

DETERMINISMUS UND ZUFALL IN DER NEUROPHYSIOLOGIE – DIE FRAGE DES FREIEN WILLENS

HANS A. BRAUN || „Wir tun nicht, was wir wollen, sondern wir wollen, was wir tun.“ Dies ist die logische Konsequenz, wenn man akzeptiert, dass alle unsere Willensentscheidungen durch naturgesetzlich determinierte Prozesse unseres Gehirns festgelegt sind. Diese Vorstellung hat in den letzten Jahren durch aufsehenerregende neurophysiologische Experimente neue Nahrung erhalten. Denen werden in diesem Artikel andere Experimente gegenübergestellt, welche eine der Grundlagen obiger Behauptung, die Determiniertheit neuronaler Informationsverarbeitung, in Frage stellen.

Apropos „Freier Wille“

*„Ich hüpf“, sprach der Gummiball,
„ganz wie es mir beliebt,
und schließe draus, dass es so was
wie den freien Willen gibt“.*

*„Mal hüpf ich hoch, mal hüpf ich tief,
nach Lust und nach Bedarf.“
So sprach der Ball, nicht ahnend, dass
des Knaben Hand ihn warf.¹*

„Das Problem der Willensfreiheit des Menschen ist uralte und zugleich aktuell.“ Dies ist der erste Satz aus der Einleitung zu einem Reclam-Sammelband mit dem Titel „Hat der Mensch einen freien Willen?“.² Der Herausgeber, Uwe an der Heiden, einer der Redner dieser „Homo neurobiologicus“-Tagung, hat Aufsätze zeitgenössischer Experten zusammengestellt, welche dazu befragt wurden, wie große Philosophen vom Altertum bis zur Neuzeit zum Problem der Willensfreiheit Stellung bezogen haben oder hätten.

Heutzutage kommen Angriffe auf den freien Willen nicht unbedingt von Seiten professioneller Philosophen. Vielmehr sind es renommierte Vertreter der Neurowissenschaften, die seit einigen Jahren immer wieder den freien Willen des Menschen in Frage stellen. Dass sich die Neurowissenschaften in diese Diskussion einschalten, braucht nicht zu überraschen. Es ist ja schließlich die Aufgabe der Neurowissenschaftler, die

Funktionen des Nervensystems zu untersuchen. Dies beinhaltet auch die Frage nach den neuronalen Grundlagen höherer mentaler und kognitiver Prozesse und deren Störungen, wie sie sich beispielsweise in psychiatrischen Erkrankungen manifestieren. Auch in früheren Jahren, insbesondere zu Zeiten der Kybernetik, heute weitgehend abgelöst von der Systemtheorie, haben sich die Lebenswissenschaften philosophischen und wissenschaftstheoretischen Fragen gestellt.

Ein grundsätzliches Problem, auf das man bei solchen Untersuchungen unweigerlich stößt, betrifft die Frage nach dem Zusammenhang von Geist und Materie, bekannt als Leib-Seele-Problem. Dabei geht es um die Frage, in welche Art seelisch geistige Begriffe wie Angst und Freude, Aggressionen und Liebe, aber auch Gedanken – und eben ein Wille – mit zumindest im Prinzip materiell fassbaren, leiblichen Prozessen verknüpft sind. Letztere werden heutzutage nur noch

umgangssprachlich und mehr im sprichwörtlichen Sinn in vegetativen Organen wie dem Herz, der Niere oder der Leber vermutet. Es ist weitgehend unbestritten, dass die materiellen Korrelate alles Geistigen, welcher Art auch immer sie sein mögen, letztlich im Gehirn zu suchen sind.

„Ist das Gehirn der Geist?“ ist der Titel eines kürzlich erschienenen Buches, ebenfalls von zwei Teilnehmern der „Homo neurobiologicus“-Tagung verfasst: Felix Tretter (auch Mitorganisator dieser Tagung) und Christine Grünhut.³ Im Prinzip wird dadurch die Lösung des Leib-Seele-Problems aber nicht einfacher, wie aus dem genannten Buch, unter Beschreibung der unterschiedlichen Positionen, leicht ersichtlich wird. Diese „Grundfragen der Neurophilosophie“ (Untertitel des Buches) sollen hier nicht weiter erörtert werden. Es erscheint mir allerdings wichtig, darauf hinzuweisen, dass die von Seiten der Neurowissenschaften in den letzten Jahren vorgebrachten Argumente gegen den freien Willen voraussetzen, dass neuronale Prozesse zumindest eine notwendige (nicht unbedingt hinreichende) Bedingung kognitiver Prozesse sind.

DETERMINISMUS ALS ARGUMENT GEGEN DEN FREIEN WILLEN

Die Möglichkeit zur freien Willensentscheidung könnte eigentlich als eine empirisch bestens belegte Tatsache gelten⁴ – wäre da nicht die Vermutung, dass diese alltäglichen Erfahrungen freier Willensentscheidungen nichts weiter sind als eine Illusion.⁵ Es wird behauptet, dass alle Entscheidungen durch die im Gehirn ablaufenden Prozesse festgelegt sind, bevor der Mensch sie überhaupt als seinen eigenen Willen wahrnimmt. Wir tun nicht, was wir wollen sondern wir wollen, was wir tun.⁶ Da natürlich auch die im Gehirn ablaufenden Prozesse den Naturgesetzen unterliegen, seien sie determiniert.⁷

Was diese Art des Determinismus betrifft, so ist sie keineswegs erst durch die Neurowissenschaften ins Spiel gebracht worden. Man braucht nicht unbedingt die experimentellen Befunde aus der Hirnforschung, wenn man mit einem universalen Determinismus gegen den freien Willen argumentieren will.⁸ Die Stichhaltigkeit und vor allem die Relevanz einer solchen absoluten Art des Determinismus werden seit langem diskutiert und unter wissenschaftstheoretischen Gesichtspunkten

eher in den Bereich der Metaphysik eingestuft. Man findet vor allem in der Philosophie sehr ausführlich Stellungnahmen zum Thema Determinismus, auch in Bezug auf die Argumentationen aus den Neurowissenschaften.⁹ Allerdings drängt sich der Eindruck auf, dass es auch hier eine gewisse Art von Dualismus gibt, und zwar in Form zweier fundamental unterschiedlicher Argumentationsebenen, die sich offensichtlich nur schwer miteinander verknüpfen lassen. In der Neurophysiologie bleiben grundlegende Positionen der Philosophie häufig außen vor und umgekehrt ziehen sich die Philosophen gerne auf Ihre ureigenste Ebene zurück, ohne sich wirklich auf neurophysiologische Argumente einzulassen. Dies ist vielleicht verbesserungsfähig – aber erst mal verständlich.

Auch ich werde mich, als Neurowissenschaftler, nur am Rande auf die Argumente für und wider den Determinismus beziehen, wie sie von Seiten der Philosophie vorgebracht werden. Es liegt mir natürlich näher, auf neurophysiologischer Ebene zu argumentieren. Für mich ist beispielsweise die Argumentation von Wolf Singer in seinem Aufsatz zu „Hirnforschung und Wirklichkeit“ sehr gut nachvollziehbar.¹⁰ Auch die daraus entwickelten Hypothesen erscheinen mir in vielem folgerichtiger und ausgewogener als die Einwendungen und Einschränkungen, wie sie z. B. in anderen Artikeln dieses Sammelbandes, nicht nur von philosophischer Seite, vorgebracht werden.

Meine Argumente gegen den Determinismus beziehen sich auf grundlegende neurophysiologische Erkenntnisse, die sicherlich auch den neurowissenschaftlichen Vertretern des Determinismus bekannt sind. Das sind experimentelle Messungen zum Öffnen und Schließen von Ionenkanälen¹¹, wie sie seit der Einführung der Patch-Clamp Technik¹² hunderte oder gar tausende Male an unterschiedlichsten Ionenkanälen unterschiedlichster Neurone durchgeführt wurden. Die neurowissenschaftliche Begründung des Determinismus bezieht sich auf Experimente auf ganz anderer Ebene. Für ein besseres Verständnis der Zusammenhänge sind nachfolgend noch einmal die mir wesentlich erscheinenden Begründungen für den Determinismus und die zugrundeliegenden Experimente kurz zusammengestellt und einer kritischen Betrachtung unterzogen.

DETERMINISMUS UND SEINE NEUROWISSENSCHAFTLICHE BEGRÜNDUNG

Was hat nun die Neurowissenschaft überhaupt als neues, zusätzliches Argument in die Diskussion um die Willensfreiheit mit eingebracht? Experimentell ist es eigentlich zunächst einmal nur der Nachweis zeitlicher Verzögerungen von bewusster Wahrnehmung einer Willensentscheidung gegenüber messbaren Signalen aus dem Gehirn, die mit eben dieser Willensentscheidung in Zusammenhang gebracht werden können. Solche zeitlichen Verzögerungen wurden erstmals in den berühmten Libet-Experimenten bei Messungen des Elektroenzephalogramm (EEG) nachgewiesen.¹³ Noch deutlich stärkere Zeitverzögerungen wurden kürzlich in etwas abgeänderter Versuchsanordnung mittels modernerer Methoden der funktionellen Magnetresonanztomographie (fMRT) aufgezeigt.¹⁴

Wenn man davon ausgeht, dass die Willkürmotorik über das Gehirn gesteuert wird, müssen zeitliche Verzögerungen zwischen Gehirnaktivität und motorischen Handlungen erwartet werden, wie sie schon früher in Form von Bereitschaftspotenzialen nachgewiesen wurden.¹⁵ Die Aktivität wird sich mit entsprechenden zeitlichen Verzögerungen über den motorischen Cortex, das Rückenmark und dann in den peripheren motorischen Nerv schließlich bis zu dem innervierten Muskel ausbreiten.

Die Frage ist: Wie wird eine solche willkürliche, nicht reflexhafte Bewegung initiiert, d. h. wie entsteht der Wille zu einer Bewegung und lässt sich auch hierfür ein neuronales Korrelat finden? Nun scheint man tatsächlich ein solches neuronales Korrelat der Willensbildung gefunden zu haben, das sich in Form von EEG oder fMRT-Signalen messen lässt. Dies ist zwar spektakulär, aber, zumindest für einen Neurophysiologen, nicht weiter verwunderlich.

Das wirklich Überraschende war, dass die Signale der Willensbildung im Gehirn schon deutlich früher zu sehen sind als dem Subjekt der Prozess der Willensbildung überhaupt bewusst wird. Dies waren in den Libet-Experimenten¹⁶ nur einige hundert Millisekunden, was noch Raum ließ, die Ergebnisse wegen eventueller Messfehler anzuzweifeln. Seit den fMRT-Messungen der Haynes-Gruppe¹⁷ ist dies kaum mehr möglich. Die sog. BOLD-Signale im fMRT erscheinen bis zu

7 Sekunden (!) früher, als es der Versuchsperson bewusst wird, dass er / sie sich entschieden hat, einen bestimmten Knopf zu drücken. Man kann sogar, allerdings mit erheblicher Unsicherheit, in etwa vorhersagen, für welchen Knopf sich die Versuchsperson entscheiden wird.

Wie ist das zu interpretieren? Unter der Annahme, dass alle Geschehnisse in dieser Welt auf kausalen Zusammenhängen beruhen, kann man argumentieren, dass physikalisch-chemische Naturgesetze die Willensentscheidung festlegen, welche uns dann erst später bewusst wird – und die wir dann fälschlicherweise als das Ergebnis unserer eigenen freien Willensbildung ansehen. „Verschaltungen legen uns fest: Wir sollten aufhören, von Freiheit zu sprechen“, ist der provokante und viel zitierte Titel eines dementsprechenden Artikels von Wolf Singer.¹⁸

Der freie Wille nur als Illusion ist für die meisten Menschen keine sonderlich angenehme Vorstellung.¹⁹ Es wurden allerhand Einwände gegen die Experimente und deren Interpretation vorgebracht, sowohl grundsätzliche (inadäquate Methode zur Untersuchung mentaler Ereignisse) als auch in vielen Details, z. B. hinsichtlich der Instruktionen der Versuchspersonen. Eine umfangreiche Zusammenstellung sowohl philosophisch als auch neurobiologisch begründeter Gegenargumente findet sich in Falkenburg, „Mythos Determinismus“.²⁰ Auch Libet versucht in jüngerer Zeit, sich etwas von solchen Schlussfolgerungen abzusetzen, allerdings mit nicht immer überzeugenden Argumenten. Wenn er z. B. einem der Gehirnaktivität wohl übergeordneten freien Willen doch noch ein Veto-Recht einräumt,²¹ fragt man sich, wie dann dieses wieder zustande kommen soll. Auch die Argumentation in „The Volitional Brain“,²² wie es sich schon im Vorwort von Stephen M. Kosslyn andeutet, scheint auf einigen Missinterpretationen der Systemtheorie zu beruhen, z. B. was das Verhältnis von Rauschen und Chaos betrifft.

Diese Versuche zur Rettung des freien Willens klingen eigentlich noch weniger überzeugend als die vorherigen Angriffe. Die Autoren der fMRI-Studien²³ halten sich eher bedeckt und sprechen, zumindest in den wissenschaftlichen Publikationen, nur von unbewussten Determinanten (unconscious determinants) der Willensbildung. Aber auch deren Versuchsergebnisse implizieren,

dass eine Entscheidung schon durch die neuronalen Schaltkreise festgelegt ist, bevor man sich der Willensbildung überhaupt bewusst wird, was selbst Haynes, zitiert, ihn²⁴ unangenehm zu berühren scheint. Die Frage ist: Ist sie determiniert?

Inwieweit freier Wille und Determinismus, in seinen verschiedenen Spielarten, sogar miteinander verträglich sein könnten, gehört zu den nicht erst jetzt sehr intensiv geführten Diskussionen unter Philosophen²⁵, auf die ich hier nicht weiter eingehen will. Dasselbe gilt für die Argumente dafür oder dagegen, wie sie sich aus der Diskussion um den Gehirn-Geist-Dualismus ergeben.²⁶

Unter eher neurophysiologischen Gesichtspunkten werden gegen die Interpretation der oben genannten Experimente als Zeichen deterministischer Willensbildung hauptsächlich folgenden Argumente ins Feld geführt:

1) Die Experimente sind immer noch weit davon entfernt, reale und meist weit komplexere Situationen der Willensbildung zu repräsentieren.²⁷

2) Die Experimente zeigen nicht mehr als dass unbewusste Prozesse zu unserer Willensbildung beitragen, was niemanden überraschen wird, während der entscheidende Faktor ist, dass wir über die Willensbildung reflektieren können.²⁸

Beide Argumente berufen sich damit auf die Reflexion als Bestandteil komplexerer Prozesse der Willensbildung. Aber damit ist der Determinismus nicht aus der Welt geschafft. Die oben genannten Experimente sind ja gerade mal ein Anfang. Wer weiß, ob sich mit weiter verbesserten experimentellen Techniken nicht demnächst auch komplexere Prozesse der Willensbildung in neurophysiologischen Experimenten erkennen lassen.²⁹

Im Folgenden werde ich mich auf den Determinismus konzentrieren und nur einige ganz grundlegende neurophysiologische Befunde anführen, die der Annahme eines funktionellen, biologischen Determinismus entgegenstehen. Ich werde dazu einen Hinweis von Martin Heisenberg aufgreifen,³⁰ der dem Determinismus den Zufall gegenüberstellt, insbesondere in Form stochastischer Öffnung und Schließung von Ionenkanälen, und werde versuchen, die sich daraus ergebenden Konsequenzen darzulegen.

DETERMINISMUS UND ZUFALL IN NEUROBIOLOGISCHEN PROZESSEN

Alle neuronalen Prozesse beruhen auf dem Öffnen und Schließen von Ionenkanälen, wodurch sich die Spannung über der Zellmembran verändern kann und gegebenenfalls Aktionspotenziale ausgelöst werden. Es sind letztlich diese Nervenimpulse, über welche die Milliarden von Neuronen hauptsächlich miteinander kommunizieren. Die Potenzialänderungen sind an der Zelle direkt messbar und sie zeigen sich auch als Summenaktivität sehr vieler Nervenzellen z. B. im Elektroenzephalogramm (EEG) oder auch als BOLD-Signal in der funktionellen Magnet-Resonanz-Tomographie (fMRT). In beiden Fällen handelt es sich also um recht grobe Messungen neuronaler Summenaktivität, wobei das BOLD (Blood Oxygen Level Dependent) Signal sogar nur sehr indirekt und zeitlich verzögert die elektrische Aktivität widerspiegelt, indem es den bei stärkerer neuronaler Aktivität wegen des Energieverbrauchs gesteigerten Sauerstoffzufluss misst.

Wenn man nun unter exakt kontrollierten, konstant gehaltenen experimentellen Bedingungen eine Messung macht, so wird man immer Unregelmäßigkeiten (Rauschen) und Fluktuationen beobachten. Genauso wird man, wenn man eine Messung unter exakt gleichen Bedingungen wiederholt, nie mehr ein exakt gleiches Signal erhalten wie in einer Messung zuvor. Wie jeder Experimentator sehr gut weiß, sind in jeder Messung, auch in denen von Libet und Haynes,³¹ Zufallskomponenten enthalten. Diese Zufallskomponenten liefern allerdings noch kein wirklich handfestes Argument gegen den Determinismus. Sie werden im Allgemeinen darauf zurückgeführt, dass ein biologisches System einer Vielzahl von Einflussgrößen unterworfen ist, die man nie alle kennen und unter Kontrolle bringen kann. Dies ist der klassische Zufall. Den kann man sogar noch für die stochastische Freisetzung der Neurotransmitter an einer Synapse verantwortlich machen.

Daneben gibt es aber noch eine Zufallskomponente, die prinzipieller Natur ist und ohne die das Leben, insbesondere die neuronale Informationsverarbeitung, nicht vorstellbar wäre. Diese findet sich im Öffnen und Schließen von Ionenkanälen, also in den Grundprozessen jeglicher neuronaler Aktivität. Der Zustand der Ionenkanäle wird über verschiedene physiologische Größen

kontrolliert, durch die Membranspannung selbst sowie durch Neurotransmitter und verschiedenste Neuromodulatoren – aber es ist immer ein Wahrscheinlichkeitszustand. Deswegen, und weil es meist auch am besten zu den experimentellen Daten passt, werden die Aktivierungszustände der Ionenkanäle bevorzugt durch die Boltzmann-Funktion dargestellt.

Auch mathematische Simulationen neuronaler Aktivität arbeiten häufig mit der Boltzmann-Funktion. Die Boltzmann-Funktion selbst, obwohl von Zufallsprozessen abgeleitet, ist aber eine mathematisch exakt definierte Funktion. Neuronale Modelle, auch wenn sie auf Boltzmann-Funktionen aufbauen, sind daher zunächst deterministische Modelle. Will man den realen experimentellen Daten mit ihrer unvermeidbaren Variabilität näherkommen, so wird zusätzlich „Rauschen“ auf eine oder mehrere der Modellgleichungen gegeben.

Ein solches „Rauschen“ könnte zunächst wieder stellvertretend für die Vielzahl unbekannter Einflüsse auf die Registrierungen stehen. Aber auch wenn man diese in ihrer Gesamtheit kennen würde, bliebe doch noch eine grundsätzlich unvermeidbare Zufallskomponente. Diese zeigt sich, wenn man noch eine Ebene tiefer geht, auf die Ebene der Ionenkanäle. Ein einzelner Ionenkanal kann entweder offen oder geschlossen sein, mit z. T. recht komplizierten Übergangsformen, die aber in diesem Zusammenhang nicht relevant sind, genauso wenig wie eine gewisse Variabilität in der Amplitude der gemessenen Einzelkanalströme.

Um von diesen diskreten Zuständen der Einzelkanäle (sozusagen den „Quanten“ der Neurophysiologie) auf die graduellen Änderungen des Gesamtstroms einer Zelle zu kommen, könnte man verschiedene Strategien anwenden. Da der Gesamtstrom sich aus einer mehr oder weniger großen Zahl von Einzelkanalströmen zusammensetzt, könnte man, in Abhängigkeit von den physiologischen Kontrollgrößen, immer nur einen bestimmten Prozentsatz der Einzelkanäle in den offenen Zustand versetzen, womit zumindest ein abgestufter Verlauf möglich wäre. Einer kontinuierlichen Funktion noch näher käme man wohl, wenn die Übergänge zwischen offenem und geschlossenem Zustand in einem variablen Zeitverhältnis getaktet würden. So oder so ähnlich

könnten die von einem Ingenieur vorgeschlagenen Lösungen aussehen. Sie sind nur deswegen erwähnt, damit umso deutlicher wird, wie andersartig der von der Natur eingeschlagene Weg ist. Die Zustände der einzelnen Ionenkanäle wechseln, aber hierfür wird kein Taktgeber benutzt. Sie tun dies nicht in regelmäßigen Zeitabständen, sondern mit einer gewissen Übergangswahrscheinlichkeit. Diese Übergangswahrscheinlichkeiten werden zwar von physiologischen Kontrollgrößen bestimmt, aber der aktuelle Zustand zu einem bestimmten Zeitpunkt, entweder offen oder geschlossen, ist immer ein Wahrscheinlichkeitszustand. Es scheint, dass sich die Natur zur Steuerung der Ionenkanäle, neben den physiologischen Einflussgrößen, die Brown'sche Molekularbewegung zunutze macht. Sicher ist, dass man um diese Zufallsprozesse nicht herumkommt. Sie sind essenzieller Bestandteil der Ionenkanal-Funktion. Damit sind Zufallsprozesse aber auch essenzieller Bestandteil jeglicher neuronaler Aktivität.

ZUFALLSPROZESSE ALS UNVERMEIDBARE GRUNDLAGE NEUROBIOLOGISCHER FUNKTIONEN?

Schon Anfang der 50er-Jahre des letzten Jahrhunderts haben Hodgkin und Huxley in ihrer bahnbrechenden Arbeit zur mathematischen Simulation ihrer experimentellen Registrierungen von Membranpotenzialen und Ionenströmen sog. „rate constants“ eingeführt³² und damit implizit schon die statistischen Übergangswahrscheinlichkeiten beim Öffnen und Schließen von Ionenkanälen vorweg genommen. Später, durch die Einführung der Patch-Clamp-Technik mit der Möglichkeit zur Messung an Einzelkanälen, konnte dann die der Ionenkanal-Aktivierung inhärente Stochastik experimentell nachgewiesen werden.³³ Heutzutage gehört das Wissen um diese Zusammenhänge zu den Grundkenntnissen der Neurophysiologie, die nicht nur alle Neurowissenschaftler beherrschen dürften, sondern auch alle Studenten der Lebenswissenschaften lernen sollen. Ein Tutorial zur Analyse von Patch-Clamp-Daten³⁴ beginnt mit dem Satz: „Ion channels open and close in a stochastic fashion, following the laws of probability. However, distinct from tossing a coin or a die, the probability of finding the channel closed or open is not a fixed number but can be modified (i. e., we can cheat) by some

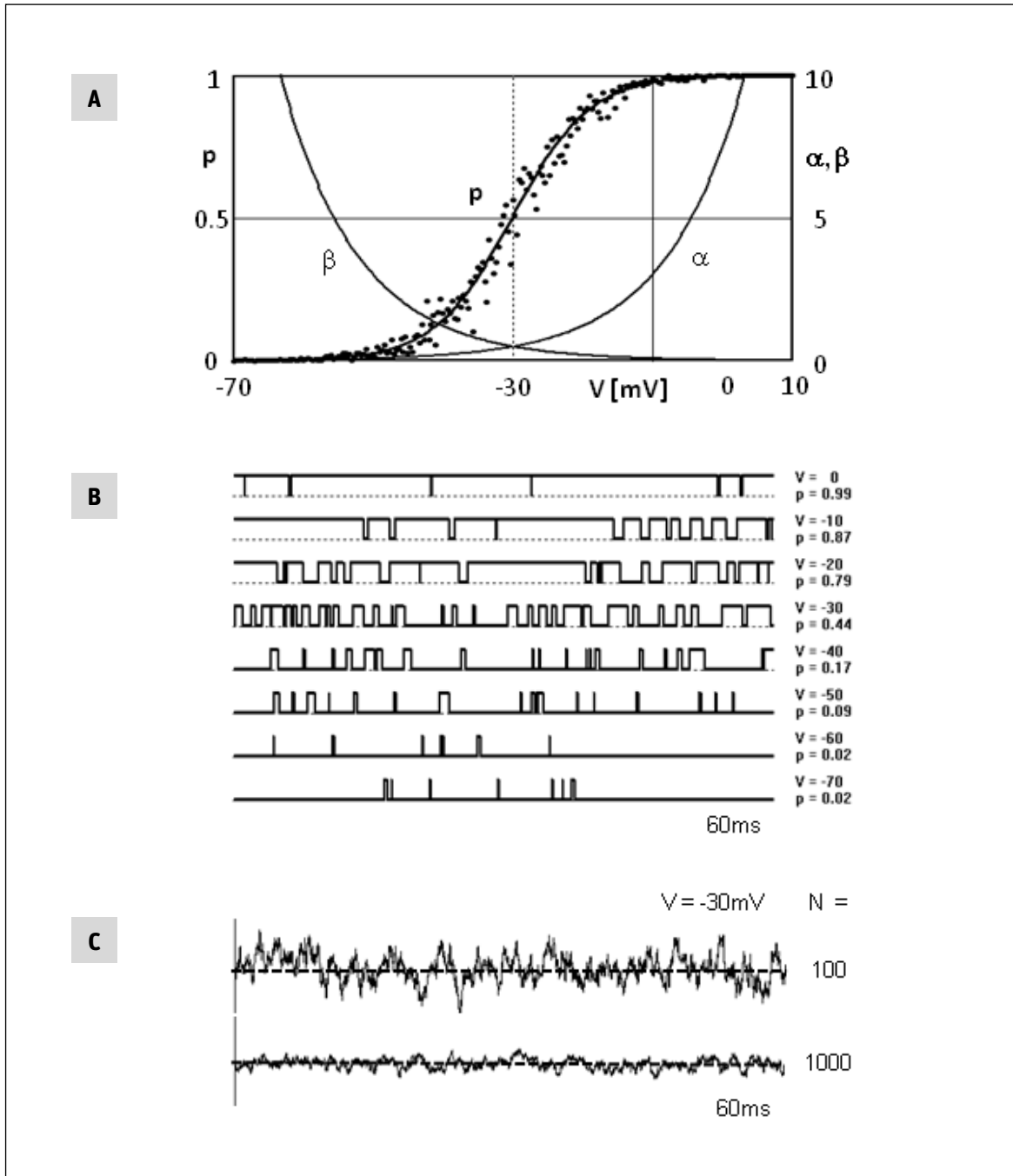


Abbildung: Das obere Diagramm (A) zeigt einen typischen Verlauf der Aktivierungskurve (Offen-Wahrscheinlichkeit) eines spannungsabhängigen Ionenkanals, dargestellt anhand der Boltzmann-Funktion $p = 1/(1+\exp(-s(V-V_h)))$. Die Exponentialfunktionen sind die dazu passenden Zufallswahrscheinlichkeiten (rate constants) $\alpha = \beta = \exp(b(V-V_h))$, aus denen sich die Boltzmann-Funktion errechnet, mit $b = s/2$ für α and $b = -s/2$ für β .³⁵ Die Punkte sind die Offenwahrscheinlichkeiten bei unterschiedlichen Membran-spannungen, wie sie sich aus Computer-Simulationen unter Nutzung der Zufallswahrscheinlichkeiten α und β ergeben. In B sind solche Simulationen für einige wenige Membranpotentiale exemplarisch aufgezeichnet. Die Fluktuationen in C ergeben sich aus der Aufsummierung wiederholter Berechnungen ($n = 100$ und $n=1000$, gemäß der Zahl von gleichzeitig aktivierten Ionenkanälen) bei einem konstanten Membranpotential (hier für den Halbaktivierungswert $V_h = -30$ mV). Die Länge der Ordinate entspricht plus / minus 10 % des deterministischen Wertes.

external stimulus, such as the voltage.“ Auch die hier gezeigte Abbildung zur Illustration dieser Zusammenhänge ist aus einer Lernsoftware zusammengestellt.³⁶ Sie zeigt das Öffnen und Schließen eines Ionenkanals als Funktion der Membranspannung, simuliert mit Zufallszahlen entsprechend der schon von Hodgkin und Huxley postulierten „rate constants“.

Das obere Diagramm (Abb. A) zeigt die Boltzmann-Funktion, die in diesem Beispiel die spannungsabhängige Aktivierung eines Ionenstroms wiedergibt. Zusätzlich eingezeichnet sind zwei Exponentialfunktionen, welche die Übergangswahrscheinlichkeiten (rate constants) vom offenen zum geschlossenen und vom geschlossenen zum offenen Zustand darstellen. Deren Parameter sind so gewählt, dass sie, entsprechend der von Hodgkin und Huxley vorgegebenen Gleichungen, explizit die Boltzmann-Funktion ergeben.³⁷ Bis zu diesem Punkt ist das gesamte System also noch völlig deterministisch.

Der Zufall kommt erst mit ins Spiel, wenn man von der mathematischen auf die neurophysiologische Ebene wechselt und die Ionenkanäle mit einbezieht. Die Punkte in Abb. A kennzeichnen den prozentualen Anteil der „Offen“-Zustände eines Einzelkanals, wenn man dessen Übergänge durch Zufallszahlen aus dem Computer über eine gewisse Zeit simuliert, was in Abb. B exemplarisch für einige Potenziale dargestellt ist. Die Übergangswahrscheinlichkeiten sind entsprechend der Exponentialfunktion aus Abb. A gewählt und dementsprechend folgen die Werte der Offenzustände recht gut dem Verlauf der Boltzmann-Funktion – allerdings mit einer gewissen Streuung. Die Punkte werden höchstens mal durch Zufall exakt die Boltzmann-Funktion treffen.

Die Streuung wird sichtbar geringer, je mehr man sich einem dauernd offenen oder dauernd geschlossenen Zustand nähert. Auch mit längerer Simulationszeit wird die Streuung natürlich geringer, ebenso wenn man über eine größere Zahl von Ionenkanälen aufsummiert. In Abb. C sind die Fluktuationen eines Gesamtstroms dargestellt, aufsummiert über 100 und 1.000 Ionenkanäle, eine oft schon unrealistisch hohe Zahl. Diese Kurven sind ein Beispiel für das, jedem Experimentator sehr wohl bekannten, „Rauschen“ in derartigen Registrierungen. In diesem Fall kann man sich auch nicht mehr auf unbekannte

Einflussgrößen berufen. In dieser Simulation ist es einzig der den Ionenkanälen inhärente Zufallsprozess ihrer Aktivierung, welcher die Fluktuationen hervorruft.

Nun ist diese Abbildung zwar anhand einer vereinfachten Computer-Simulation einer Lernsoftware erstellt, aber alle die dieser Simulation zugrundeliegenden Annahmen sind physiologische Realität. Kein Neurophysiologe wird bestreiten, dass Zufallskomponenten ein wesentlicher Bestandteil der Steuerung von Ionenkanälen sind, was auch immer noch herauszufinden sein wird, durch welche Mechanismen (Stichwort „gating currents“) sie sich manifestieren. Um eine wirklich deterministische Situation zu erreichen, müsste die Zahl der Ionenkanäle unendlich groß sein oder die Zelle müsste über einen unendlich langen Zeitraum unter konstanten Bedingungen gehalten werden. Dies ist genauso wenig mit der Funktion eines Neurons vereinbar wie ein andauernd geschlossener oder offener Zustand der Ionenkanäle. Die neuronale Informationsverarbeitung spielt sich in einem Zwischenbereich ab und sie ist ein dynamischer Prozess mit immerwährenden zeitlichen Veränderungen. Somit gibt es keine Chance, aus der Stochastik der Ionenkanäle auf exakt definierte Werte zu kommen. Damit wird, zusätzlich zu der „statischen“ Zufallskomponente, wie sie etwa durch die Boltzmann-Funktion repräsentiert ist, eine qualitativ andere, „dynamische“ Zufallskomponente mit ins Spiel gebracht. Dies ist das Rauschen – und man kann es, unter keinen Bedingungen des Lebens, loswerden.

ZUFALL UND NOTWENDIGKEIT IN DER NEUROPHYSIOLOGIE – RAUSCHEN UND NICHTLINEARE DYNAMIK

Nun könnte man fragen, ob die den Ionenkanälen zugrundeliegende Stochastik angesichts der unglaublich großen Zahl von Neuronen und der noch viel größeren Zahl von Ionenkanälen auf höheren Ebenen neuronaler Aktivität nicht doch heraus gemittelt wird und für das wirkliche Leben und die alltägliche Willensbildung genauso wenig eine Rolle spielt wie etwa die Quantenphysik. Das kann passieren, aber es kann auch gerade das Gegenteil der Fall sein, nämlich eine dramatische Verstärkung von selbst geringfügig erscheinenden Zufallskomponenten. Man kennt

dies von der Chaos-Theorie. Allerdings ist, nebenbei bemerkt, auch ein chaotisches System zunächst mal ein deterministisches System. Ohne Zufallskomponenten ist das Verhalten chaotischer Systeme zwar unregelmäßig und völlig aperiodisch, aber vollständig determiniert. Sein Verhalten lässt sich eben nicht mathematisch voraus berechnen, auch wenn das System selbst vollständig mathematisch beschreibbar sein sollte. Aber dies gilt für alle nicht-linearen Systeme höherer Dimensionalität als 3, ob sie nun chaotisch sind oder nicht – und ist daher eher ein methodisches denn prinzipielles Problem. In numerischen Simulationen wird auch ein chaotisches System unter identischen Anfangsbedingungen und ohne stochastische Einflüsse immer denselben Verlauf zeigen.

Die entscheidenden Komponenten für die Verstärkung von Rauschen sind die Nichtlinearitäten biologischer Funktionszusammenhänge, wie sie beispielsweise auch schon in der Boltzmann-Funktion zum Ausdruck kommen. An solchen Nichtlinearitäten können, unter dem Einfluss von Rauschen, besondere Phänomene in Erscheinung treten, wie sie von dem rein deterministischen System nie zu erwarten wären. Diese sog. „kooperativen Effekte“ von Rauschen und nichtlinearer Dynamik sind gut bekannt, aber häufig nicht einfach zu erklären. Sie sind Gegenstand zahlreicher Untersuchungen, vor allem in der Biophysik.

Es kommt hinzu, dass die neuronalen Funktionsabläufe stark ineinander verflochten und häufig zirkulär sind. Letzteres gilt viel stärker noch als für die synaptischen Übertragung, mit eher sequenziellen Funktionsabläufen, für die intrinsische Dynamik von Neuronen, wo die Membranspannung durch die Aktivierung von Ionenkanälen verändert wird, deren Zustand selbst sich wieder durch die Membranspannung verändert – natürlich in nichtlinearer Form. Gerade unter solchen Bedingungen kann sich selbst kleinstes Rauschen gewaltig aufschaukeln und zu einem, gegenüber dem deterministischen System, völlig veränderten Verhalten führen. Auch wir haben uns mit solchen Phänomenen beschäftigt und konnten in unseren Simulationen neuronaler Aktivität aufzeigen, dass dies insbesondere dann der Fall ist, wenn man möglichst realitätsnah das durch die Ionenkanäle induzierte Rauschen nachbildet.³⁸

Derartige Rauscheffekte sind aber nicht nur in mathematischen Simulationen zu sehen, sondern zeigen sich auch in experimentellen Daten. Am bekanntesten sind wohl die als „Stochastische Resonanz“ bezeichneten Phänomene,³⁹ die sich in der Biologie bis auf die Ebenen von Verhaltensreaktionen nachweisen lassen.⁴⁰ Letztendlich gibt es sogar neuronale Transduktionsprozesse, die ohne das Zusammenspiel von Nichtlinearer Dynamik und Rauschen überhaupt nicht funktionieren würden. Dazu gehört u. a. eines der höchst sensibelsten Sinnessysteme, der elektrische Sinn der Haie.⁴¹ Die Reihe von nicht nur mathematischen, sondern auch experimentellen Nachweisen zur funktionellen Bedeutung von Rauschen in der Neurophysiologie ließe sich weiter fortsetzen. Ich möchte jetzt aber zumindest noch kurz einen anderen, vielleicht sogar weiter reichenden Aspekt ansprechen und zu bedenken geben. Dies betrifft den Vergleich technischer und biologischer Systeme.

DETERMINISMUS UND ZUFALL IN BIOLOGIE UND TECHNIK – WIE WEIT GEHEN DIE ANALOGIEN?

Das eingangs zitierte Gedicht mit dem von sich selbst überzeugten Gummiball zeugt zuallererst von der Unsicherheit der über sich selbst nachdenkenden Menschen, ob sie vielleicht nicht mehr wären als ein Spielball der Naturgesetze. Dies entspricht ziemlich exakt den Vorstellungen, dass wir durch unsere Verschaltungen festgelegt sind und aufhören sollten, von Freiheit zu sprechen.⁴² Dann würden wir denselben Illusionen unterliegen wie der Gummiball. Diese Analogie ist von einer Dichterin erschaffen, vielleicht rein intuitiv und ohne vorher irgendetwas von den aktuellen wissenschaftlichen Diskussionen über den freien Willen und den Determinismus gehört zu haben. Und es ist natürlich eine dichterisch überhöhte Analogie.

Es wurde aber auch im wissenschaftlichen Bereich schon immer versucht, die Funktionsweise des Gehirns in Analogie zu physikalisch-technischen Systemen zu „erklären“. Dies waren in Zeitalter der Mechanik die Räderwerke, welche nun, im Zeitalter der Elektronik, durch Computer und elektrische Schaltkreise ersetzt wurden. Damit kommt man natürlich den neuronalen Funktionen schon etwas näher, zumindest insofern,

als diese auf elektrochemischen Prozessen aufbauen. Allerdings sollte man auch nicht die möglicherweise viel wichtigeren Unterschiede übersehen. Ein mir wichtig erscheinender Punkt ist, interessanterweise von Seiten der Wissenschaftstheorie immer wieder hervorgehoben, dass nur technische Artefakte einen funktionalen bzw. teleologischen Hintergrund haben, während gerade biologische Systeme als mechanistische Systeme betrachtet werden sollten – sofern man nicht den Anspruch erhebt, den Willen des Schöpfers oder der Schöpfung zu kennen.⁴³

Dies hat Konsequenzen. Technische Systeme werden hinsichtlich einer bestimmten Funktion konstruiert. Dazu lernt der Ingenieur, wie man unliebsame Komponenten vermeidet oder zumindest reduziert, insbesondere solche, welche die Kontrollierbarkeit des Systems erheblich erschweren könnten. Dies sind, an vorderster Stelle, Nichtlinearitäten und Rauschen – also gerade jene Komponenten, welche aus biologischen Systemen nicht wegzudenken sind. Tatsächlich können technische Systeme, einschließlich Computer, vieles besser als der Mensch. Computer arbeiten schnell und liefern exakte Daten, sei es auch nur die Zahl „42“. ⁴⁴ Dahingegen ist die neuronale Signalübertragung extrem langsam und die Ergebnisse der neuronalen Informationsverarbeitung, bis hin zu Willensentscheidungen, sind eher unscharf und keineswegs immer klar und eindeutig. Allerdings besitzt das menschliche Gehirn eine Flexibilität und Anpassungsfähigkeit, wie sie noch von keinem technischen System erreicht wird – entgegen aller großartigen Prognosen gegen Ende des vorigen Jahrhunderts.⁴⁵ Man könnte sich fragen, ob das Gehirn seine Flexibilität und Kreativität nicht trotz, sondern gerade wegen dieser technisch so unerwünschten Eigenschaften, den Nichtlinearitäten und den Zufallsprozessen, entwickeln konnte.

Auch hierfür ließe sich ein mögliches Beispiel anführen, und zwar im Zusammenhang mit einem für die neuronale Informationsverarbeitung, insbesondere für die ganzheitliche Wahrnehmung, offensichtlich besonders wichtigen Vorgang, der neuronalen Synchronisation.⁴⁶ Angenommen, es wird ein vollkommen deterministisches System durch externe Signale synchronisiert, dann geht es nicht mehr aus dieser Synchronisation heraus, auch wenn die externen Signale schon längst

nicht mehr da sind. Man braucht dazu ein weiteres, anderes Signal – oder man gibt Rauschen dazu.⁴⁷ Unter dem Einfluss von Rauschen wäre dann auch nicht unbedingt vorhergesagt, welche Neurone synchronisieren. Die Synchronisation könnte sogar zwischen konkurrierenden Netzwerken wechseln, was sich z. B. als physiologisches Korrelat anbieten könnte, um zwischen verschiedenen Möglichkeiten einer Willensentscheidung auszuwählen. Letzteres ist, zugegebenermaßen, reine Spekulation. Trotzdem sollte man vielleicht dem Zusammenspiel zwischen Rauschen und Nichtlinearitäten bei der Untersuchung mentaler Prozesse oder beim Versuch zur Entwicklung von „Menschmaschinen“⁴⁸ mehr Beachtung schenken. Es gibt seit einigen Jahren schon einige vielversprechende Ansätze in der Physik und Technik, sich diese kooperativen Effekte zunutze zu machen – durch „tuning into noise“.⁴⁹

ZUSAMMENFASSUNG UND SCHLUSSFOLGERUNGEN

Ausgangspunkt dieser Überlegungen war die Diskussion um den freien Willen, der in den letzten Jahren insbesondere von neurowissenschaftlicher Seite in Frage gestellt wurde, mit dem Argument einer unbewussten, nach den Naturgesetzen ablaufenden und damit determinierten Willensbildung. Diese Angriffe auf den freien Willen von Seiten der Neurophysiologie sind gerade deswegen besonders ernst zu nehmen, weil sie sich nicht nur auf irgendwelche theoretischen Überlegungen berufen, sondern den Anspruch erheben, durch experimentelle Ergebnisse belegt zu sein. Diesen Experimenten wurden hier andere Experimente gegenübergestellt, welche zeigen, dass schon der grundlegende Prozess jeglicher neuronalen Informationsverarbeitung, das Öffnen und Schließen von Ionenkanälen, neben den physiologischen Gesetzmäßigkeiten grundsätzlich unvermeidbare Zufallskomponenten enthält. Diese Ergebnisse sind eigentlich allen Neurowissenschaftlern bekannt. Trotzdem werden sie in der Diskussion um den Determinismus und den freien Willen kaum mal oder nur ganz am Rande erwähnt – vielleicht weil sie als ein vernachlässigbarer Nebeneffekt angesehen werden oder weil die Prozesse auf Ionenkanal-Ebene als irrelevant erachtet werden, wenn es um höhere Funktionen der Informationsverarbeitung geht? Ich habe des-

wegen versucht darzulegen, warum diese Zufallsprozesse unter den Bedingungen des realen Lebens unvermeidbar sind und warum sie, im Zusammenspiel mit den grundsätzlichen Nichtlinearitäten biologischer Prozesse, sehr wohl funktionelle Bedeutung auf allen Ebenen der Informationsverarbeitung haben.

Man kann sich offenbar, wenn es nun um die Argumentation für oder gegen den freien Willen geht, auf ganz unterschiedliche Experimente beziehen und, davon abhängig, zu ganz unterschiedlichen Schlussfolgerungen kommen – ohne dass die experimentellen Ergebnisse an sich in irgendeiner Weise in Frage gestellt werden müssten. Auf der einen Seite stehen die vielen Patch-Clamp-Experimente, welche die Stochastik der Ionenkanalaktivierung zeigen. Auf der anderen Seite stehen vor allem die oben erwähnten Experimente von Libet und Haynes. Letztere zeigen aber zunächst einmal nur, dass im Gehirn Prozesse ablaufen, die offensichtlich mit der Willensbildung zu tun haben, bevor dieser Vorgang subjektiv bewusst wird. Dass diese Prozesse determiniert sein sollen ist eine Behauptung, die durch solche Experimente in keiner Weise belegt werden kann. Der Determinismus wird aus einer ganz anderen, rein theoretischen Ecke geholt. Somit erscheint die Forderung nach einer zumindest punktuellen Verankerung einer Theorie mit experimentellen Daten⁵⁰ in diesem Fall kaum erfüllt. Dahingegen lässt sich die Behauptung einer den Neuronen inhärenten und unvermeidbaren Stochastik recht gut mit den Ergebnissen aus vielen hunderten oder gar tausenden Patch-Clamp-Experimenten belegen. Deswegen könnte ich dem Satz von Gerhard Roth⁵¹: „... Indeterminismen, für die es im Gehirn übrigens keinen Hinweise gibt ...“ eher zustimmen, wenn das „In“ vor dem „Determinismus“ fehlen würde.

Das Leben hat sich offensichtlich in einem Bereich entwickelt, in dem es sich eine zumindest makroskopische Unbestimmtheit zunutze machen kann.⁵² Dieses Prinzip von „Zufall und Notwendigkeit“ zieht sich anscheinend durch bis in die Grundlagen neuronaler Informationsverarbeitung – und man wird es auch auf höheren Ebenen neuronaler Prozesse nicht los. Makroskopisch meint dabei alles, was oberhalb der Brown'schen Molekularbewegung liegt bzw. unterhalb der für einen Laplace'schen Dämon notwendigen Kennt-

nis. Bernhard Russel⁵³ bemerkt zu diesem Dämon: „Alle Kausalgesetze sind Ausnahmen unterworfen, wenn die Ursache nicht den Zustand des ganzen Weltalls umfasst.“ Mit dieser Einschränkung muss und kann man wohl leben. Wieviel mehr an Freiheit könnte man erwarten – nur limitiert durch den sich andauernd ändernden Gesamtzustand aller Moleküle des Weltalls? Außerdem würde nicht einmal die Kenntnis dieser Zustände an den hier aufgezeigten Konsequenzen von Rauscheffekten wirklich Substanzielles ändern. Wenn ich numerische Simulationen rechne und Rauschen dazu gebe, so nehme ich hierfür Zufallszahlen aus dem Computer. Diese sind vollständig determiniert und ich könnte sie mir ausgeben lassen, sodass ich für mein kleines System so etwas wie den Laplace'schen Dämon spielen könnte. Wie die Zufallszahlen aussehen, ist aber völlig uninteressant. Das Entscheidende sind die durch Zufallsprozesse eingebrachten Fluktuationen, bekannt oder nicht, und deren Wechselspiel mit den gegebenenfalls vollständig determinierten Nichtlinearitäten des Systems.

Ist also nicht der freie Wille eine Illusion sondern der Determinismus? Wäre beides, freier Wille und Determinismus, sogar miteinander verträglich, entsprechend der Kompatibilitätstheorie? Oder ist vielleicht beides falsch – sowohl der Determinismus als die Annahme eines freien Willen? Oder hat Determinismus mit dem freien Willen überhaupt nichts zu tun? Sicherlich ist der Nachweis von Zufallskomponenten und Rauschen in der neuronalen Informationsverarbeitung kein Beweis für den freien Willen – aber genauso sicher ist, dass die Annahme eines biologischen Determinismus kein gutes Argument dagegen ist.⁵⁴

|| HANS A. BRAUN

Physiologisches Institut,
Philipps-Universität Marburg

ANMERKUNGEN

- 1 Aus Kaléko, Mascha: In meinen Träumen läutet es Sturm, München 2012.
- 2 an der Heiden, U. (Hrsg): Hat der Mensch einen freien Willen? Die Antworten großer Philosophen, Stuttgart 2007.
- 3 Tretter, F. / Grünhut, C.: Ist das Gehirn der Geist? Grundfragen der Neurophilosophie, Göttingen 2010.
- 4 Suppes, Patrick zit. in Keil, G.: Willensfreiheit und Determinismus, Stuttgart 2009.
- 5 Singer, W.: Verschaltungen legen uns fest. Wir sollten aufhören, von Freiheit zu sprechen, in: Hirnforschung und Willensfreiheit, hrsg. von C. Geyer, Frankfurt a. M. 2004, S. 30-65; Roth, G.: Worüber dürfen Hirnforscher reden – und in welcher Weise?, in: Hirnforschung und Willensfreiheit, hrsg. von C. Geyer, Frankfurt a. M. 2004, S. 66-85.
- 6 Prinz, W.: Der Mensch ist nicht frei. Ein Gespräch, in: Hirnforschung und Willensfreiheit, hrsg. von C. Geyer, Frankfurt a. M. 2004, S. 20-26.
- 7 Singer: Verschaltungen legen uns fest.
- 8 Prinz: Der Mensch ist nicht frei.
- 9 Keil: Willensfreiheit und Determinismus; Falkenburg, B.: Mythos Determinismus. Wieviel erklärt uns die Hirnforschung?, Heidelberg 2012.
- 10 Singer: Verschaltungen legen uns fest.
- 11 Hille, B.: Ionic Channels of Excitable Membranes, Sunderland, Mass. 1992.
- 12 Neher, E. / Sakmann, B. / Steinbach, J. H.: The extracellular patch clamp – a method for resolving currents through individual open channels in biological membranes, in: Pflügers Arch 375/1978, S. 219-228.
- 13 Libet, B. / Wright, E. W. / Gleason, C. A.: Readiness potentials preceding unrestricted spontaneous pre-planned voluntary acts, in: Electroencephal. and Clin. Neurophysiology 54/1983, S. 322-325.
- 14 Soon, C. S. / Brass, M. / Heinze, H.-J. / Haynes, J.-D.: Unconscious determinants of free decisions in the human brain, in: Nature Neuroscience 11/2008, S. 543-545.
- 15 Kornhuber, H. H. / Deecke, L.: Hirnpotentialänderungen bei Willkürbewegungen und passiven Bewegungen des Menschen. Bereitschaftspotential und reafferente Potentiale, in: Pflügers Arch Physiol 281/1965, S. 1-17.
- 16 Libet / Wright / Gleason: Readiness potentials preceding unrestricted spontaneous pre-planned voluntary acts.
- 17 Soon / Brass / Heinze / Haynes: Unconscious determinants of free decisions in the human brain.
- 18 Singer: Verschaltungen legen uns fest.
- 19 Smith, K.: Taking aim at free will, in: Nature 747/2011, S. 23-25.
- 20 Falkenburg: Mythos Determinismus.
- 21 Libet, B.: Do We Have Free Will?, in: Journal of Consciousness Studies 8-9/1999, S. 47-57; Libet, B.: Mind Time, Frankfurt a. M. 2005.
- 22 Freeman, A. / Libet, B. / Sutherland, K. (Hrsg): The Volitional Brain. Towards a Neuroscience of Free Will, New York 1999.
- 23 Soon / Brass / Heinze / Haynes: Unconscious determinants of free decisions in the human brain.
- 24 Smith: Taking aim at free will.
- 25 Heiden: Hat der Mensch einen freien Willen?; Keil: Willensfreiheit und Determinismus; Falkenburg: Mythos Determinismus.
- 26 Tretter / Grünhut: Ist das Gehirn der Geist?
- 27 Helmrich, H.: Wir können auch anders. Kritik der Libet Experimente, in: Hirnforschung und Willensfreiheit, hrsg. von C. Geyer, Frankfurt a. M. 2004, S. 92-97.
- 28 Heisenberg, M.: Is free will an illusion?, in: Nature 459/2009, S. 164-165.
- 29 Koch, C.: Die Zukunft der Hirnforschung. Das Bewußtsein steht vor seiner Enthüllung, in: Hirnforschung und Willensfreiheit, hrsg. von C. Geyer, Frankfurt a. M. 2004, S. 229-243.
- 30 Heisenberg: Is free will an illusion?
- 31 Libet / Wright / Gleason: Readiness potentials preceding unrestricted spontaneous pre-planned voluntary acts; Soon / Brass / Heinze / Haynes: Unconscious determinants of free decisions in the human brain.
- 32 Hodgkin, A. L. / Huxley, A. F.: A quantitative description of membrane current and its application to conduction and excitation in nerve, in: J. Physiol. 17/1952, S. 500-544.
- 33 Neher / Sakmann / Steinbach: The extracellular patch clamp.
- 34 Alvarez, O. / Gonzalez, C. / Latorre, R.: Counting Channels. A Tutorial Guide on Ion Channel Fluctuation Analysis, in: Adv Physiol Educ 26/2002, S. 327-341.
- 35 Tchaptchet, A. / Postnova, S. / Finke, C. u. a.: Modeling Neuronal Activity in Relation to Experimental Voltage- / Patch-Clamp Recordings, Brain Res (im Druck), 2013.
- 36 www.virtual-physiology.com, SimNeuron, Applets.
- 37 Ebd.
- 38 Finke, C. / Vollmer, J. / Postnova, S. / Braun, H. A.: Propagation effects of current and conductance noise in a model neuron with subthreshold oscillations, in: Mathematical Biosciences 214/2008, S. 109-121.
- 39 Wiesenfeld, K. / Moss, F.: Stochastic resonance and the benefits of noise. From ice ages to crayfish and SQUIDS, in: Nature 375/1995, S. 33-36.
- 40 Russell, D. F. / Wilkens, L. A. / Moss, F.: Use of behavioural stochastic resonance by paddle fish for feeding, in: Nature 402/1999, S. 291-294.
- 41 Braun, H. A. / Wissing, H. / Schäfer, K. / Hirsch, M. C.: Oscillation and noise determine signal transduction in shark multimodal sensory cells, in: Nature 367/1994, S. 270-273.

- 42 Singer: Verschaltungen legen uns fest.
- 43 Kuhn, T. S.: Die Struktur wissenschaftlicher Revolutionen, Berlin 1996; Stegmüller, W.: Teleologie, Funktionalanalyse und Selbstregulation, Berlin 1969.
- 44 Adams, D.: Per Anhalter durch die Galaxis, München 2009.
- 45 Kurzweil, R.: The Age of Spiritual Machines. When Computers Exceed Human Intelligence, New York 1999; Moravec, H.: Robot. Mere Machine to Transcendent Mind, Oxford 1999.
- 46 Singer, W.: Neuronal Synchrony. A versatile code for the definition of relations?, in: Neuron 24/1999, S. 49-65.
- 47 Postnova, S. / Voigt, K. / Braun, H. A.: A mathematical model of homeostatic regulation of sleep-wake cycles by hypocretin / orexin, in: J Biol Rhythms 24/2009, S. 523-535.
- 48 Brooks, R.: Menschmaschinen. Wie uns die Zukunftstechnologien neu erschaffen, Frankfurt a. M. / New York 2002.
- 49 Bulsara, A. / Gammaitoni, L.: Tuning in to noise, in: Physics Today 1996, S. 39-45.
- 50 Stegmüller, W.: Theorie und Erfahrung, Berlin 1973.
- 51 Roth: Worüber dürfen Hirnforscher reden – und in welcher Weise?
- 52 Monod, J.: Zufall und Notwendigkeit. Philosophische Fragen der modernen Biologie, München 1977.
- 53 Zit. nach Keil: Willensfreiheit und Determinismus.
- 54 Danksagung: Ich bedanke mich bei Felix Tretter für die Einladung, einen Beitrag zu diesem Band liefern zu dürfen und insbesondere für seine wertvollen Hinweise und seine kritischen, sehr hilfreichen Kommentare. Bei Aubin Tchaptchet bedanke ich mich für die Zusammenarbeit bei der Entwicklung des Lernprogramms „SimNeuron“, das zur Illustration der hier vorgestellten Überlegungen herangezogen wurde.