homepage:

<https://www.cos.uni-heidelberg.de/index.php/t.holstein?l=#>