

## Neuronale Synchronisation und Wahrnehmungsbewusstsein

Andreas K. Engel

In den Bereichen der Wissenschaft, die sich mit Wahrnehmung und Bewusstsein beschäftigen, verschieben sich gegenwärtig die Fronten. Klassischerweise als Gegenstand von Geistes- und Sozialwissenschaften betrachtet, wecken mentale Prozesse zunehmend das Interesse der Naturwissenschaftler. Im Bereich der Kognitionswissenschaft (einem interdisziplinären Verbund aus Hirnforschung, Kognitionspsychologie, Philosophie, Neuroinformatik und KI-Forschung) gelten Denken, Vorstellen, Fühlen und bewusstes Erleben heute als empirisch erforschbar und naturwissenschaftlich erklärbar.

In den klassischen philosophischen Systemen der Neuzeit wurde das Problem des Bewusstseins mit größtem Respekt behandelt. Seit Descartes galt Bewusstsein als das konstitutive Merkmal der menschlichen Natur schlechthin. Aufgrund der vorherrschenden dualistischen Intuitionen glaubte man, dass Bewusstsein – wie Geistiges ganz allgemein – jeder naturalistischen Reduktion unzugänglich sei. Die heute nicht mehr völlig utopisch erscheinende Idee, dass künstliche, vom Menschen konstruierte Systeme eines Tages auch eine für die Zuschreibung bewusster innerer Zustände hinreichende Komplexität erreichen könnten, wäre als absurd empfunden worden.

Selbst bei den entschieden materialistisch denkenden Urvätern der modernen Medizin wurden Bewusstsein und subjektives Erleben daher als naturwissenschaftlich unerklärbar ausgeklammert. Bekanntes Beispiel hierfür ist Emil Du Bois-Reymond, der Berliner Physiologe und Mitbegründer der modernen Elektrophysiologie, der in einer 1872 gehaltenen Rede jenes berühmte Verdikt des »Ignorabimus« formulierte:

»Dies Neue, Unbegreifliche ist das Bewusstsein. Ich werde jetzt, wie ich glaube, in sehr zwingender Weise dartun, dass nicht alleine bei dem heutigen Stand unserer Kenntnis das Bewusstsein aus seinen materiellen Bedingungen nicht erklärbar ist, was wohl jeder zugibt, sondern auch, dass es

der Natur der Dinge nach aus diesen Bedingungen nicht erklärbar sein wird. [...] Welche denkbare Verbindung besteht zwischen bestimmten Bewegungen bestimmter Atome in meinem Gehirn einerseits, andererseits den für mich ursprünglichen, nicht weiter definierbaren, nicht wegzuleugnenden Tatsachen: »Ich fühle Schmerz, fühle Lust; ich schmecke Süßes, rieche Rosenduft, höre Orgelton, sehe Rot« und der ebenso unmittelbar daraus fließenden Gewissheit: »Also bin ich?« [...] Es ist in keiner Weise einzusehen, wie aus ihrem [der Atome] Zusammensein Bewusstsein entstehen könnte« (ebd.: 71).

Die heutigen Vertreter der Kognitionswissenschaft beurteilen die Lage wesentlich optimistischer. Sie stufen Bewusstsein und die ihm assoziierten Phänomene als wissenschaftlich relevanten Erkenntnisgegenstand und als prinzipiell empirisch erklärbar ein (so etwa Crick/Koch 1990). Hierdurch unterscheidet sich die Kognitionswissenschaft im Übrigen auch von den behavioristischen Strömungen des frühen zwanzigsten Jahrhunderts, die das mentale Innenleben eines Organismus als irrelevant für die Verhaltensklärung betrachteten.

Die seit den frühen siebziger Jahren entwickelten Ideen unterscheiden sich grundlegend von den klassischen »mentalistischen« Paradigmen in der Philosophie. Bewusstsein wird nun als ein Prozess (oder eine Klasse von Prozessen) betrachtet, der eine Funktion für die mit ihm ausgestatteten Organismen besitzt und im Rahmen der biologischen Evolution entsteht. Darüber hinaus werden Geist und Bewusstsein nun nicht mehr als Leistungen aufgefasst, die den Menschen von anderen Lebewesen fundamental unterscheiden, sondern es wird zunehmend die evolutionäre Kontinuität der Bewusstseinsentwicklung betont. Klassische Bewusstseinstheorien befassten sich vorrangig mit komplexen Erscheinungsformen des subjektiven Erlebens, wie dem Selbstbewusstsein und seiner Beziehung zu Verstand und Vernunft. Im Gegensatz hierzu werden in der aktuellen Forschung – und hier besonders in der Neuropsychologie und Neurobiologie – auch elementare Bewusstseinsformen betrachtet (wie etwa primäres Wahrnehmungsbewusstsein), die der Mensch aller Wahrscheinlichkeit nach mit anderen Säugetieren gemeinsam hat. Der wichtigste Unterschied zu klassischen Anschauungen besteht aber – wie schon angedeutet – darin, dass nun nach den biologischen Wurzeln mentaler Vorgänge gesucht wird und sich damit eine naturwissenschaftliche Theorie des Bewusstseins zu entwickeln beginnt (vgl. Metzinger 1995).

Die neuen Entwicklungen der Hirnforschung geben Anlass zu der Hoffnung, dass sich die neuronalen Korrelate von Bewusstseinsvorgängen in absehbarer Zeit identifizieren lassen, und dass Du Bois-Reymond somit nicht das letzte Wort behalten wird. Bei der Mehrzahl der Forschenden verliert die mit dem »Ignorabimus« formulierte Intuition an Boden, dass es eine unüberwindbare »Erklärungslücke« (Levine 1983) zwischen dem Mentalen und dem Physischen gebe. Es sei allerdings betont, dass die Kognitionswissenschaftler – im Gegensatz zu den Behavioristen – die subjektive, »phänomenale« Seite des Bewusstseins nicht aus ihrer Theorie verbannen wollen. Vielmehr sollen diese Aspekte im kognitionswissenschaftlichen Ansatz explizit mit berücksichtigt werden (vgl. Metzinger 1995). Ob es allerdings gelingen wird, die Brücke zwischen den objektiven Beschreibungen aus der »Perspektive der Dritten Person« mit den Beschreibungen der Phänomene aus der »Ersten-Person-Perspektive« zu schlagen, bleibt für die Zukunft abzuwarten. Im Folgenden soll am Beispiel eines neurobiologischen Forschungsansatzes deutlich gemacht werden, wie die Kognitionswissenschaft sich heute dem Problem des Bewusstseins zu nähern versucht.

## 1. Bewusstsein als Integrationsproblem

In der Debatte um die neuronalen Grundlagen von Bewusstsein rückt in den letzten Jahren zunehmend die Annahme in den Mittelpunkt, dass Bewusstsein als ein integrativer Prozess betrachtet werden muss. Dies wird besonders deutlich, wenn man den Fall des Wahrnehmungsbewusstseins betrachtet. Eine Leistung, die unser Gehirn ständig erbringen muss, besteht in der Integration von Sinnesdaten zu kohärenten Wahrnehmungseindrücken. Eine solche Integrationsfähigkeit ist die Voraussetzung dafür, dass wir Objekte und Ereignisse in unserer Umwelt voneinander unterscheiden und klassifizieren können. Hierzu müssen die von den Sinnesorganen aufgenommenen Signale einem Ordnungs- und Strukturierungsprozess unterworfen werden, in dem elementare Sinnesdaten in gestalthafte Kontexte eingebettet und mit Bedeutung versehen werden (Singer et al. 1997; Engel et al. 2001). Ohne diese von den Sinnessystemen geleistete Integration bliebe unsere Wahrnehmungswelt eine Anhäufung bedeutungsloser Farbflecke, Ge-

räusche und Gerüche, ein unübersichtlicher Wirrwarr von Sinnesindrücken – dem vergleichbar, was man beim Blick in ein Kaleidoskop sieht. Obwohl die Bedeutung solcher Integrationsprozesse in der Wahrnehmungspsychologie schon sehr lange bekannt ist, wissen wir bis heute nur relativ wenig über deren physiologische Grundlagen. Erst in jüngster Zeit konzentriert sich die Hirnforschung verstärkt auf die Frage, durch welche Mechanismen integrative Prozesse wie Gestaltbildung und Figur-Grund-Trennung auf der biologischen Ebene realisiert werden, die dann die Entstehung bewusster Wahrnehmungseindrücke ermöglichen.

Auf der physiologischen Ebene ist die Integration, die der bewussten Wahrnehmung von Reizen zugrunde liegt, schwer zu verstehen. Dies liegt unter anderem daran, dass die an der Wahrnehmung von Objekten jeweils beteiligten Nervenzellen nicht in einem eingegrenzten Hirnareal aufzufinden, sondern über sehr ausgedehnte Hirnbereiche verteilt sind. Dies lässt sich am Beispiel des Sehsystems paradigmatisch verdeutlichen. Wie man heute weiß, zeichnet sich das Sehsystem durch eine hochgradig parallele Architektur aus (Felleman/Van Essen 1991). Aus zahlreichen Untersuchungen geht hervor, dass verschiedene Klassen von Objektmerkmalen in unterschiedlichen Arealen der Hirnrinde analysiert werden, die verschiedene Merkmalsdimensionen – wie etwa Farbe, Form oder Bewegung – repräsentieren. So lassen sich beispielsweise bei Rhesusaffen schon mehr als 30 visuelle Areale identifizieren, in denen sich Neurone mit sehr unterschiedlichen Antworteigenschaften befinden. Bei Katzen sind ebenfalls inzwischen fast 20 visuelle Areale bekannt, die sich in den Antworteigenschaften ihrer Neurone zum Teil erheblich unterscheiden. Diese Befunde belegen, dass Objekte nicht durch die Aktivität einzelner oder sehr weniger Neurone in der Hirnrinde repräsentiert werden, sondern durch ausgedehnte und über weite Bereiche verteilte Neuronenverbände – so genannte *Assemblies*. Damit wird freilich deutlich, dass es hier tatsächlich ein Integrationsproblem oder – wie man auch sagt – ein Bindungsproblem gibt. Es stellt sich nämlich die Frage, auf welche Weise eine große Anzahl von räumlich verteilten Neuronen zu solchen *Assemblies* – und damit zu kohärenten Objektrepräsentationen – zusammengefasst wird. Dies muss erklärt werden, um zu verstehen, wie gestalthaft organisierte bewusste Wahrnehmungseindrücke und damit letztlich die Einheit des Bewusstseins zustande kommen können. Aus neurobiologischer Sicht

wären damit Mechanismen, die solche »Bindungsprobleme« physiologisch lösen, eine der kritischen Voraussetzungen für die Entstehung von Bewusstsein (Crick/Koch 1990; v.d. Malsburg 1997; Engel et al. 1999; Engel/Singer 2001).

Die Diskussion der Bewusstseinsthematik wird sich im Folgenden auf einen elementaren Aspekt beschränken, nämlich das primäre Wahrnehmungsbewusstsein. Dieser in der angelsächsischen Debatte üblicherweise als *awareness* bezeichnete Aspekt stellt eine frühe – vor-sprachliche und vorbegriffliche – Verarbeitungsstufe dar, auf der sich das »Gewahr-werden« sensorischer Qualitäten abspielt. Dieses »sensorische Gewahr-werden« stellt möglicherweise diejenige Bewusstseinsleistung dar, die am leichtesten der experimentellen Untersuchung und der theoretischen Erklärung zugänglich ist. Darüber hinaus kann kaum ein vernünftiger Zweifel daran bestehen, dass wir diese primäre Bewusstseinsstufe mit zahlreichen anderen Tierarten (mindestens mit allen anderen Säugetieren) gemeinsam haben. Es ist aus diesem Grunde auch nicht abwegig, auf Tierversuche zur experimentellen Erfassung dieses Phänomens zurückzugreifen – was allerdings bei höher stufigen Bewusstseinsaspekten nur von eingeschränktem Nutzen sein dürfte (insbesondere natürlich bei solchen, die an die Ebene der Sprache und an ein komplexes Selbstbewusstsein gebunden sind).

Weitgehende Einigkeit besteht gegenwärtig darüber, dass für das Auftreten von Wahrnehmungsbewusstsein in der hier gemeinten Form mindestens vier physiologische Voraussetzungen erfüllt sein müssen. Erstens ist hierfür *Wachheit* (Vigilanz) erforderlich – das Gehirn muss ein hinreichendes allgemeines Aktivierungsniveau aufweisen und darf sich beispielsweise nicht im Tiefschlaf befinden. Da bewusste mentale Zustände in der Regel einen Gehalt haben (Bewusstsein ist immer Bewusstsein »von etwas«), muss es zweitens eine Vorverarbeitung sensorischer Signale geben, die zu strukturierten und *kohärenten sensorischen Repräsentationen* führt. Drittens ist *Selektion* erforderlich, das heißt, es muss eine Auswahl besonders relevanter sensorischer Daten stattfinden. Diese Selektion, die zum Beispiel in Form von Aufmerksamkeitsprozessen realisiert sein kann, führt dann dazu, dass bestimmte Teilmengen neuronaler Signale besonders effizient im System weiter verbreitet und von anderen Hirnbereichen analysiert werden. Viertens ist für das Auftreten bewusster phänomenaler Zustände sehr wahrscheinlich ein funktionierendes *Arbeitsgedächtnis* unabding-

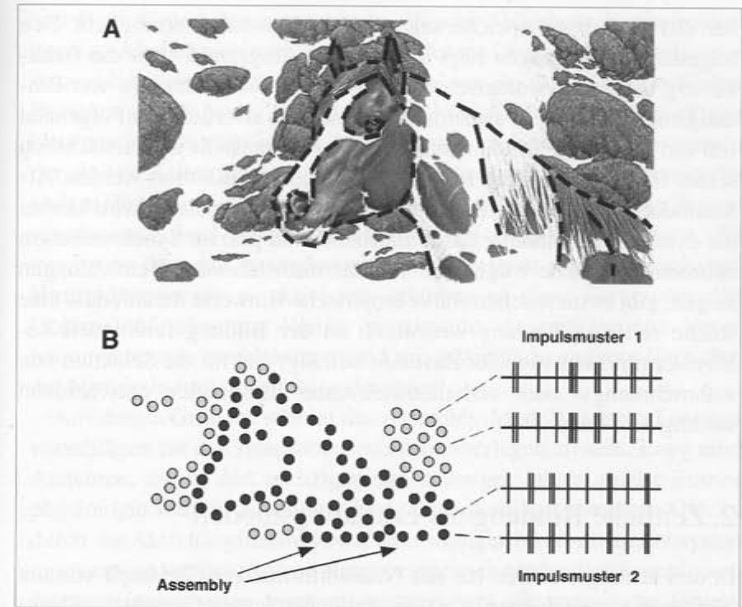


Abb. 1: Lösung des Bindungsproblems durch neuronale Synchronisation am Beispiel einer visuellen Szene (A). Die Bindung von Objektmerkmalen erfolgt durch zeitliche Korrelation zwischen den neuronalen Antworten (B). Das *Assembly*-Modell nimmt an, dass Objekte im visuellen Kortex durch Verbände von synchron aktiven Neuronen repräsentiert werden. Im hier gezeigten Fall – durch offene und gefüllte Symbole angedeutet – würden das Pferd und Bestandteile des Bildhintergrunds durch verschiedene *Assemblies* neuronal dargestellt. Diese *Assemblies* bestehen aus Neuronen, die elementare Objektmerkmale, wie etwa die Orientierung von Kontursegmenten (hervorgehoben in A), detektieren. Die Zusammengehörigkeit der Merkmale wird dabei durch die zeitliche Korrelation zwischen den Neuronen eines *Assembly*s kodiert (Impulsmuster 1, Impulsmuster 2). Diejenigen Neurone, die zum selben Zellverband gehören, erzeugen nach der Zeitkodierungshypothese ihre Impulse – die durch senkrechte Striche angedeutet sind – jeweils synchron. Zwischen den beiden *Assemblies* besteht keine feste zeitliche Beziehung.

bar, das die Kurzzeitspeicherung von Erlebnisinhalten ermöglicht. Den folgenden Erörterungen liegt die Annahme zugrunde, dass die Realisierung dieser physiologischen Prozesse das Vorhandensein von Bindungsmechanismen in sensorischen Systemen erfordert. Im Folgenden soll ein möglicher Bindungsmechanismus vorgestellt und hinsichtlich seiner Bedeutung für die Bewusstseinsthematik diskutiert werden. Als Kandidat für die Lösung der angesprochenen Teilprobleme wird hierbei die dynamische Bindung durch transiente und präzise Synchronisation neuronaler Impulse vorgestellt. Wie die nachstehenden Betrachtungen zeigen, gibt es inzwischen starke empirische Hinweise darauf, dass eine solche *zeitliche Bindung* wesentlich an der Bildung funktionell kohärenter repräsentationaler Zustände beteiligt und für die Selektion von wahrnehmungs- oder verhaltensrelevanter Information entscheidend wichtig sein kann.

## 2. Zeitliche Bindung als Erklärungsmodell

In den achtziger Jahren hat der Neuroinformatiker Christoph von der Malsburg vorgeschlagen, dass ein zeitlicher Integrationsmechanismus die Lösung für das beschriebene Bindungsproblem sein könnte (1981). Sein Erklärungsvorschlag lautet, dass die von einem gesehenen Objekt aktivierten Neurone durch eine Synchronisation ihrer Impulse zu *Assemblies* zusammengeschlossen werden könnten (siehe Abbildung 1). Die zeitliche Korrelation zwischen den neuronalen Impulsen sollten dabei – so seine Hypothese – die Genauigkeit von wenigen Tausendstel Sekunden aufweisen. Somit wäre also das synchrone Feuern der Hirnrindenneurone Ursache für die ganzheitliche Struktur unserer Wahrnehmungen – etwa für die Gestaltnatur der visuellen Eindrücke. Die zeitlichen Korrelationen würden nämlich – wenn das Modell zutrifft – die Zusammengehörigkeit der Merkmale eines Objektes repräsentieren und wären auf diese Weise für die Erzeugung eines kohärenten Perzepts von entscheidender Bedeutung.

Aus dieser Überlegung folgt nun im Umkehrschluss, dass sich zwischen den Impulsen von Neuronen, die verschiedene Objekte der Außenwelt repräsentieren, keine solchen zeitlichen Korrelationen finden lassen sollten. Träfe diese Vermutung zu, dann könnte das Hirn die Desynchronisation verschiedener *Assemblies* für eine Segmentierung

und Figur-Grund-Trennung nutzen. Wie in Abbildung 1 schematisch gezeigt, blieben mehrere – verschiedenen Objekten zugeordnete – *Assemblies* tatsächlich unterscheidbar, da ja durch die zeitlichen Beziehungen eindeutig festgelegt wäre, welche Teilmenge der aktiven Neurone jeweils zum selben *Assembly* gehört. Und das Gesamtmuster der aktiven Zellen im visuellen System würde auf diese Weise eine für andere Hirnregionen lesbare Struktur erhalten, die die separate Weiterverarbeitung von zusammengehöriger Information ermöglicht. Da synchrone Aktivität besonders gut dazu geeignet ist, nachgeschaltete Hirnrindenneurone zu aktivieren, erlauben es diese Zeitmuster dem Gehirn auf elegante Weise, bestimmte *Assemblies* im Verarbeitungsprozess zu selektieren und mit Aktivität in anderen Bereichen der Hirnrinde funktionell zu verknüpfen.

Aus diesen Gründen scheint das Assembly-Modell anderen Lösungsvorschlägen für das Integrationsproblem überlegen zu sein. Etwa einer Annahme, die in den sechziger und siebziger Jahren in der Sinnesphysiologie weithin Beachtung fand. Danach sollten komplexe Objekte durch die Aktivität einzelner oder sehr weniger Neurone im Sehsystem repräsentiert werden. Solche Neurone, die außerordentlich komplizierte Antworteigenschaften besitzen müssten, um als spezifische Objektdetektoren zu dienen, könnten im Prinzip durch konvergente Verschaltung in den visuellen Verarbeitungswegen entstehen. Diese Art der Objektrepräsentation hätte allerdings den entscheidenden Nachteil, dass es für jedes nur denkbare Objekt, das möglicherweise irgendwann zu sehen wäre, neuer Zellen in der Sehrinde bedürfte und die Zahl der Neurone, die für eine angemessene Repräsentation einer hoch komplexen Umwelt erforderlich wären, unendlich groß werden müsste. Das Assembly-Modell vermeidet dieses Dilemma, da sich hier im Prinzip dieselben Hirnrindenneurone durch bloße Änderung der Zeitbeziehungen zu neuen repräsentationalen Mustern kombinieren können.

Die kalifornischen Wissenschaftler Francis Crick und Christof Koch waren die ersten, die Anfang der neunziger Jahre vorschlugen, dass dieses Modell in der Diskussion um die neuronalen Korrelate von Bewusstseinsprozessen Anwendung finden könnte. Sie postulierten einen engen Zusammenhang zwischen der Bindung sensorischer Antworten und ihrem Zugang zum Wahrnehmungsbewusstsein (1990). Ihrer Hypothese zufolge sollten nur diejenigen Information, die durch besonders stark synchronisierte *Assemblies* kodiert würden, über den Weg

des Arbeitsgedächtnisses ins Bewusstsein gelangen. Zum Zeitpunkt ihrer Publikation wirkte diese von Crick und Koch vorgetragene Spekulation provokativ, da damals keinerlei empirische Befunde zu ihrer Untermauerung vorlagen. Inzwischen liegen jedoch experimentelle Ergebnisse vor, die die Crick-Koch-Hypothese zumindest in einem plausiblen Licht erscheinen lassen.

#### *Experimentelle Belege für zeitliche Bindung im Gehirn*

In zahlreichen Arbeiten wurde inzwischen nachgewiesen, dass die Neurone des Sehsystems tatsächlich ihre Aktionspotenziale – also die elektrischen Impulse, die sie bei visueller Reizung erzeugen – präzise im Millisekundenbereich synchronisieren können (zur Übersicht siehe Singer et al. 1997; Engel et al. 2001). Zudem weisen viele Forschungsergebnisse darauf hin, dass diese zeitlichen Korrelationen tatsächlich bedeutsam für die perzeptive Integration und somit für die Segmentierungsleistungen des Sehsystems sind. Entsprechende Versuche wurden vor allem am Sehsystem von Katzen und Affen gemacht. Diese Ergebnisse können aber sehr wahrscheinlich auf das menschliche Gehirn übertragen werden, da sich hier durch Messung von Hirnströmen mit Hilfe des EEG (Elektroenzephalogramms) ähnliche Synchronisationsphänomene nachweisen ließen (siehe z.B. Herrmann et al. 2004).

Wesentliche Voraussagen des Assembly-Modells konnten in den vergangenen Jahren experimentell bestätigt werden (Eckhorn et al. 1988; Gray et al. 1989). Am Sehsystem von Katzen und Affen zeigte sich, dass Neurone innerhalb einzelner kortikaler Areale ihre Aktionspotenziale synchronisieren können. Zudem konnte nachgewiesen werden, dass eine solche zeitliche Korrelation auch über die Grenzen einzelner visueller Areale hinweg auftritt und sogar zwischen Arealen verschiedener Hirnhälften zu finden ist (Engel et al. 1991a). Insgesamt legen die bislang erzielten Ergebnisse den Schluss nahe, dass die Zellen im visuellen Kortex tatsächlich durch Synchronisation zu Assemblies zusammengefasst werden. Da nun diese Neurone jeweils nur im Bereich ihrer rezeptiven Felder auf lokale Objektmerkmale reagieren, könnte diese Synchronisation tatsächlich die Merkmalsbindung vermitteln, denn in einem solchen Synchronisationsprozess

werden Informationen über verschiedene Stellen im Gesichtsfeld integriert.

Wesentlich ist darüber hinaus der Nachweis, dass diese zeitlichen Korrelationen nicht in immer gleicher Weise auftreten, sondern durch die Konfiguration der gezeigten visuellen Reize beeinflussbar sind (Gray et al. 1989; Engel et al. 1991b; Kreiter/Singer 1996). Das Assembly-Modell sagt voraus, dass die Neurone nur dann synchron aktiv sein sollten, wenn sie tatsächlich an der Repräsentation desselben Objekts beteiligt sind. Physiologische Untersuchungen bestätigen diese Annahme: Die neuronalen Impulse im visuellen Kortex sind nur dann stark korreliert, wenn die Zellen tatsächlich auf dasselbe Objekt antworten. Werden die Neurone dagegen durch verschiedene Reize aktiviert, so wird die zeitliche Kopplung schwächer oder verschwindet sogar vollständig – ein Beleg dafür, dass die Synchronisation im visuellen Kortex tatsächlich von der Konfiguration der gezeigten Reize abhängt. Diese Ergebnisse machen es sehr wahrscheinlich, dass die Synchronisation die Grundlage für einen dynamischen Bindungsprozess ist, der die Bildung von Assemblies – und damit die Integration visueller Information – in flexibler Weise ermöglicht.

Von besonderem Interesse ist natürlich die Frage, ob die beobachteten Synchronisationsphänomene tatsächlich funktionell relevant sind, denn die erwähnten Experimente belegen lediglich, dass im Sehsystem die Voraussetzungen für die Etablierung zeitlicher Bindungen gegeben sind. Sie liefern aber noch keinen Beweis dafür, dass den zeitlichen Korrelationen kausale Relevanz zukommt und dass sie vom Gehirn in der Weise genutzt werden, wie es das Assembly-Modell vorhersagt. Inzwischen gibt es jedoch viele Hinweise darauf, dass die Synchronisation in der Sehrinde mit den Wahrnehmungsleistungen der Tiere korreliert und zeitliche Beziehungen zwischen neuronalen Impulsen Bedingung für die Entstehung kohärenter Wahrnehmungseindrücke sind.

Hierfür sprechen zum Beispiel Ergebnisse aus Untersuchungen, die an Katzen mit einer Fehlstellung der Augen durchgeführt wurden. Menschen und Tiere bevorzugen bei einer bestimmten Störung – dem konvergenten Schielen – häufig eines der beiden Augen für das aktive Sehen. Die Wahrnehmung durch das andere Auge wird dagegen mehr oder weniger dauerhaft unterdrückt, was zu einer Störung führt, die als Schielamblyopie bezeichnet wird. Zu den

Symptomen dieser Krankheit gehören unter anderem eine herabgesetzte Sehschärfe des betroffenen Auges, räumliche Verzerrungen des subjektiven Wahrnehmungsbildes sowie charakteristische Störungen der Mustererkennung, die besonders bei der Betrachtung feiner Details auftreten.

Zumindest einige dieser Defizite lassen sich als Ausdruck einer gestörten Gestaltbildung interpretieren und deuten auf eine Beeinträchtigung neuronaler Bindungsmechanismen hin. Physiologische Untersuchungen an der Hirnrinde von Katzen mit Schielamblyopie ergaben, dass diese Defizite tatsächlich auf eine Störung der intrakortikalen Synchronisation zurückgehen (Roelfsema et al. 1994). Hinsichtlich der Synchronisation fanden sich deutliche Unterschiede zwischen Zellen, die vom normalen Auge innerviert werden, und Neuronen, die Eingänge vom amblyopen Auge erhalten. Zwischen letzteren finden sich nur sehr selten zeitliche Korrelationen. Die Antworten von Neuronen, die vom nichtamblyopen Auge aktiviert werden, zeigen dagegen eine normale Synchronisation. Daraus lässt sich schließen, dass das bei Schielenden auftretende Wahrnehmungsdefizit in der Tat mit einer selektiven Störung der intrakortikalen Synchronisation einhergeht. Dies belegt wiederum auf indirekte Weise, dass die oben beschriebenen zeitlichen Muster für den Aufbau normaler Objektrepräsentationen notwendig und damit für die perzeptive Integration funktionell relevant sind.

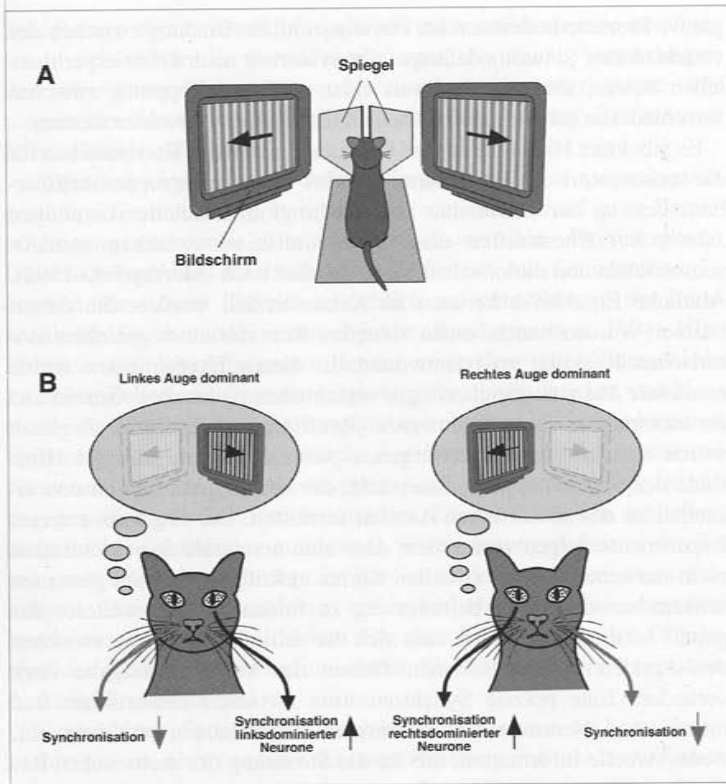
Vergleichbare Synchronisationsphänomene konnten auch in Untersuchungen an nichtvisuellen Sinnesmodalitäten und am motorischen System nachgewiesen werden. So ist etwa im Riechsystem eine präzise neuronale Synchronisation bereits für eine ganze Reihe verschiedener Tierarten nachgewiesen worden (Laurent 1996). Ähnliches gilt für das Hörsystem, wo in Tierexperimenten ebenfalls zeitliche Korrelationen gefunden wurden (deCharms/Merzenich 1996). In der menschlichen Hörrinde wurden entsprechende Synchronisationsphänomene mit Hilfe elektro- und magnetoenzephalographischer Methoden beobachtet. Für das somatosensorische System, das den Tastsinn vermittelt, wurde die Möglichkeit präziser neuronaler Synchronisation ebenfalls im Tierversuch aufgezeigt (Murthy/Fetz 1992). Diese Vielfalt gleichlautender Ergebnisse spricht dafür, dass die Etablierung zeitlicher Bindungen in allen sensorischen Systemen möglich ist – was wiederum die Vermutung nahe legt, dass die neuronale Synchronisation ganz generell für inte-

grative Prozesse bedeutsam ist. Für eine zeitliche Bindung zwischen den verschiedenen Sinnesmodalitäten gibt es derzeit noch keine experimentellen Belege, aber der Nachweis einer zeitlichen Kopplung zwischen verschiedenen sensorischen Systemen darf in Kürze erwartet werden.

Es gibt klare Hinweise auf die Bedeutung zeitlicher Korrelationen für die sensomotorische Integration. So wies die Arbeitsgruppe um Eberhard Fetz an der Universität von Washington in Seattle vor einigen Jahren bei Rhesusaffen eine Synchronisation zwischen somatosensorischen und motorischen Kortextarealen nach (Murthy/Fetz 1992). Ähnliche Ergebnisse konnten an Katzen erzielt werden, die darauf trainiert worden waren, einen visuellen Reiz mit einer gezielten motorischen Reaktion zu beantworten. In diesen Experimenten wurde neuronale Aktivität gleichzeitig in verschiedenen visuellen Arealen und im motorischen Kortex gemessen (Roelfsema et al. 1997). Zugleich wurde auch der dazwischenliegende parietale Kortex, also die Hirnrinde des Scheitellappens, untersucht, der den Signalfluss von den visuellen zu den motorischen Arealen vermittelt. Die Ergebnisse dieser Experimente zeigen zum einen, dass eine neuronale Synchronisation nicht nur innerhalb des visuellen Kortex auftritt, sondern im gesamten sensomotorischen Verarbeitungsweg zu finden ist. Ein weiteres Ergebnis ist die Entdeckung, dass sich die zeitliche Kopplung zwischen den Arealen in verschiedenen Phasen der Verhaltensaufgabe stark verändert. Eine präzise Synchronisation zwischen sensorischen und motorischen Neuronen trat in unseren Experimenten nur dann auf, wenn visuelle Information, die für die Steuerung der motorischen Reaktion relevant war, mit erhöhter Aufmerksamkeit verarbeitet wurde. Auch diese Befunde deuten darauf hin, dass neuronale Synchronisation tatsächlich eine Rolle für die sensomotorische Integration spielt und für die selektive Koordination sensorischer und motorischer Verhaltensaspekte wesentlich sein könnte.

### 3. Synchronisation und Wahrnehmungsbewusstsein

Die im vorigen Abschnitt beschriebenen Untersuchungen machen es sehr wahrscheinlich, dass der vom Assembly-Modell postulierte zeitliche Bindungsmechanismus im Gehirn tatsächlich existiert. Die bisher vorliegenden Ergebnisse sprechen dafür, dass die Fähigkeit zur Ge-



nerierung interner zeitlicher Bindungen das integrative Prinzip ist, das es dem Gehirn ermöglicht, kohärente Perzepte aus dem durch die Sinne aufgenommenen Material zu konstruieren.

Eine Relevanz synchroner Aktivität für die Entstehung von Wahrnehmungsbewusstsein wird durch Experimente nahe gelegt, in denen das Synchronisationsverhalten neuronaler Assemblies mit dem Paradigma des binokulären Wettstreits untersucht wurde (Fries et al. 1997, 2002). Binokulärer Wettstreit stellt einen für die hier diskutierte Problematik besonders aufschlussreichen Fall dynamischer Antwortselektion dar. Ein solcher Wettstreit tritt dann auf, wenn den beiden Augen inkompatible visuelle Reize angeboten werden, die nicht zu einem einzelnen kohärenten Perzept verschmolzen werden können.

Abb. 2: Neuronale Synchronisation bei binokulärem Wettstreit. Um binokulären Wettstreit zu induzieren, werden zwei Spiegel vor den Augen des Versuchstieres platziert, sodass die Augen mit unterschiedlichen Mustern gereizt werden, die auf zwei Monitoren dargeboten werden (A). Bei dieser Art der Reizung nimmt die Katze abwechselnd das linke und das rechte Streifenmuster wahr. Entscheidend ist, dass es zu einem Wechsel des subjektiven Perzepts kommt, obwohl beide Reizmuster ohne Unterbrechung dargeboten werden. Dem Versuchstier wurden Elektroden in der Sehrinde chronisch implantiert, sodass die neuronale Aktivität – für das Tier schmerzfrei – im Wachzustand registriert werden kann. Eine schematische Darstellung (B) verdeutlicht das experimentelle Ergebnis. Es lassen sich in diesem Paradigma zwei perzeptive Zustände unterscheiden: Einerseits gibt es Episoden, in denen das dem linken Auge gezeigte Muster unterdrückt wird (links). Dann gibt es Episoden, in denen der umgekehrte Effekt auftritt und das rechte Auge die Wahrnehmung dominiert (rechts). In solchen Episoden wurde die Aktivität von Neuronen untersucht, die vom linken oder vom rechten Auge aktiviert werden.

Diese widersprüchliche Situation löst das Hirn, indem es immer nur Information von einem Auge – dem gerade dominanten Auge – wahrnimmt. Die vom anderen Auge – dem gerade suppressierten Auge – kommenden Signale werden unterdrückt und stehen nicht für die Wahrnehmung und Verhaltenssteuerung zur Verfügung. Unter normalen Umständen kommt es – jeweils nach einigen Sekunden – zu einem Dominanzwechsel zwischen dem linken und dem rechten Auge. Dieses »Kippen« der Wahrnehmung ereignet sich im Regelfall ohne jede Veränderung der äußeren Reize. Just deshalb ist dieses Paradigma für die Diskussion um neuronale Korrelate von Bewusstseinsprozessen von besonderem Interesse: Es wird auf diese Weise möglich, die Effekte eines Reizes mit und ohne begleitendes Wahrnehmungsbewusstsein zu

vergleichen (Crick/Koch 1990). Die Verwendung dieses Paradigmas erlaubt es daher, die Mechanismen der perzeptiven Selektion, die den Zugang von Reizen zum Bewusstsein regeln, gezielt experimentell zu untersuchen.

In den Experimenten zum binokulären Wettstreit wurden wache Tiere mit chronisch implantierten Elektroden untersucht. Wie in Abbildung 2 dargestellt, wurden dem linken und rechten Auge der Katze gleichzeitig verschiedene Muster gezeigt. Die Messungen in der sich damit einstellenden Wettstreitsituation ergaben, dass kortikale Neurone, die den dominanten beziehungsweise supprimierten Reiz repräsentieren, sich deutlich in ihrer Synchronisation unterscheiden. Zellen, die das dominante Muster repräsentieren – also das Muster, das tatsächlich wahrgenommen wird –, verstärken ihre zeitliche Korrelation, während die Synchronisation zwischen den Neuronen, die das supprimierte Muster kodieren, abnimmt. Hinsichtlich ihres mittleren Aktivitätsniveaus unterschieden sich die beiden Gruppen von Neuronen jedoch nicht. Dies deutet darauf hin, dass hier die Stärke der neuronalen Synchronisation entscheidenden Einfluss darauf nimmt, welche Teilmengen der einlaufenden Signale weiter verarbeitet und damit für die bewusste Perzeption und die Verhaltenssteuerung relevant werden.

Die wichtigste Schlussfolgerung, die sich aus dem beschriebenen Experiment ergibt, ist die, dass möglicherweise nur stark synchronisierte neuronale Antworten zum Auftreten phänomenaler Zustände führen. Wie die Ergebnisse zeigen, ist die bloße Aktivierung merkmalsensitiver Neurone im visuellen Kortex als solche nicht ausreichend, um den Zugang der betreffenden Signale zum Bewusstsein sicherzustellen (wie gesagt, weisen die Neurone, die den supprimierten Reiz kodieren, genau die gleiche Antwortstärke auf wie die, die den selektierenden Reiz repräsentieren). Vielmehr scheint die Synchronisation der neuronalen Entladungen – und damit die Einbindung in kohärente Assemblies – entscheidend für die funktionelle Bedeutung der Neurone zu sein. In dieser Hinsicht stützen die beschriebenen Daten die bereits erwähnte Crick-Koch-Hypothese, dass neuronale Synchronisation eine Voraussetzung für die Entstehung von Wahrnehmungsbewusstsein darstellt.

### *Befunde zu Vigilanz und Aufmerksamkeit*

Die Befunde zur binokulären Rivalität stellen derzeit vermutlich die überzeugendsten Hinweise auf eine Beziehung zwischen neuronaler Synchronisation und Wahrnehmungsbewusstsein dar. In gleiche Richtung deuten eine Reihe weiterer Studien, die zeigen, dass die präzise Synchronisation kortikaler Neurone in Zuständen gesteigerter Wachheit (Vigilanz) oder erhöhter Aufmerksamkeit zunimmt. Hinweise auf eine Beziehung zwischen zeitlicher Bindung und Aufmerksamkeitssteuerung ergaben sich aus Arbeiten am Sehsystem von Rhesusaffen. Fries und seine Mitarbeiter (2001) führten Untersuchungen am visuellen Kortex von wachen Affen durch, in denen die Tiere darauf trainiert wurden, Hinweisreize zu beachten und ihre Aufmerksamkeit auf bestimmte Stellen im Gesichtsfeld zu richten. Wurden dann visuelle Stimuli am erwarteten Ort gezeigt, führte dies zu höherer neuronaler Synchronisation als eine vergleichbare Reizpräsentation an einer vom Tier nicht erwarteten Stelle im Sehraum. Diese Daten zeigen, dass aufmerksamkeitsbasierte Selektion von einer erhöhten Synchronisation in der betreffenden neuronalen Zellpopulation begleitet wird, und lassen die Vermutung zu, dass der Synchronisationsprozess selbst die Selektion der Signale mit ermöglicht.

Ähnliche Hinweise ergeben sich auch aus neuen Arbeiten an einer subkortikalen Struktur mit wichtigen integrativen Funktionen – dem *Colliculus superior*. Dieses Hirnstammzentrum ist in diesem Zusammenhang besonders interessant, da es sich einerseits um eine Struktur handelt, in der Information aus verschiedenen sensorischen Systemen integriert wird, und hier andererseits auch sensorische Signale mit motorischen Steuerungsbefehlen verknüpft werden. Der *Colliculus* erhält Eingänge aus den meisten Hirnrindenarealen, sodass fast alle sensorischen Modalitäten hier repräsentiert sind. Entscheidende Aufgabe dieser Struktur ist es, sensorische Signale aus der Hirnrinde quasi »auszulesen« und dann aufgrund dieser Information Orientierungsreaktionen zu steuern, also Augen- und Kopfbewegungen zu erzeugen. Neue Experimente deuten darauf hin, dass zeitliche Strukturen in der colliculären Aktivität eine wichtige Rolle für die Auswahl von Zielen für die Orientierungsreaktionen spielen, die von dieser Struktur gesteuert werden. Bei Katzen konnte gezeigt werden, dass Neurone des visuellen Kortex ihre Aktionspotenziale mit Zellen im *Colliculus*



synchronisieren und dass darüber hinaus auch im *Colliculus* selbst synchrone Aktivität durch kohärente visuelle Reize induziert werden kann (Brecht et al. 1999). Diese Ergebnisse lassen vermuten, dass die Ziele für Orientierungsreaktionen (in diesem Fall Augenbewegungen) im *Colliculus* durch Assemblies aus synchron aktiven Neuronen repräsentiert werden, und dass auch hier die Antwortselektion auf der Basis zeitlicher Korrelationen durchgeführt wird. Ein direkter Test dieser Annahme wurde an wachen Katzen durchgeführt, bei denen schwache elektrische Pulse synchron oder asynchron über Mikroelektroden im *Colliculus* appliziert wurden. Die Ergebnisse zeigen, dass schon sehr geringe relative Zeitverschiebungen (in der Größenordnung von wenigen Millisekunden) zwischen den aktivierten Zellpopulationen zu einer klaren Veränderung der erzeugten Augenbewegungen führen (Brecht et al. 2004), was dafür spricht, dass zeitliche Relationen hier in der Tat für die Antwortselektion und damit auch für die Steuerung von Aufmerksamkeit von großer Bedeutung sind.

Spezifische Veränderungen der neuronalen Synchronisation als Korrelate von Vigilanz und Aufmerksamkeit sind auch durch zahlreiche EEG- und MEG-(Magnetoenzephalographie-)Untersuchungen am Menschen belegt (zur Übersicht siehe z.B. Herrmann et al. 2004). Zum einen ist beschrieben, dass schnelle Hirnwellen (so genannte Gamma-Komponenten), die eine präzise neuronale Synchronisation reflektieren und im Wachzustand gut nachweisbar sind, in tiefer Narkose verschwinden (Schwender et al. 1994). EEG-Studien haben darüber hinaus bestätigt, dass erhöhte Wachheit und Aufmerksamkeit mit einer verstärkten Synchronisation im Gamma-Band einhergehen (Tallon-Baudry et al. 1997; Debener et al. 2003), und neuere Untersuchungen zeigen, dass eine Gamma-Synchronisation mit der bewussten Verarbeitung sensorischer Reize korreliert (Rodriguez et al. 1999). Insgesamt sprechen diese Daten dafür, dass erhöhte Vigilanz (als eine der Voraussetzungen für das Auftreten phänomenaler Zustände) und selektive Aufmerksamkeit (als eine besonders fokussierte Form des Wahrnehmungsbewusstseins) von einer erhöhten Synchronisation in den beteiligten neuronalen Populationen begleitet sind. Diese Ergebnisse stützen die Hypothese, dass zeitliche Bindung eine Voraussetzung für die bewusste Wahrnehmung darstellt, und sind damit komplementär zu den Schlussfolgerungen, die bereits aus dem oben beschriebenen Wettstreitexperiment gezogen wurden.

#### 4. Einwände und Gegenargumente

Gegen die hier angestellten Überlegungen sind verschiedentlich Einwände vorgetragen worden (z.B. Hardcastle 1999; Kurthen 1999). Diese sollen im Folgenden kurz zusammengefasst und diskutiert werden.

*Einwand 1: Die vorliegenden Daten können bestenfalls einen Beitrag zu einer Theorie bewussten Verhaltens liefern, aber nicht zu einer Erklärung der subjektiven Erlebnisaspekte von Bewusstsein. Physiologische Befunde können prinzipiell nichts zum Verständnis phänomenaler Zustände beitragen.*

Dieser Einwand wurde von Kurthen (1999) in einer kritischen Diskussion der oben zusammengefassten Daten formuliert. Kurthen betont die Unterscheidung zwischen »bewusstem Verhalten« und »Bewusstsein im engeren Sinne«. Ersteres ist aus der »Dritte-Person-Perspektive« zugänglich und umfasst Verhaltensmuster, die üblicherweise die Zuschreibung von bewussten mentalen Zuständen rechtfertigen. Im Gegensatz dazu bezeichnet letzteres den Zugang zu phänomenalen Zuständen aus der jedem Individuum eigenen und privaten »Erste-Person-Perspektive«. Kurthen argumentiert, dass neurowissenschaftliche Untersuchungen sich immer nur indirekt – nämlich über Verhaltensdaten – auf Bewusstsein beziehen können, und daher lediglich das erfassen können, was aus der »Dritte-Person-Perspektive« zugänglich ist. Es handelt sich hier im Wesentlichen um eine Replikation des inzwischen sattsam bekannten Arguments von der »Erklärungslücke« (Levine 1983), das sicherlich ernstzunehmen ist. Sollte dieses Argument stichhaltig sein, wäre es vermutlich sinnvoll, in der gegenwärtigen Debatte nicht von »neuronalen Korrelaten des Bewusstseins« zu sprechen, sondern die Diskussion auf »neuronale Korrelate bewussten Verhaltens« zu beschränken.

Obwohl sich Einwände dieses Typs möglicherweise kaum entkräften lassen, seien an dieser Stelle zwei Gesichtspunkte genannt, die dem Argument der »Erklärungslücke« zumindest teilweise die Schärfe nehmen. Zum einen hat die Unterscheidung der Perspektiven von »Erster-« und »Dritter-Person« nur dann eine Pointe, wenn man tatsächlich davon ausgeht, dass die »Erste-Person-Perspektive« in ei-

nem strengen Sinne *private* Sachverhalte zugänglich macht, das heißt Sachverhalte, die *prinzipiell* nicht kommunizierbar oder intersubjektiv prüfbar sind. Von verschiedenen Philosophen ist bestritten worden, dass die Annahme solcher im strengen Sinne privaten Sachverhalte überhaupt sinnvoll ist (man denke etwa an Wittgensteins berühmtes Privatsprachenargument). Sollte sich herausstellen, dass phänomenale Zustände einer relationalen oder funktionalen Analyse zugänglich sind (vgl. z.B. Dennett 1990), könnte eine Beschreibung der »neuronalen Korrelate bewussten Verhaltens« letztlich weitgehend koextensiv mit einer Theorie der »neuronalen Korrelate des Bewusstseins« sein. Zweitens lässt sich – wie Kurthen selbst betont – anführen, dass die neuro- und kognitionswissenschaftliche Forschung langfristig selbst zu einer Veränderung des Explanandums »Bewusstsein« führen kann und wird. Alle Versionen des »Erklärungslücken«-Arguments basieren auf *Intuitionen* darüber, welche Eigenschaften phänomenaler Zustände durch eine wissenschaftliche Beschreibung möglicherweise nicht erfasst werden. Es ist nicht unplausibel anzunehmen, dass solche Intuitionen, die zum großen Teil aus vorwissenschaftlichen Diskursen in die philosophische Debatte importiert werden, unter dem Einfluss einzelwissenschaftlicher Forschung selbst dahingehend modifiziert werden, dass mögliche »Erklärungslücken« weniger gravierend erscheinen.

*Einwand 2: Das Wettstreit-Experiment zeigt nicht, dass Synchronisation kausal relevant für die Entstehung von Bewusstsein ist, sondern bestenfalls, dass Synchronisationsphänomene mit phänomenalen Zuständen kovariieren. Beide könnten Wirkungen eines (bislang verborgenen) dritten kausalen Faktors sein.*

Hardcastle (1999) wendet ein, dass die in dem oben diskutierten experimentellen Paradigma beobachtete Korrespondenz zwischen neuronaler Synchronisation und perceptiver Selektion keineswegs die Schlussfolgerung zulasse, dass Bindung durch Synchronisation mit zu den »neuronalen Korrelaten des Bewusstseins« gehöre. Der Grund hierfür sei, dass das Experiment im besten Falle eine *Kovarianz* zwischen diesen Phänomenen, nicht aber eine *kausale* Beziehung nachweise. Es könne daher sein, dass Synchronizität lediglich ein »distaler« Kausalfaktor für die Entstehung phänomenaler Zustände sei – so wie

etwa Glukose- und Sauerstoffaufnahme durch die beteiligten Neurone. Letztere sind ebenfalls notwendige Faktoren, die jedoch keine unmittelbare Relevanz für Bewusstsein aufweisen, sondern schlicht für neuronale Verarbeitung (also auch deren »unbewusste« Anteile) generell unabdingbar sind.

Dieses Argument besitzt augenscheinliche Plausibilität und lässt sich vermutlich aus prinzipiell-wissenschaftstheoretischen Gründen nicht vollständig entkräften. Um eine *direkte* kausale Relevanz der Synchronisation zumindest wahrscheinlicher zu machen, müssten Experimente durchgeführt werden, in denen die Synchronizität ohne Beeinträchtigung *sämtlicher anderen* Eigenschaften visueller Verarbeitungsprozesse selektiv gestört würde. Leider lassen sich Versuche dieser Art aus technischen Gründen am Säugerhirn kaum durchführen. Es gibt jedoch an Insekten erste Ergebnisse dieser Art, die zeigen, dass eine selektive (pharmakologisch induzierte) Störung der Synchronisation ohne Blockade der neuronalen Aktivierung als solcher das sensorische Unterscheidungsvermögen stark beeinträchtigt (MacLeod/Laurent, 1996). Wie oben dargelegt, zeigen die Untersuchungen zur binokulären Rivalität (Fries et al. 1997, 2002) und zu den Mechanismen der Schielamblyopie (Roelfsema et al. 1994) immerhin, dass die Synchronisation *in spezifischer Weise* mit den perceptiven Veränderungen kovariert, wohingegen es keine solche Korrespondenz bezüglich der mittleren Stärke der neuronalen Antworten oder der neuronalen Antworteigenschaften gibt. Ferner liefert die bereits diskutierte Arbeit von Brecht et al. (2004), in der die zeitlichen Muster im *Colliculus superior* durch elektrische Mikrostimulation verändert wurden, ein erstes Beispiel für einen *manipulativen Ansatz* zur Untersuchung der funktionalen Relevanz der Synchronisation. Obwohl neurophysiologische Studien auf lange Sicht korrelativer Natur bleiben werden, gibt es somit zumindest Hinweise darauf, dass einige der involvierten Faktoren doch »direkter« beteiligt sind als andere – und dass genau dies wahrscheinlich für die neuronale Synchronisation gilt.

*Einwand 3: Die hier vorgestellte Hypothese kann nicht erklären, dass zeitliche Bindung keineswegs immer zum Auftreten phänomenaler Zustände führt. Es muss also noch andere Faktoren geben, die für den Selektionsprozess relevant sind.*

Eine weitere wichtige Frage, die sich in diesem Zusammenhang stellt, ist zweifellos die, weshalb eine auf zeitlicher Bindung beruhende Antwortselektion nur in einigen, jedoch nicht in allen Fällen zu phänomenal bewussten Zuständen führt – und mithin bestenfalls eine notwendige, aber keine hinreichende Bedingung darstellt. Nach der hier vorge-tragenen Hypothese würden beispielsweise sowohl die aufmerksame visuelle Suche als auch automatisierte Koordinationsabläufe (wie etwa die beim Gehen ablaufenden sensomotorischen Transformationen) eine kontextabhängige Selektion sensorischer Information erfordern. In beiden Fällen könnte dies durch Synchronisation in den jeweils beteiligten neuronalen *Assemblies* implementiert werden. Gleichwohl führt ein solcher Selektionsprozess nur im ersten, jedoch nicht notwendigerweise im zweiten Fall zu bewusstem Erleben. Was also macht den Unterschied, und was wären *hinreichende* Bedingungen für das Auftreten von Wahrnehmungsbewusstsein? Eine Möglichkeit besteht darin, dass hier unterschiedliche neuronale Systeme an der Verarbeitung beteiligt sind und dass sich der Informationsfluss jenseits der sensorischen Systeme (also das *routing* oder *targeting* der selektierten Information) in den genannten Fällen unterschiedlich gestaltet. Eine plausible Hypothese wäre, dass sensorische Inhalte nur dann zu bewusster Wahrnehmung beitragen, wenn es zur Aktivierung präfrontaler Kortexareale kommt, die für das Kurzzeitgedächtnis und die explizite Handlungsplanung wesentlich sind. Wenn dagegen der sensomotorische Informationsfluss lediglich über prämotorische und motorische Areale oder über direkte Einkopplung in subkortikale Strukturen verläuft, stehen die sensorischen Signale möglicherweise nicht in gleichem Maße für eine globale Systemkontrolle zur Verfügung und tragen daher weniger zum Wahrnehmungsbewusstsein bei (eine solche Hypothese ergibt sich z.B. aus dem Modell von Newman/Baars 1993). Zweifellos erfordert diese schwierig zu prüfende Vermutung Untersuchungen am Menschen, in denen die Bedeutung verschiedener sensomotorischer Schleifen für Antwortselektion und Handlungskontrolle im Rahmen komplexer Verhaltensaufgaben getestet wird.

## 5. Schlussbemerkungen

Gegenstand dieses Beitrags ist die Anwendung des Konzepts der zeitlichen Bindung auf die Debatte um die neuronalen Korrelate des Wahrnehmungsbewusstseins. Die grundlegende Annahme des hier vorgestellten Assembly-Modells besteht in der Einführung von Synchronizität als zusätzlicher Kodierungsdimension, die die konventionelle Feuerratenkodierung ergänzt. Während letztere für die Kodierung elementarer repräsentationaler Gehalte wesentlich ist, kann erstere der Implementierung dynamischer Bindungen in einem distribuierten Verarbeitungssystem dienen. Die Kombination beider Kodierungsstrategien würde es erlauben, komplementäre Arten von Information (nämlich die sensorischen Merkmalsqualitäten einerseits und ihre wechselseitigen Relationen andererseits) in ein und demselben Aktivitätsmuster darzustellen, und könnte so die repräsentationale Potenz verteilter Systeme deutlich erhöhen.

Wie dargestellt wurde, sprechen zahlreiche Befunde für die Existenz zeitlicher Bindungsmechanismen in neuronalen Systemen. Diese Daten zeigen, dass die beobachtete Synchronizität keineswegs ein bloßes Epiphänomen der neuronalen Vernetzung darstellt, sondern für die Integration distribuierte Aktivität in einer ganzen Reihe von Systemen kausal relevant ist. In sensorischen Arealen könnte eine zeitliche Bindung die Gruppierung von Merkmalen vermitteln und somit eine wichtige Voraussetzung für die Figur-Grund-Trennung und Objekterkennung spielen. Darüber hinaus sind zeitliche Bindungsmechanismen möglicherweise an der sensomotorischen Integration – also an der selektiven Verknüpfung sensorischer und motorischer Handlungsaspekte – beteiligt.

Einer der entscheidenden Vorteile der Bindung durch Synchronisation liegt darin, dass diese eine schnelle und reliable Selektion von wahrnehmungs- oder verhaltensrelevanter Information erlaubt, da korrelierte Impulse schnellere und stärkere Reaktionen in nachgeschalteten Neuronen erzeugen (König et al. 1996; Singer et al. 1997). Wie in diesem Beitrag vorgeschlagen, könnte eine solche korrelationsbasierte Selektion integraler Bestandteil derjenigen Mechanismen sein, die letztlich zur Entstehung von Wahrnehmungsbewusstsein führen. Im Einklang mit dieser Hypothese zeigt unter anderem das diskutierte Wettstreitexperiment, dass die Selektion von visuellen Signalen für die Wahrnehmung in der Tat mit

einer Verstärkung der neuronalen Synchronisation einhergeht, und dass das Muster der zeitlichen Korrelationen – zumindest für die untersuchten Areale – den entscheidenden Prädiktor für den Erfolg der perzeptiven Selektion darstellt. Daher scheint die Annahme plausibel, dass Synchronisationsphänomene der hier beschriebenen Art nicht nur mögliche, sondern auch gute Kandidaten für neuronale Korrelate von Bewusstseinsprozessen sind. Im Rahmen dieses Beitrags wurde die Diskussion aus gutem Grund auf eine elementare Form des Wahrnehmungsbewusstseins beschränkt (nämlich das Gewahr-werden strukturierter Objekte), da sich auf der Basis der vorhandenen neurobiologischen Daten über die Korrelate höher stufiger Bewusstseinsprozesse kaum mehr als spekulieren lässt. Wie von einigen Autoren jedoch vorgeschlagen (vgl. etwa Metzinger 1995), könnte zeitliche Bindung auch eine Rolle für komplexere bewusste Verarbeitungsabläufe spielen – eine kühne Perspektive, deren empirische Ausformulierung und Untermauerung noch einige Jahre auf sich warten lassen wird.

## Literatur

- Brecht, M./Singer, W./Engel, A.K. (1999), Patterns of synchronization in the superior colliculus of anesthetized cats, *Journal of Neuroscience*, 19: 3567-3579.
- Brecht, M./Singer, W./Engel, A.K. (2004), Amplitude and direction of saccadic eye movements depend on the synchronicity of collicular population activity, *Journal of Neurophysiology*, 92: 424-432.
- Crick, F./Koch, C. (1990), Towards a neurobiological theory of consciousness, *Seminars in Neurosciences*, 2: 263-275.
- deCharms, R.C./Merzenich, M.M. (1996), Primary cortical representation of sounds by the coordination of action-potential timing, *Nature*, 381: 610-612.
- Debener, S./Herrmann, C.S./Kranzloch, C./Gembris, D./Engel, A.K. (2003), Top-down attentional processing enhances auditory evoked gamma band activity, *Neuroreport* 14: 683-686.
- Dennett, D.C. (1990), Quining Qualia, in: W.G. Lycan (Hg.), *Mind and Cognition*, Oxford: 519-547.

- Du Bois-Reymond, E. (1974), Über die Grenzen des Naturerkennens, in: S. Wollgast (Hg.), *Emil Du Bois-Reymond, Vorträge über Philosophie und Gesellschaft*, Hamburg: 54-78.
- Eckhorn, R./Bauer, R./Jordan, W./Brosch, M./Kruse, W./Munk, M./Reitboeck, H.J. (1988), Coherent oscillations: a mechanism for feature linking in the visual cortex?, *Biological Cybernetics*, 60: 121-130.
- Engel, A. K./König, P., Kreiter, A.K./Singer, W. (1991a), Interhemispheric synchronization of oscillatory neuronal responses in cat visual cortex, *Science*, 252: 1177-1179.
- Engel, A. K./König, P./Singer, W. (1991b), Direct physiological evidence for scene segmentation by temporal coding, *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 88: 9136-9140.
- Engel, A.K./Fries, P./König, P./Brecht, M./Singer, W. (1999), Temporal binding, binocular rivalry, and consciousness, *Consciousness and Cognition*, 8: 128-151.
- Engel, A.K./Singer, W. (2001), Temporal binding and the neural correlates of sensory awareness, *Trends in Cognitive Sciences*, 5: 16-25.
- Engel, A.K./Fries, P./Singer, W. (2001), Dynamic predictions: oscillations and synchrony in top-down processing, *Nature Reviews Neuroscience*, 2: 704-716.
- Felleman, D.J./Van Essen, D.C. (1991), Distributed hierarchical processing in the primate cerebral cortex, *Cerebral Cortex*, 1: 1-47.
- Fries, P./Roelfsema, P.R./Engel, A.K./König, P./Singer, W. (1997), Synchronization of oscillatory responses in visual cortex correlates with perception in interocular rivalry, *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 94: 12699-12704.
- Fries, P./Schröder, J.-H./Roelfsema, P.R./Singer, W./Engel, A.K. (2002), Oscillatory neuronal synchronization in primary visual cortex as a correlate of stimulus selection, *Journal of Neuroscience*, 22: 3739-3754.
- Fries, P./Reynolds, J.H./Rorie, A.E./Desimone, R. (2001), Modulation of oscillatory neuronal synchronization by selective visual attention, *Science*, 291: 1560-1563.
- Gray, C.M./König, P./Engel, A.K./Singer, W. (1989), Oscillatory responses in cat visual cortex exhibit inter-columnar synchronization which reflects global stimulus properties, *Nature*, 338: 334-337.
- Hardcastle, V.G. (1999), On being importantly necessary for consciousness, *Consciousness and Cognition*, 8: 152-154.

- Herrmann, C.S./Munk, M.H.J./Engel, A.K. (2004), Cognitive functions of gamma-band activity: memory match and utilization, *Trends in Cognitive Sciences*, 8: 347-355.
- König, P./Engel, A.K./Singer, W. (1996), Integrator or coincidence detector? The role of the cortical neuron revisited, *Trends in Neurosciences*, 19: 130-137.
- Kreiter, A.K./Singer, W. (1996), Stimulus-dependent synchronization of neuronal responses in the visual cortex of awake macaque monkey, *Journal of Neuroscience*, 16: 2381-2396.
- Kurthen, M. (1999), Conscious behaviour explained, *Consciousness and Cognition*, 8: 155-158.
- Laurent, G. (1996), Dynamical representation of odors by oscillating and evolving neural assemblies, *Trends in Neuroscience*, 19: 489-496.
- Levine, J. (1983), Materialism and qualia: the explanatory gap, *Pacific Philosophical Quarterly*, 64: 354-361.
- MacLeod, K./Laurent, G. (1996), Distinct mechanisms for synchronization and temporal patterning of odor-encoding neural assemblies, *Science*, 274: 976-979.
- Malsburg, C. v.d. (1981), *The Correlation Theory of Brain Function*. Internal Report 81f. Göttingen: Max-Planck-Institute for Biophysical Chemistry. Wiederabgedruckt (1994) in: E. Domany/J.L. van Hemmen/K. Schulten (Hg.), *Models of Neural Networks II*, Berlin: 95-119.
- Malsburg, C. v.d. (1997), The coherence definition of consciousness, in: M. Ito/Y. Miyashita/E.T. Rolls (Hg.), *Cognition, Computation and Consciousness*, Oxford: 193-204.
- Metzinger, T. (1995), Faster than thought. Holism, homogeneity and temporal coding, in: ders. (Hg.), *Conscious Experience*, Paderborn: 425-461.
- Murthy, V.N./Fetz, E.E. (1992), Coherent 25- to 35-Hz oscillations in the sensorimotor cortex of awake behaving monkeys, *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 89: 5670-5674.
- Newman, J./Baars, B.J. (1993), A neural attentional model for access to consciousness: a global workspace perspective, *Concepts in Neuroscience*, 4: 255-290.
- Roelfsema, P.R./König, P./Engel, A.K./Sireteanu, R./Singer, W. (1994), Reduced synchronization in the visual cortex of cats with strabismic amblyopia, *European Journal of Neuroscience*, 6: 1645-1655.
- Roelfsema, P.R./Engel, A.K./König, P./Singer, W. (1997), Visuomotor integration is associated with zero time-lag synchronization among cortical areas, *Nature*, 385: 157-161.

- Rodriguez, E./George, N./Lachaux, J.P./Martinerie, J./Renault, B./Varela, F.J. (1999), Perception's shadow: long-distance synchronization of human brain activity, *Nature*, 397: 430-433.
- Schwender, D./Madler, C./Klasing, S./Peter, K./Pöppel, E. (1994), Anesthetic control of 40-Hz brain activity and implicit memory, *Consciousness and Cognition*, 3: 129-147.
- Singer, W./Engel, A.K./Kreiter, A.K./Munk, M.H.J./Neuenschwander, S./Roelfsema, P.R. (1997), Neuronal assemblies: necessity, significance, and detectability, in: *Trends in Cognitive Sciences*, 1: 252-261.
- Tallon-Baudry, C./Bertrand, O./Delpuech, C./Pernier, J. (1997), Oscillatory gamma-band (30-70 Hz) activity induced by a visual search task in humans, *Journal of Neuroscience*, 17: 722-734.