

HOOFDSTUK 9: HERSENEN EN BEWUSTZIJN: VAN PNEUMA TOT GRIJZE MASSA

Wim van de Grind & Gert-Jan Lokhorst

1999

W. N. A. van de Grind & G. J. C. Lokhorst. Hersenen en bewustzijn: van pneuma tot grijze massa. In Frank Wijnen & Frans Verstraten, eds., *Het brein te kijk: verkenning van de cognitieve neurowetenschappen*, pp. 217–246. Swets en Zeitlinger, Lisse, 2001. ISBN 90–265–1676–2. Tweede druk: 2002. Derde druk in voorbereiding.

Inhoudsopgave

1 (9.1) Overzicht	2
2 (9.2) Bewustzijn in de filosofie: van pneuma tot grijze massa	2
2.1 (9.2.1) Het bewustzijnsprobleem	2
2.2 (9.2.2) De vrije wil	3
2.3 (9.2.3) Oorsprong van het moderne hersenen-bewustzijn probleem	3
2.4 (9.2.4) Dualisme of monisme?	4
2.5 (9.2.5) Reductie of superveniëntie?	5
3 (9.3) Bewustzijn als biologisch verschijnsel en als onderwerp van neurowetenschappelijk onderzoek	6
3.1 (9.3.1) Overzicht	6
3.2 (9.3.2) Over de definitie van bewustzijn en vrije wil	7
3.3 (9.3.3) Objectieve en subjectieve verschijnselen	8
3.4 (9.3.4) Heeft bewustzijn een functie of is het een epifenomeen? .	9
3.5 (9.3.5) De aard van de gezochte verklaring van bewustzijnsverschijnselen	11
3.6 (9.3.6) De pragmatische aanpak in de moderne neurowetenschap	12
4 (9.4) De eerste pogingen tot hersenonderzoek aan bewuste processen	14
4.1 (9.4.1) De stellingen van Libet	14
4.2 (9.4.2) Gegoochel met de tijd: latentie en duur van bewuste ervaringen.	15
4.3 (9.4.3) Vrije wil of niet?	18
4.4 (9.4.4) Leiden alternatieven voor Libet's opvatting tot dualisme?	21

5	(9.5) Bewuste ervaring als variabele in visueel hersenonderzoek en visuele psychofysica	22
5.1	(9.5.1) Bewegingsblindheid en het neuronale correlaat van bewust bewegingszien	22
5.2	(9.5.2) Het neuronaal correlaat van bewust zien	25
5.3	(9.5.3) Blindzien	26
6	(9.6) Conclusies en vooruitblik	28
7	Literatuur	29

Those who see any difference between soul and body have neither
Oscar Wilde, *Chameleon*, 1894

1 (9.1) Overzicht

We beginnen in 8.2 met een korte inleiding in de filosofische aspecten van het hersenen-bewustzijn probleem en het probleem van de vrije wil. Daarna gaan we in 8.3 in op de grenzen en mogelijkheden van de studie van bewustzijn als een biologisch verschijnsel en als een aspect van de werking van de hersenen. Vervolgens bespreken we in 8.4 de eerste experimenten waarin werd getracht een brug te slaan tussen activiteiten in het zenuwstelsel en de bewuste ervaring en vrije wil. Dit bleek qua houdbaarheid van de conclusies geen onverdeeld succes en neurowetenschappers hebben erdoor geleerd wat voorzichtiger met de interpretaties van hun bevindingen om te springen. Grote denkrichtingen en vergaande conclusies worden tegenwoordig meestal vermeden. Dat heeft geleid tot de meer pragmatische invalshoek die in het huidige hersenonderzoek de boventoon voert. Dit pragmatisme blijkt het bewustzijnsonderzoek voor het eerst in de geschiedenis op wetenschappelijk acceptabele wijze binnen het domein van de natuurwetenschap te brengen. Vooral onderzoek aan de visuele perceptie lijkt toegang te verschaffen tot het ‘neuronaal correlaat van bewustzijn’. In 8.5 geven we daarvan een overzicht om dan in 8.6 met enkele conclusies en een vooruitblik naar de toekomst te eindigen.

2 (9.2) Bewustzijn in de filosofie: van pneuma tot grijze massa

2.1 (9.2.1) Het bewustzijnsprobleem

Marietje zit achter haar computer en ziet een aantal letters op het scherm staan. De fysica en de neurofysiologie geven een tamelijk duidelijk beeld van wat er hierbij gebeurt: het elektronenkanon in de monitor vuurt elektronen op het scherm af, er komen fotonen vrij die naar haar ogen vliegen, er komen bepaalde elektrochemische processen in haar netvlies op gang, er gaan signalen naar de hersenen, en uiteindelijk vinden er zekere veranderingen van de activiteiten in bepaalde gebieden van de hersenen plaats. Maar de fysica en de neurofysiologie lijken het interessantste aspect van dit gebeuren buiten beschouwing te laten, namelijk het feit dat deze veranderingen van hersenactiviteit gepaard gaan met *bewuste gewaarwordingen* in Marietjes geest. Zouden die gewaarwordingen niet

net zo goed *niet* kunnen plaatsvinden? Het elektronenkanon is zich er per slot van rekening ook niet van bewust dat het elektronen afvuurt. En waarom leidt het fotonenbombardement van de retina eigenlijk tot *visuele* gewaarwordingen? Waarom *ziet* Marietje een A op het scherm als een gebied met een bepaalde *kleur* en *vorm*, in plaats van dat ze hem *ruikt* als iets waar een bepaalde karakteristieke *geur* vanaf komt? Ziedaar één aspect van het hersenen-bewustzijn probleem, het probleem dat ons in dit hoofdstuk zal bezighouden.

2.2 (9.2.2) De vrije wil

Het hersenen-bewustzijn probleem heeft nog een ander aspect. Stel dat de letters die Marietje op het scherm ziet haar niet bevallen. Zij kan dan besluiten om bepaalde veranderingen aan te brengen. En inderdaad, even later voert zij de gewenste veranderingen via het toetsenbord in. Hoe kan dit? Ons brein vormt een ingewikkeld systeem dat in nauwe samenhang met de omgeving voortdurend actief is. Op die activiteit lijkt het ‘ik’ dat de eigenaar van het brein denkt te zijn geen invloed uit te kunnen oefenen. En zelfs als ‘ik’ al invloed zou kunnen uitoefenen, dan zou ‘ik’ nog niet eens weten hoe ervoor te zorgen dat de activiteit zodanig verandert dat de vingers de gewenste beweging uitvoeren. Hoe kan onze wil dan invloed hebben? Heeft ze die eigenlijk wel?

2.3 (9.2.3) Oorsprong van het moderne hersenen-bewustzijn probleem

Het moderne hersenen-bewustzijn probleem dateert uit de zeventiende eeuw en is vooral te danken aan Descartes. Descartes maakte een scherp onderscheid tussen de materie aan de ene kant en de ziel aan de andere kant. Hij beschouwde de ruimtelijke uitgebreidheid als het essentiële kenmerk van de materie en het denken als het essentiële kenmerk van de ziel; hij meende dat de materie niet kan denken en dat de ziel geen ruimtelijke afmetingen heeft. Hij meende overigens niet dat de ziel alléén maar kan denken: hij dacht dat ze ook kan waarnemen, willen, gevoelens kan ondergaan, zich gebeurtenissen kan herinneren, en zo voort. Kortom, alles wat we tegenwoordig als ‘bewuste psychische (of mentale) verschijnselen’ zouden willen bestempelen kwam volgens Descartes toe aan de onstoffelijke ziel. Het lichaam daarentegen was volgens Descartes niets meer dan een machine, een automaat die op een mechanische manier zijn eigen gang gaat in overeenstemming met de wetten van de natuur. Deze opvatting paste goed in de ‘mechanisering van het wereldbeeld’ die destijds in volle gang was (Dijksterhuis, 1950).

Descartes maakte een dermate scherpe scheiding tussen ziel en lichaam dat het moeilijk was om zich te voorstellen hoe de twee verband met elkaar kunnen houden. Enerzijds was het niet duidelijk hoe gebeurtenissen in het lichaam tot psychische verschijnselen zouden kunnen leiden; anderzijds was het moeilijk voorstelbaar hoe psychische verschijnselen van invloed zouden kunnen zijn op de cerebrale machinerie.

Vóór de zeventiende eeuw leefden deze problemen minder sterk omdat men zowel een ander beeld van de materie als een ander beeld van psychische verschijnselen had. Aan de ene kant zag men de natuur nog niet als een machine die net zo mechanisch functioneert als een uurwerk. In de natuurkunde van Aristoteles bijvoorbeeld hadden materiële voorwerpen als het ware hun eigen

verlangens en antipathieën; ze streefden er bijvoorbeeld naar om hun ‘natuurlijke plaats’ op te zoeken. De materie was dus lang niet zo ‘zielloos’ als in de opvatting van Descartes. Aan de andere kant werden psychische verschijnselen ook niet zonder meer als onlichamelijk beschouwd. Plato, Aristoteles en de middeleeuwse scholastieke filosofen beschouwden alleen het *verstand* als onstoffelijk en onsterfelijk; de andere hogere psychische vermogens, zoals waarnemen en herinneren, werden in nauw verband gebracht met de materie. Vanaf ongeveer de derde eeuw voor Christus (toen men in Alexandrië voor het eerst goed anatomisch onderzoek begon te verrichten) meende men over het algemeen dat ze verbonden waren met een heel fijn of etherisch materiaal, in het Grieks *pneuma psychikon* en in het Latijn *spiritus animalis* genaamd. Deze gasachtige substantie zou door de hersenholten (ventrikels) en de zenuwen (die men zich als hol voorstelde) waaien en verantwoordelijk zijn voor de waarneming, het denken en de motoriek. Deze opvatting beheerste het denken tot in de zeventiende eeuw (Verbeke, 1945; Clarke en O’Malley, 1968; Clarke en Dewhurst, 1973; Finger, 1994). De ‘animale geesten’ speelden ook een rol in de theorie van Descartes. Net zoals zijn voorgangers dacht hij dat de hersenholten een ‘wind of vlam’ bevatten die bemiddelde tussen de hersenen en de rest van het lichaam; maar hij benadrukte dat de ‘esprits animaux’ uit gewone, gedachteloze, aan de wetten van de mechanica onderworpen materie bestonden.

De fysiologische details van Descartes’ theorie doen tegenwoordig vreemd aan. Hij dacht dat de ziel voornamelijk verbonden was met de pijnappelklier, een klein orgaantje in het midden van de hersenen. (Dit idee was overigens veel origineler dan gewoonlijk wordt beweerd: zie Lokhorst & Kaitaro, te verschijnen.) De zenuwen zouden holle buisjes zijn waarin draden lopen die prikkels vanuit de zintuigen naar de pijnappelklier kunnen overbrengen; de prikkelingen van de pijnappelklier zouden vervolgens kunnen worden geregistreerd door de onstoffelijke ziel, en zo zouden bewuste waarnemingen ontstaan. Soms zou de ziel de pijnappelklier een bepaalde kant opduwen, waardoor de *esprits animaux* van richting zouden veranderen en bepaalde spieren opgeblazen zouden kunnen worden: op die manier zouden bewuste beslissingen van de ziel tot bewegingen van het lichaam kunnen leiden.

Maar al zijn de fysiologische details van Descartes’ theorie vreemd en verouderd, de filosofische strekking van zijn theorie is nog steeds van belang en heeft een grote invloed tot op de dag van vandaag. Er zijn nog steeds geleerden die menen dat de mens uit twee componenten bestaat, een materieel lichaam en een onstoffelijke ziel, die in een causale interactie staan op de door Descartes beschreven wijze. En er zijn al meer dan drie eeuwen lang geleerden die hun best doen om deze theorie onderuit te halen. Ja, Descartes’ interactionistisch dualisme heeft in feite al meer dan drie eeuwen lang als dé Kop van Jut gefungeerd in de filosofie van de geest.

2.4 (9.2.4) Dualisme of monisme?

Al in de zeventiende eeuw kreeg Descartes’ theorie meer kritiek dan bijval. Er valt onder meer het volgende tegen in te brengen.

Ten eerste *verklaart de theorie helemaal niets*. Het is immers niet minder onbegrijpelijk hoe een immateriële ziel zou kunnen waarnemen, denken, willen, enz., dan hoe een materieel ding zoals de hersenen dat zou kunnen doen.

Ten tweede *creëert de theorie alleen maar nieuwe problemen*: we zouden

immers graag willen weten hoe de immateriële ziel met het materiële lichaam in wisselwerking treedt, maar hier heeft geen enkele dualist ooit iets zinnigs over gezegd.

Ten derde is er *geen enkel geprivilegieerd punt* in de hersenen waar de ziel speciaal mee verbonden is. De pijnappelklier is vaak versteend (zoals men al in de zeventiende eeuw ontdekte), het *corpus callosum* (de favoriete plaats van de ziel in de achttiende eeuw, zoals bijvoorbeeld blijkt uit het artikel over de ziel in de *Encyclopédie* van Diderot) kan zonder fatale gevolgen worden doorgesneden (zoals Zinn in de achttiende eeuw aantoonde), er is geen enkele zenuwcel waarvan het uitvallen in zijn eentje tot uitval van alle mentale activiteit leidt, enz. enz.

Ten vierde is de ziel *niet één en ondeelbaar*: allerlei specifieke vermogens (bijvoorbeeld waarneming van beweging, niet van plaats) kunnen uitvallen terwijl de rest van de psyche intact blijft. We kunnen de bewustzijnsstroom zelfs doorsnijden (verdubbelen) door de hersenen door te snijden, zoals het split-brain syndroom (dat mensen vertonen bij wie het *corpus callosum* is doorgesneden) laat zien (Lokhorst, 1996).

Ten vijfde staat de theorie *op gespannen voet met de natuurkunde*. De natuurwetten gelden ook in de hersenen; er is geen enkele reden om aan te nemen dat er een niet-fysische instantie is die ervoor zorgt dat ze in de hersenen niet gelden doordat zij af en toe een vinger in het raderwerk steekt. Tegelijkertijd lijken we ook geen speciaal *fysisch* principe (een psychisch veld of iets dergelijks) nodig te hebben om de werking van de zenuwen te verklaren. Er is dus gewoonweg geen plaats voor een speciaal psychisch beginsel van niet-fysische dan wel fysische aard.

2.5 (9.2.5) Reductie of superveniëntie?

In de loop van de tijd zijn de meeste filosofen tot de overtuiging gekomen dat de hersenen het orgaan zijn waarmee we waarnemen, denken, leren, vergeten en bewegen. Mentale processen (zoals ergens over nadenken) zijn hersenprocessen, mentale gebeurtenissen (zoals schrikken van een geluid) zijn gebeurtenissen in de hersenen, en mentale toestanden (zoals geagiteerd zijn) zijn hersentoestanden.

Dit wil niet zeggen dat je mentale termen kunt *definiëren* in hersentermen, dat je mentale taal kunt *vertalen* in hersentaal, of dat je de psychologie kunt *reduceren* tot neurobiologie: ook al is ieder psychologisch fenomeen een hersenfenomeen, dat wil niet zeggen dat er een wetmatige samenhang bestaat tussen beide domeinen. Denk aan *picknicks*: iedere picknick bestaat uit atomen, maar je kunt picknicks niet in fysische termen *definiëren*, je kunt beschrijvingen van picknicks niet *vertalen* in de taal van de fysica, en je kunt de picknick-kunde of -kunst niet *reduceren* tot natuurkunde. Met een typisch mentaal fenomeen als ‘denken aan het zinken van de Titanic’ is het wellicht niet anders gesteld. Iedere gedachte aan het zinken van de Titanic is wellicht een fysisch fenomeen, maar dat impliceert niet dat we ‘denken aan het zinken van de Titanic’ ooit in de taal van de neurofysiologie zullen kunnen definiëren.

De sterkste niet-controversiële algemene uitspraak die we kunnen doen is wellicht deze: geen psychisch verschil zonder fysisch verschil. Het fysische *bepaalt* het psychische. Filosofen spreken in dit geval van *superveniëntie*: ze zeggen dat het psychische *supervenieert* op het fysische. De stelling dat het psychische supervenieert op het fysische sluit natuurlijk niet principieel uit dat andere wezens, wellicht gemaakt van heel andere materialen dan wij, bijvoorbeeld sili-

cium, positronen (denk aan de breinen van de robots van Asimov) of *pneuma* (de katholieke kerk leert nog steeds dat engelen uit deze fijne materie bestaan), precies dezelfde waarnemingen, gevoelens, gedachten en herinneringen zouden kunnen hebben als wij.

Is het geest-lichaam probleem hiermee nu opgelost? Dat nog niet: we weten immers nog steeds niet hoe elektrochemische activiteit in de hersenen tot bewuste ervaringen leidt. Waarom verschijnt de buitenwereld aan mij zoals ze dat doet, en waarom heb ik eigenlijk ervaringen? Zou mijn lichaam niet op precies dezelfde wijze kunnen functioneren als het nu doet zonder dat er sprake is van een innerlijke bewustzijnsstroom? Dit zijn vragen die niet zomaar beantwoord kunnen worden. Toch geeft het bovenstaande de richting aan waarin filosofen het zoeken. Ze beseffen daarbij dat ze hun beperkingen hebben. De filosofie kan het niet in haar eentje redden. Als we inzicht willen krijgen in verschijnselen als waarnemen, denken, leren en vergeten, hebben we de empirische wetenschappen nodig. Daar zullen we onze aandacht in het onderstaande dan ook op richten.

Voor een goede algemene introductie in de filosofie van de geest verwijzen we naar Kim (1996).

3 (9.3) Bewustzijn als biologisch verschijnsel en als onderwerp van neurowetenschappelijk onderzoek

3.1 (9.3.1) Overzicht

Welke algemene visie houden empirische hersenonderzoekers er grosso modo op na? Het ziet er naar uit dat de meesten zich kunnen vinden in het beeld dat John Searle (1984, 1992, 1998) schetst. Searle is een filosoof die voortdurend met beide benen op de grond wil blijven staan, een houding die wel de ‘common sense’ aanpak wordt genoemd. Natuurlijk zijn niet alle neurowetenschappers het daarmee eens: zelfs het Cartesiaanse dualisme is nog niet geheel en al uitgestorven in de kringen van hersenonderzoekers (zie Lokhorst 1986). We beschrijven echter in het volgende de meningen die het meest in de biologische en neurowetenschappelijke literatuur lijken voor te komen en daar sluit de aanpak van Searle uitstekend bij aan.

John Searle (1984, 1992, 1998) heeft o.a. getracht argumenten aan te voeren tegen het idee dat het zenuwstelsel een ‘computer’ zou zijn, waarop we in 8.3.5 kort ingaan. Hij heeft uitgebreid beargumenteerd dat bewustzijn en andere mentale verschijnselen hoger-niveau kenmerken van de hersenen zijn die door lagere niveau neuronale processen worden veroorzaakt (9.3.6). De moeilijke vraag is dan hoe neurobiologische processen in het brein precies bewustzijn veroorzaken. In een recente publikatie (Searle, 1998) stelt hij dat de neurowetenschappen toe zijn aan de aanpak van dit probleem, maar dat er nog een aantal filosofische misverstanden moet worden ontzenuwd die de vooruitgang belemmeren. Die misverstanden volgens Searle bespreken we in 8.3.2 t/m 8.3.4 in de context waarin ze het meest optreden. In de bespreking richten we ons vooral op de groeiende consensus in neurowetenschappelijke kring over de methoden en uitgangspunten waarop men de experimentele studie van bewustzijn en vrije wil het beste kan baseren.

3.2 (9.3.2) Over de definitie van bewustzijn en vrije wil

Een eerste misverstand is volgens Searle (1998) dat bewustzijn niet bestudeerd zou kunnen worden omdat we er geen goede definitie van hebben. Het is goed mogelijk het soort van globale definitie te geven die altijd voldoende is geweest om wetenschappelijk onderzoek te starten. Oorspronkelijk definieerde men water ook gewoon als de kleurloze en smaakloze vloeistof die tijdens regen uit de hemel valt. Aan het eind van het onderzoek komt dan een analytische definitie zoals water is H_2O . Zo zou men bewustzijn initieel kunnen definiëren als de toestand waarin we verkeren na het wakker worden en voor het weer in slaap vallen of in coma raken of sterven. We weten daarmee welke toestand bestudeerd moet worden. Daarmee is een voldoende helder beginpunt voor wetenschappelijk onderzoek van die toestand gevonden, aldus Searle.

Laten we proberen dit iets verder uit te werken, want wakker zijn is dan wel een voorwaarde voor bewust zijn, maar er zijn gradaties van wakker zijn en van slapen of in coma zijn. Van de Grind (1997) noemt deze hele dimensie het WC-bewustzijn (Wakker-Coma) en betoogt dat de toestand op deze glijdende schaal te maken heeft met de algehele activatietoestand van het brein. We beschouwen dit als een relatief oninteressant aspect van het bewustzijn, iets dat zeker met succes natuurwetenschappelijk kan worden bestudeerd. We weten gewoon uit ervaring dat vertebraten zonder bewustzijn niet eten of reproduceren, niet migreren en hun territorium niet verdedigen (Baars, 1998). Coma en diepe slaap geven een brein te zien met heel andere activiteitspatronen dan een wakker (dus WC-bewust) brein. Bewustzijn in deze zin (WC-bewustzijn) is een keihard neurowetenschappelijk gegeven, geen subtiel verschijnsel. Het kan op de operatietafel prima gehanteerd worden. Laten we het hier dus als een gegeven aannemen en kijken of we een stap verder kunnen gaan, te beginnen bij bewuste handelingen.

Er is in elk geval ook een groot verschil tussen automatisch handelen (buiten de bewuste controle om) en bewust handelen, zowel qua gedragskenmerken als qua hersenactiviteit. We zouden bewust handelen kunnen definiëren als dat handelen waarvan we weten dat we het doen en/of waarover we expliciet kunnen rapporteren. Nu treedt hier een probleem op, omdat we onszelf ook kunnen waarnemen. Het is dus denkbaar, dat we kunnen rapporteren dat we iets doen, zonder dat we ons van het handelen op zich bewust zijn, doordat we wel bewust (maar dus achteraf) waarnemen wat we aan het doen zijn. Dit zou betekenen dat ons handelen volledig automatisch gebeurt, dat we geen vrije wil hebben, geen bewuste beslissingen nemen die voorafgaan aan het handelen en er de oorzaak van zijn. Velen menen dat zo'n model houdbaar is en we zullen in 8.4 een goed voorbeeld zien van dit ideeëngoed. Hierbij wordt 'vrije wil' als illusie van bewuste zelfwaarneming beschouwd. In 8.4 zullen we zien dat de evidentie voor dit idee niet zo sterk is als velen menen of hopen. Maar, zelfs als er geen bewuste handelingen zouden bestaan (geen vrije wil) moet men toch bewuste (zelf-)waarneming aannemen om de illusie van vrije wil te verklaren. Kunnen we dan een definitie van bewuste waarneming geven die uitgaat boven de vaststelling dat de waarnemer 'wakker' moet zijn? We stellen in de geest van Searle de volgende werkdefinitie voor:

Bewustzijn is een toestand van wakker zijn waarbij men onder andere bewuste ervaringen (gevoelens, gedachten, waarnemingen) kan hebben. Ervaringen zijn bewust als men ze eigener beweging of op

verzoek (dus niet reflexmatig of als automatisme) en reproduceerbaar kan rapporteren, dus waarneembaar kan maken voor anderen.

Dit is voldoende als startpunt en de definitie is geen wettekst of bijbeltekst, die men letterlijk moet gaan nemen of waar men allerlei verborgen interpretaties bij moet gaan verzinnen. De term ‘onder andere’ geeft aan dat we ons een uitbreiding kunnen voorstellen die over ‘bewust handelen’ in plaats van bewust waarnemen of denken gaat. Dus handelingen zijn bewust als men ze in principe kan rapporteren vóór ze waarneembaar zijn. Als men kan rapporteren hoe de beslissing tot bewust handelen tot stand is gekomen vóór men de handeling start is er sprake van vrije wil. Met ‘rapporteren’ bedoelen we natuurlijk niet noodzakelijkerwijs het geven van een gesproken of gedrukt verslag (al mag dat ook). Stel dat we een proefpersoon zouden vragen of een proefdier zouden trainen de linkerarm of voorpoot op te tillen zodra ze iets groens zien. Als ze dat dan inderdaad reproduceerbaar doen als er iets wat wij groen noemen in principe door hen gezien kan worden, kunnen we stellen dat ze een groenervaring hebben, een bewust groenpercept. Ze kunnen het percept op verzoek of eigener beweging en op reproduceerbare wijze aan de omstandigheden gekoppeld rapporteren.

Natuurlijk moeten we dan nog uitsluiten dat het reflexmatig gedrag is, geconditioneerd gedrag, een automatisme, maar dat is meestal niet zo moeilijk. Immers dan zou het gedrag door moeten gaan als het geen zin heeft in de context van de rapportage. Als proefpersoon of proefdier een beloning van de proefleider krijgt voor het signaleren van de groenervaring en het signaleren houdt op als de proefleider weggaat of als de beloning niet langer op prijs wordt gesteld of is opgebruikt, is er geen sprake van geconditioneerd of reflexmatig gedrag. Het is weinig zinvol om tekortkomingen in onze werkdefinitie te gaan zoeken, die zijn er zeker. Het is direct duidelijk dat er vele grensgevallen denkbaar zijn van ervaringen die de een wel en de ander niet bewust wil noemen. Ook éénmalige ervaringen vallen er niet onder. In de neurowetenschap is het reproduceerbaar eigener beweging kunnen rapporteren als kern van het begrip bewuste perceptie genomen en daarop zullen wij ons verder concentreren. Daarbij laat men dus subtiliteiten buiten beschouwing. Het is zeker interessant om je af te vragen of de genoemde groenervaring bij verschillende individuen of diersoorten wel vergelijkbaar is. Kun je ervaringen eigenlijk wel zinvol vergelijken? Komen vergelijkbare ervaringen wel met vergelijkbare activatie van vergelijkbare neuronale schakelingen overeen? Zo kan men veel interessante vraagstukken formuleren. Echter de neurowetenschap richt zich voorlopig vooral op dat wat experimenteel direct hanteerbaar is. De subtiliteiten komen dan later wel.

3.3 (9.3.3) Objectieve en subjectieve verschijnselen

Het is een misverstand te menen dat bewustzijn niet experimenteel bestudeerd kan worden omdat het niet observeerbaar zou zijn. Dat bewustzijn niet direct observeerbaar zou zijn is zeker geen probleem, want dat geldt ook voor zwarte gaten, de Big Bang en vele andere goed bestudeerde verschijnselen. Als de consequenties observeerbaar zijn is dat voldoende en voor bewustzijn, bewuste ervaringen van pijn, kleur, verliefdheid e.d. zijn de consequenties observeerbaar of kunnen observeerbaar worden gemaakt. Searle noemt verder het misverstand dat wetenschap zich alleen met objectieve dingen bezighoudt, terwijl bewustzijn subjectief is. Objectief betekent in de praktische wetenschap echter alleen dat we kunnen vaststellen of de uitspraken waar of onwaar zijn ongeacht onze voorkeu-

ren, vooroordelen of instelling. Iedere waarnemer met de juiste gereedschappen moet de waarneming kunnen herhalen. Het is daarbij dus irrelevant dat we niet weten hoe een bewuste ervaring bij het onderzochte organisme aanvoelt (ontologisch subjectief is). We kunnen dat wat met bewuste ervaringen correleert bemeten en daarover falsifieerbare theorieën opstellen. Datzelfde geldt voor de zwaartekracht of welk ander fysisch fenomeen dan ook. We kunnen er niet achter komen wat het ‘is’ in ontologische zin, maar we kunnen er aan meten en mee werken. Dat is voor wetenschappelijk onderzoek voldoende. De verschijnselen zijn hanteerbaar en worden door een theorie beschreven en voorspeld. Daar gaat het om in de wetenschap.

Evenzo is het een misverstand te menen dat we nooit zouden kunnen begrijpen hoe iets subjectiefs, zoals bewuste ervaringen, voort zou kunnen komen uit iets objectiefs als hersenactiviteit. Dat vormt weliswaar een interessante puzzel vergelijkbaar met de aard van het leven of de aard van de zwaartekracht, maar is voor wetenschappelijk onderzoek geen belemmering. We weten eenvoudigweg dat het zo is, er is niets anders dat in aanmerking komt als veroorzaker van bewuste ervaringen dan hersenactiviteit. Dat uitgangspunt is voldoende om nader te kunnen analyseren welke hersenactiviteit de veroorzaker is, kortom om neurowetenschappelijk onderzoek aan het verschijnsel te doen.

Men moet dan ook volgens Searle de qualia (de waargenomen kwaliteiten van de dingen, bijvoorbeeld roodheid bij het zien van iets roods) niet scheiden van bewustzijn, omdat het probleem van de qualia te moeilijk zou zijn. Zonder qualia is er geen bewustzijnsprobleem stelt Searle, want bewustzijnstoestanden zijn per definitie van de aard van qualia (=kwalitatieve toestanden). De vraag hoe iets subjectiefs als de qualia voort kan komen uit iets objectiefs als de hersenen is de kern van ons vraagstuk en daartoe moeten we eerst vaststellen hoe ze samenhangen. Welke hersenactiviteit correleert met welke qualia? Zo’n vraag kan experimenteel worden aangepakt.

3.4 (9.3.4) Heeft bewustzijn een functie of is het een epifenomeen?

Het volgende misverstand is volgens Searle dat bewustzijn een epifenomeen is, een gevolg van de werking van het zenuwstelsel dat zelf geen causale invloed uitoefent op de voortgang van die activiteit. Beschouw, zo stelt Searle voor, de zuigers van een automotor. Die zijn van vaste harde stof en dat is een gevolg van de microstructuur van de materie. Toch is het geen epifenomeen, want dankzij die macroscopische eigenschap van hardheid kan de zuiger gebruikt worden in de motor en dus weer gevolgen hebben voor de machine, auto en gebruikers. Voor de motor zijn de macroscopische eigenschappen relevant en de oorzaak van allerlei interacties. Dat ze veroorzaakt worden door microscopische eigenschappen is daarbij irrelevant, want die worden weer veroorzaakt door submicroscopische en subsubmicroscopische processen, maar redenerend in gluonen (elementaire materiestructuren) kun je geen automotor ontwerpen. Zo ook hebben bewuste processen effecten, causale invloeden, die we niet aan neuronen en aan eiwitten in neuronmembranen gaan toeschrijven, ook al komen ze daar indirect uit voort. Wie zegt dat je de causale ketens in alle richtingen tot in het oneindige terug moet vervolgen? Dan zijn de activiteiten van onze neuronen uiteindelijk weer veroorzaakt door de Big Bang en is ons bewustzijn een epifenomeen van het bestaan van het heelal. Dat is geen vruchtbare aanpak.

Een specifieke moderne uitwerking van het vorige misverstand gaat er van uit dat bewustzijn geen evolutionaire functie kan hebben omdat we ons wezens voor zouden kunnen stellen (zombies) die kunnen overleven zonder bewustzijn. Searle stelt hier tegenover dat men zich wellicht vogels kan voorstellen die vliegen zonder vleugels, maar dat dit gedachtenexperiment van dezelfde onverifieerbare waardeeloosheid is. Gedachtenexperimenten zijn geen bewijzen en zijn zelfs vaak zeer misleidend en daarmee waardeeloos omdat we ons nu eenmaal veel meer kunnen voorstellen dan in de wereld mogelijk is. Onzichtbare mensen, bijvoorbeeld. Bewustzijn is niet separeerbaar van ons bewuste gedrag en het bewust lopen, zitten, eten, drinken, paren, opvoeden en dergelijke, heeft overlevingswaarde, dus heeft bewustzijn overlevingswaarde. Als er ooit zombies hebben bestaan dan hebben ze niet overleefd en wie door een hersenbloeding zijn (WC-) bewustzijn verliest is niet zelfstandig levensvatbaar.

Een andere vraag is natuurlijk of je ongestraft bepaalde bewuste vermogens kan verliezen. Wie blind is heeft geen bewuste visuele waarnemingen, maar kan wel bewust denken. Het is echter gevaarlijk van daar uit te extrapoleren naar de situatie van iemand die helemaal geen bewuste waarnemingen van welke aard dan ook zou kunnen hebben. Dat geval kennen we in de praktijk alleen als coma. Wat je je via gedachtenexperimenten of films kunt voorstellen zegt niets over het leven. Een mens van mierenmaat bijvoorbeeld kan niet bestaan (Went, 1968). De voorstelbaarheid van wandelende skeletten of denkende spoken toont niet aan dat de spieren en huid niet nodig zijn voor lopen of dat de hersenen overbodig zijn voor het lastigvallen van slapende schoonheden. Zombies, wandelende skeletten en spoken bestaan niet en dat je ze kunt bedenken bewijst niets.

Als we ervan uitgaan dat bewustzijn een eigenschap van het zenuwstelsel is volgt onder andere dat we zonder evidentie voor het tegendeel aan moeten nemen dat bomen of machines geen bewuste ervaringen beleven. Als er expliciete evidentie zou zijn dat het hebben van een zenuwstelsel geen noodzakelijke voorwaarde voor bewustzijn is zouden we deze a priori aanname moeten reviseren. Die evidentie is er echter niet. Mens en dier zijn geëvolueerd, aanvankelijk via moleculaire evolutie, daarna via cellulaire evolutie en vervolgens via organismale evolutie, waarbij op ieder hoger aggregatieniveau (moleculen \downarrow cellen \downarrow celverbanden \downarrow organismen) de evolutie op lagere niveaus een rol blijft spelen. Tijdens deze evolutie zijn lichaam, hersenen en gedrag evenals hun mentale uitingen de 'geest' aan dezelfde type selectiekrachten onderhevig geweest: Wat fitness verhoogt kan blijven (dat hoeft niet altijd), wat fitness verlaagt verdwijnt (soms snel, soms op langere termijn) met de bezitters van die kenmerken. Zenuwstelsels van alle dieren (die er een hebben) zijn opgebouwd uit dezelfde componenten: neuronen (zenuwcellen) in netwerken geschakeld via cel-op-cel overgangsplaatsen, de synapsen. De membraanprocessen van neuronen en neurotransmitters (cel-op-cel boodschapperstoffen) zijn vroeg in de evolutie ontstaan en universeel voor alle dieren met zenuwstelsels. Kortom qua componenten en schakelingen zijn er geen opvallende verschillen tussen, zeg, aardwormen en mensen. De verschillen zijn voornamelijk kwantitatief van aard: van enkele duizenden neuronen bij sommige diersoorten tot 10^{12} neuronen bij de grotere zoogdieren, zoals walvissen. Dit leidt tot de redelijke hypothese dat bewustzijn algemener moet voorkomen in het dierenrijk dan alleen bij één primatensoort.

Het lijkt vanuit evolutionair standpunt niet onwaarschijnlijk dat de mate van bewustzijn gradueel verandert met het aantal zenuwcellen, zoals dat ook geldt

voor visuele waarneming, reuk, grijpen en dergelijke. Alleen als er een alles-of-niets wet voor bewustzijn zou gelden (bijvoorbeeld: meer dan 10^{10} zenuwcellen geeft bewustzijn, minder niet), moet het a priori idee van dierlijk bewustzijn worden aangepast. Ook daarvoor is geen evidentie. Vanuit biologisch oogpunt is daarom de nulhypothese dat bewustzijn overlevingswaarde heeft, een eigenschap is van zenuwstelsels en dus waarschijnlijk in diverse afstammingslijnen in variable mate aanwezig. De meeste mensen buiten de wetenschap gaan er intuïtief van uit dat de mate van complexiteit van het zenuwstelsel correleert met de mate van bewustzijn. Enquêtes (Rasmussen et al, 1993) tonen dit duidelijk aan. Dat bewijst niet dat de nulhypothese juist is, maar wel dat een alternatief zoals het idee dat alleen de mens bewustzijn kent, expliciete evidentie nodig heeft om serieus te kunnen worden genomen. Losse pols redeneraties voldoen hier niet.

3.5 (9.3.5) De aard van de gezochte verklaring van bewustzijnsverschijnselen

Als we zeggen dat bewustzijn *veroorzaakt wordt* door neuronale activiteit nemen we een dualistisch standpunt in en gaan we er kennelijk van uit dat bewustzijn iets anders zou zijn dan hersenprocessen, terwijl de juiste visie is dat ze identiek moeten zijn (identiteitstheorie). Deze stelling ziet Searle ook als een akelig misverstand dat de voortgang van het onderzoek onnodig in de weg staat. Vastheid en vloeibaarheid worden veroorzaakt door het gedrag van de moleculen van de stof, maar vormen desondanks geen aparte ‘stof’ waarvan we ons af gaan vragen hoe die zich verhoudt tot of hoe die interageert met de moleculen. Er is ook in de natuurkunde een vorm van eigenschapsdualisme nodig. De vastheid en vloeibaarheid zijn emergente eigenschappen van de moleculaire interacties, worden erdoor veroorzaakt, maar hebben eigenschappen die de microstructuur nu eenmaal niet heeft. Een molecuul heeft geen hardheid of vloeibaarheid. Zo ook impliceert het feit dat bewustzijn door de werking van vele neuronen wordt veroorzaakt geen dualisme in Cartesiaanse zin. De eigenschappen van de macroverschijnselen zijn van andere aard en daar is niets mystieks aan.

Ook het omgekeerde misverstand komt volgens Searle voor: Wetenschap is reductionistisch, dus als we bewustzijn verklaard hebben in termen van neuronale activiteit is er alleen nog dat over en hebben we het begrip bewustzijn geëlimineerd. Dit is op dezelfde manier onjuist als wanneer men zou stellen dat het begrip warmte geëlimineerd is nu we weten dat dit moleculaire bewegingen beschrijft, dat hardheid en vloeibaarheid obsoleete begrippen zijn omdat we microscopische verklaringen hebben. Niets is minder waar. Op ons normale macroscopische leefniveau blijven de macroscopische verschijnselen van hetzelfde belang en werken we er op dezelfde manier mee. Als een metalen bal net in een metalen ring blijft liggen en je verhit de ring valt de bal er door. De microscopische verschijnselen zijn daarbij niet van direct belang, want het zijn juist de macroscopische vormen van ring en bal en hun maten die dit verschijnsel adequaat verklaren. Bewuste ervaringen blijven wat ze zijn en houden hetzelfde belang voor ons gedrag als we weten dat ze het gevolg zijn van die en die activiteit in dat hersengebied. Er worden geen begrippen geëlimineerd maar juist toegelicht, beter hanteerbaar gemaakt, met modellen op kleinere afmetingschalen.

Tenslotte bespreekt Searle het misverstand dat een wetenschappelijke theo-

rie over bewustzijn een theorie over informatieverwerking moet zijn. Hij heeft in veel van zijn eerder werk al betoogd dat vrijwel alles informatieverwerking kan zijn in de ogen van een *externe waarnemer* die symboolwaarde toekent aan systeemtoestanden en de verandering van toestanden dan symboolmanipulatie of informatieverwerking noemt. De computer verwerkt informatie omdat wij aan zijn interne toestanden symboolwaarde toekennen. Merkwaardig veel denkers en wetenschappers hebben de stelling verdedigd, dat andere dieren dan de mens geen bewustzijn hebben, maar computers wel (nu of te zijner tijd). Ze baseren zich daarbij op de analogie van symboolprocessen bij computers en mens en zien in veel gevallen menselijke taal (of vergelijkbare symboolprocessen) als voorwaarde voor bewustzijn.

Een probleem is dat de symboolprocessen in machines er door de mens naar het model van een eigen vaardigheid (taal en wiskunde) in zijn gestopt en dat er geen enkele aanwijzing is voor het idee dat bewustzijn exclusief met taal en verwante symboolsystemen te maken heeft. In tegendeel, als we ons bewust zijn van een stemming (blijdschap, een rot humeur) heeft dat zelden met enig taalproces te maken. Kleurervaringen en schoonheidservaringen hebben zelden of nooit met taal te maken. Waarom zouden niet-sprekende dieren die ervaringen niet hebben en niet zo nu en dan bewust het gevoel van verliefdheid ervaren? Dissociatie van taal en bewustzijn blijkt mogelijk, bijvoorbeeld tijdens bepaalde epileptische aanvallen in de taalcortex. Sommige patiënten die hierdoor zowel hun spraak als taaldenken en schrijfvermogen tijdelijk kwijt zijn kunnen gedurende die aanvallen bewust doelgerichte handelingen uitvoeren, zoals de weg zoeken en vinden naar een hotel in een vreemde stad (Lecours & Joannette, 1980; zie ook Milner & Rugg, 1992). Kortom verklaringen van bewustzijn moeten niet exclusief aan taalprocessen worden opgehangen en zolang er geen verliefde computers zijn evenmin aan de computermetafoer. De beste aanpak lijkt een evolutionair perspectief bij de studie van de samenhang tussen zenuwstelsel en gedrag, dus cognitieve en emotieve neurowetenschap.

3.6 (9.3.6) De pragmatische aanpak in de moderne neurowetenschap

In de moderne neurowetenschap wordt relatief weinig over theoretische achtergronden of filosofische aspecten van begrippen als bewustzijn, attentie, vrije wil en dergelijke geschreven. Men gaat ervan uit dat er een onderscheid gemaakt moet worden tussen bewuste en niet-bewuste processen voor zowel waarnemen, handelen, als herinneren en denken. Het ligt zodoende voor de hand te zoeken naar verschillen tussen hersenprocessen die wel en die niet met bewuste ervaringen correleren. Men spreekt dan wel van het ‘neuroonaal correlaat van bewustzijn’, waarmee wordt aangegeven dat dit niet het hele brein is, maar slechts een bescheiden deel. De vraag is vervolgens of men deze speciale neuronale schakelingen kan localiseren.

Het neuroonaal correlaat van bewustzijn zou in principe diffuus verdeeld kunnen zijn over het hele brein. In dat geval zou men kunnen verwachten dat activiteiten van bepaalde herkenbare celtypen of celnetwerken die overal te vinden zijn correleren met bewustzijn. Voor het hersenonderzoek maakt het niet echt veel uit of het neuroonaal correlaat van bewustzijn zetelt in zulke verspreide maar herkenbare cellen, of juist gelokaliseerd is in één of meer netwerkjes die op één plek bijeen liggen. Het lijkt er tegenwoordig echter sterk op dat het neuroonaal

correlaat van bewustzijn goed lokaliseerbaar is in een beperkt aantal hersengebieden, mogelijk zelfs in maar één. Dit is interessant omdat na definitieve lokalisatie goed kan worden nagegaan of de cellen in het betreffende deel van het brein een andere vorm, een andere chemische samenstelling of een ander activiteitspatroon vertonen dan de cellen elders.

Als inderdaad slechts een bescheiden deel van de activiteit in ons zenuwstelsel correleert met bewuste ervaring heeft dit ook grote implicaties voor onze opvattingen over aan- of afwezigheid van bewustzijn bij andere dieren. Alleen wanneer de betreffende cellen en netwerken fysisch, schakeltechnisch of chemisch uniek blijken voor de mens, moet men aannemen dat het menselijk brein het enige is dat bewuste ervaringen ondersteunt. Localisatie op zich zegt niet veel, omdat in de loop van de evolutie in verschillende afstammingslijnen allerlei schakelingen naar andere delen van het brein zijn gemigreerd. Men mag dus zeker niet stellen dat als het neuronaal correlaat van bewustzijn bij ons in de prefrontaal cortex zetelt dat dieren die geen prefrontaal cortex hebben *dus* geen bewustzijn hebben!

Provocerende ideeën over de neurowetenschappelijke aanpak van bewustzijnsproblemen werden door Crick en Koch naar voren gebracht (1990, 1995) en velen hebben daaruit moed geput. Ze zijn gewoon begonnen aan dit soort onderzoek, zonder zich langer te laten remmen door de overweldigende en intimiderende literatuur over bewustzijn. Hoewel Crick en Koch (1998) inmiddels aanzienlijk genuanceerder over het onderwerp schrijven dan een decennium geleden, is het feitelijke onderzoek mede door hun stormramacties goed op gang gekomen. Hun eerste uitgangspunt was het volgende. Als er processen gevonden kunnen worden die zowel niet-bewust als bewust kunnen verlopen kan men *bewustzijn als experimentele variabele* gebruiken en zien wat het verschil in neurowetenschappelijke termen is tussen vergelijkbare processen met en zonder bewuste ervaring.

Een voorlopig en toetsbaar tweede uitgangspunt kan zijn dat alle vormen van bewustzijn één soort of een klein aantal soorten neuronale mechanismen betreffen en dat we het verschil daartussen en tussen niet-bewuste neuronale processen uiteindelijk zullen kunnen meten. Als we één vorm van bewustzijn begrijpen, begrijpen we er zodoende meer of begrijpen we ze mogelijk zelfs allemaal. Omdat er van het zien zoveel bekend is en omdat de mens een echt kijkdier is kunnen we het best beginnen met het verschil tussen bewust en niet-bewust zien. Taal kan bewustzijn wel verrijken maar is er niet essentieel voor. We gaan voorlopig niet in op de vraag welke diersoorten wel of geen bewustzijn hebben al nemen we aan dat er een gradueel verband tussen bewustzijn en complexiteit van het zenuwstelsel is. We gaan er evenmin op in of delen van het zenuwstelsel al of niet een eigen bewustzijn kunnen hebben, stelden Crick en Koch.

De biologische rol van visueel bewustzijn is het expliciet maken van de beste interpretatie van visuele scènes in het licht van vroegere ervaringen van onszelf en van voorouders (via genetische overerving van neuronale schakelingen). Hierbij hoort een visueel werkgeheugen dat de gegevens gedurende voldoende lange tijd beschikbaar houdt voor hersendelen die wikken en wegen en gewilde motoracties plannen. Het nut van ongedeelde bewustzijn is het voorkómen van aarzelingen en voorkómen van het tegelijkertijd in gang zetten van meerdere incompatibele acties (bijvoorbeeld tegelijkertijd gaan staan en zitten). Daarom lijkt de verwachting van één locatie voor het neuronale correlaat van bewust

zien redelijk. Het ligt dan voor de hand te vermoeden dat dit in de buurt van de neuronale module ligt die het visuele werkgeheugen belichaamt. Het visuele werkgeheugen ligt volgens werk van Goldman-Rakic (1992) in de prefrontale cortex. Dit past bij de hypothese van Crick en Koch dat het neuronaal correlaat van bewuste visuele perceptie in de prefrontale cortex zetelt.

Dit zijn voor een flink deel moedige of misschien overmoedige hypothesen, maar er is inmiddels wel de nodige evidentie voor zoals we in 8.5 zullen zien. Deze pragmatische aanpak is zeer vruchtbaar gebleken. Aanvankelijk is er nogal wat kritiek op de aanpak van Crick en Koch geformuleerd, wat verhelderend heeft gewerkt, maar vervolgens is er vooral ook goed onderzoek op gang gekomen met het doel de hypothesen te falsifiëren of ondersteunen. Dat heeft een rijke oogst aan interessante nieuwe bevindingen opgeleverd (zie 8.5). Laten we echter de historische weg volgen en eerst kijken hoe de oudere pogingen verliepen om hersenen en bewustzijn met elkaar in verband te brengen (9.4) en dan ingaan op het bewuste zien (9.5).

4 (9.4) De eerste pogingen tot hersenonderzoek aan bewuste processen

4.1 (9.4.1) De stellingen van Libet

Al in de vijftiger en zestiger jaren waren er neurofysiologen en neurochirurgen die probeerden een brug te slaan tussen mentale processen zoals bewuste waarneming en herinnering enerzijds en aanwijsbare neuronale processen anderzijds. Dit gebeurde dan tijdens hersenoperaties aan wakkere patiënten die aan de ingelaste proeven vrijwillig hun medewerking verleenden. De eerste bevindingen waren meteen vrij sensationeel. Elektrische prikkeling van bepaalde hersengebieden bleek soms filmachtige herinneringen op te roepen, compleet met de ervaring van de patiënt dat het echt gebeurd was of op dat moment echt gebeurde. Helaas was er op de technieken nogal wat aan te merken en de prikkels waren waarschijnlijk erg sterk en slecht gedoseerd, zodat enorme delen van het brein op onnatuurlijke wijze werden geactiveerd. Naarmate de technieken beter werden en de prikkeling localer en beter gedoseerd kon worden toegediend bleken de rapporten van patiënten minder bloemrijk en uitvoerig. Er bleven meestal slechts vrij bescheiden ervaringen over, zoals het zien van een enkel object, het horen van een woord of kreet, de herinnering van een geur. Het meeste opzien baarde vervolgens het werk van Benjamin Libet en sterk vereenvoudigde versies van zijn vergaande interpretaties van de bevindingen hebben hun weg gevonden naar de populaire en de filosofische literatuur. Omdat er nogal wat vreemde en ongefundeerde ideeën op zijn gebaseerd is het de moeite waard op dit werk nader in te gaan en kort aan te geven waarom de oorspronkelijke interpretaties niet al te serieus meer moeten worden genomen.

Libet concludeerde uit experimenten, die we zo zullen beschrijven, het volgende: (1) Het duurt vrij lang, tot wel een halve seconde, voor een zintuiglijke prikkel tot het bewustzijn doordringt; (2) Het bewustzijn refereert de ervaring dan diezelfde wachttijd terug in de tijd, zodat de bewuste ervaring lijkt te komen op het moment van prikkeling; (3) Een ge'wilde' beweging wordt al zo'n halve seconde voor de start van de uitvoering in het zenuwstelsel opgewekt en pas zo'n 350 ms later ervaren we bewust de 'wil' om de beweging uit te voeren;

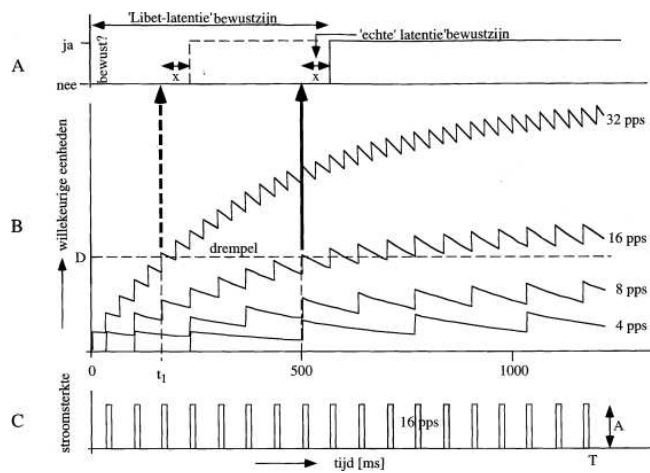
(4) Hoewel de vrije wil dus (volgens Libet) schijn is en de beweging in feite onbewust wordt opgewekt, is er nog op het laatste nippertje een door de wil gegeven veto mogelijk, dat kan voorkomen dat de beweging wordt uitgevoerd.

Het is logisch dat dit soort stellingen voer voor bespiegelingen vormen. Sommigen concludeerden uit Libet's werk dat geestelijke verschijnselen zich in een niet-fysisch domein afspelen en daardoor vrijelijk in tijd konden worden verschoven, of tenminste dat Libet had aangetoond dat geest en hersenen onafhankelijke processen zijn. Ook de vrije wil werd met grote overgave naar de prullenbak verwezen. Alle acties gebeuren volgens Libet immers spontaan vanuit de niet-bewuste delen van het zenuwstelsel en worden nog maar op het nippertje van een bewust labeltje voorzien dat aangeeft dat de eigenaar van de hersenen het er mee eens is. Het werk van Libet en zijn groep is natuurlijk uitgebreid bekritiseerd, onder andere door aanhangers van de identiteitstheorie, maar een echt grondige kritiek vanuit de meer neurofysiologische hoek is helaas lang uitgebleven. Het beste voldoet wellicht het recente artikel van Gomes (1998), waarin zeer systematisch wordt aangetoond dat alle vier de boven gegeven conclusies uit het werk van Libet ongefundeerd zijn. Het is daarmee niet bewezen dat ze onjuist zijn, maar ze volgen in elk geval geen van alle uit het experimentele werk van Libet en medewerkers, noch uit dat van andere hersenonderzoekers. Het lijkt ons belangrijk genoeg om hier wat preciezer op in te gaan, maar voor de details verwijzen we naar Gomes (1998).

4.2 (9.4.2) Gegoochel met de tijd: latentie en duur van bewuste ervaringen.

Allereerst moet worden benadrukt, dat de kritiek zich niet richt op de resultaten van Libet en zijn groep, maar op hun interpretaties. De meeste meetresultaten zijn vergaard in de periode 1965-1985 en de beste overzichten zijn Libet (1985, 1993). De eerste vraag was: Hoe meten we het moment waarop een waarneming bewust wordt? Libet prikkelde de somatosensorische cortex met een reeks korte pulsjes waarvan hij de prikkelfrequentie f (aantal pulsjes per seconde), de amplitude van de stroomsterkte per puls A (in mA) en de totale duur T (in ms) kon instellen. Fig. 1A geeft een voorbeeld van zo'n 'pulstreintje' van T sec duur. Om zo een bewuste waarneming op te roepen, bijvoorbeeld het gevoel van aanraking van de linkerarm, moest de frequentie in elk geval boven de 15 pulsjes/seconde zijn. Libet bepaalde de waarde van pulstreinduur T nodig om bij minimale amplitude $A = A_{min}$ nog net een bewuste waarneming te krijgen en vond hiervoor een T -waarde van minimaal 500 ms (0,5 seconde).

Nu komt het interpretatieprobleem. Libet ging ervan uit dat deze pulstreinduur aangeeft hoe lang het duurt voor de trein tot bewustzijn leidt. Hij zag deze duur dus als een soort latentie van het bewustzijn en leidde er uit af dat het minstens een halve seconde duurt voor een prikkeling tot het bewustzijn doordringt. Dat is natuurlijk nogal slordig geredeneerd! Bij neuronale prikkeling moet men normaal gesproken door sommatie van onderdrempelige signalen een drempel overschrijven, vóór er gereageerd wordt. Dan geldt voor deze uiterst zwakke prikkeling (minimale amplitude) waarschijnlijk gewoon dat het grootste deel van de pulstrein onderdrempelig is. In figuur 1B is aangegeven hoe de onderdrempelige *sommatie* zou kunnen plaatsvinden en hoe dan pas na (bijvoorbeeld) 500 ms de drempel wordt overschreden van een netwerk dat vooraf gaat aan het neuronale correlaat van bewustzijn. Fig. 1B geeft dus steeds de



Figuur 1: In A is gesymboliseerd hoe het neuronaal correlaat van bewustzijn al ('ja') of niet ('nee') actief kan zijn. Het wordt aangestuurd door een netwerk waarvan de activiteit in B is geïllustreerd. Dat netwerk omvat onderdrempelige sommatie en het stuurt pas een prikkel naar het neuronale correlaat van bewustzijn zodra drempel D is overschreden. Dit moment van drempeloverschrijding is met een vetgedrukte verticale pijl aangegeven. Vanaf dat moment duurt het nog x ms voor het neuronale correlaat van bewustzijn reageert. We zien de onderdrempelige sommatiepotentialen voor vier gevallen, namelijk prikkeling met 4, 8, 16 en 32 pps (=pulsen per seconde). In C is de elektrische prikkeling met pulstreintjes gesymboliseerd, waarbij hier het geval 16 pps als voorbeeld is genomen. De amplitude van de prikkel is A , de duur T . Verdere toelichting wordt in de tekst gegeven.

activiteit in dat niet-bewuste netwerk, terwijl de dikke pijlen aangeven wanneer de drempel van dat netwerk wordt overschreden en er dus een signaal naar het neuronaal correlaat van het bewustzijn gaat.

Bekijken we het signaal dat hoort bij een stimulus van 16 pps in Fig. 1B dan geeft de verticale pijl aan wanneer het ‘neuronaal correlaat van bewustzijn’ wordt geprikkeld en daarna duurt het (bijvoorbeeld) nog x ms voor die reageert. Zodoende duurt het $500+x$ ms vanaf de start van de pulstrein tot de bewuste ervaring en dat hebben we in Fig. 1A de ‘Libet-latentie’ van bewustzijn genoemd. De ‘echte’ latentie van het neuronaal correlaat van het bewustzijn is vanaf het moment dat het een prikkel van het voorafgaande netwerk ontvangt slechts x ms. Dat zou dan betekenen, dat het bewustzijn helemaal geen grote latentie heeft (hier x ms), mits het voorafgaande corticale netwerk bovendrempelig wordt aangestuurd. De ‘echte’ reactietijd x kunnen we niet uit de metingen van Libet afleiden, zodat zijn metingen niets zeggen over de latentie van bewuste ervaringen.

Ons (Gomes’) alternatieve model van onderdrempelige sommatie klopt overigens uitstekend met Libet’s meetresultaten, want voor sterkere prikkeling (grotere amplituden) vond Libet dat de pulstrein aanzienlijk korter kan zijn om tot bewuste ervaringen te leiden. Sterkere prikkels leiden tot sneller bereiken van de drempel. Het sommatie-tot-drempel-model maakt ook duidelijk waarom de frequentie van de pulstrein niet te laag mag zijn. Dan immers lekt tussen twee pulsen tenminste net zo veel activatie weg als er per puls wordt opgewekt. Dit is in Fig. 1B geïllustreerd voor de signalen horend bij de lagere prikkelfrekwenties 8 en 4 pps. Bij hogere prikkelfrekwenties, zoals de 32 pps uit Fig. 1B, zien we dat de drempel al eerder wordt overschreden, namelijk t_1 ms na de start van de stimulus. Kortom, stelling 1 van Libet (het duurt minstens 0,5 sec voor een prikkel bewust wordt) is niet verdedigbaar op grond van zijn meetresultaten.

Laten we vervolgens stelling 2 van Libet nader bekijken, het terugrefereren in de tijd van de bewuste ervaring. Libet ontdekte allereerst dat bij zo zwak mogelijke elektrische prikkeling van de huid al na 33 tot 100 ms een bewuste ervaring optreedt. Het is in termen van het alternatieve model (Gomes, 1998) net alsof hier nauwelijks onderdrempelige sommatie nodig is en de prikkel na heel korte latentie bewust wordt. Dat is ook niet zo gek, want via de huid loopt de fysiologisch normale, dus effectieve, weg om de cortex aan te sturen. Daarvoor kan de gevoeligheid (de verticale stapjes in de signalen in fig.1B) veel groter zijn, zodat de drempel al zeer snel wordt overschreden en het daarna slechts de latentie x ms duurt voor er een bewust percept optreedt.

Nu deed Libet het volgende experiment. Hij prikkelde de huid van bijvoorbeeld de linkerarm elektrisch en tevens in de cortex het gebied dat correspondeert met de rechterarm. De vraag aan de proefpersonen was in een bepaald experiment om de duur van de twee soorten stimuli te vergelijken. Die durven bleken in de ervaring gelijk lang te zijn als de duur van de corticale prikkel—vanaf het moment waarop deze volgens Libet bewust wordt—gelijk is aan de duur van de huidprikkel. Dat past dus prima in bovenstaand alternatief model (volgens Gomes, 1998). Stel dat bij een bepaalde prikkelsterkte de drempel corticaal na bijvoorbeeld 200 ms is overschreden (een sterkere corticale prikkel dan de minimale die we boven noemden). Als de prikkel daarna nog 300 ms wordt aangehouden, dan vinden de proefpersonen hem even lang duren als een huidprikkel van 300 ms. Het is alsof de duur van het onderdrempelig sommatieproces niet meetelt in de bewuste ervaring. Dat zouden we volgens ons alternatieve

model precies verwachten indien het onderdrempelig sommeren een actie is in een voorafgaand niet-bewust netwerk. De echte bewustwordingslatentie x zou bij beide soorten prikkels gelijkelijk het moment van optreden verschuiven en dus onmerkbaar zijn in deze tijdsduurvergelijking.

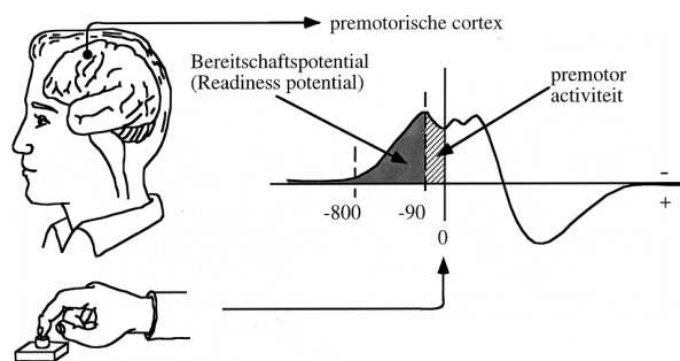
Vervolgens deed Libet het cruciale experiment dat de meeste verwarring heeft opgeleverd. Hij gaf de P-stimulatie, dat is de perifere stimulatie van de huid, op een variabel tijdstip na de start van de corticale oftewel C stimulatie en vroeg de proefpersonen of de ene (P-gerelateerde) dan wel de andere (C gerelateerde) waarneming eerder begon. Het bleek dat de P-stimulatie eerder werd ervaren, zelfs als deze 450 ms na de start van de zwakste C-stimulatie werd gegeven. Libet had verwacht dat ze gelijk zouden lijken op te treden als ze gelijk zouden beginnen en was dus verrast. Omdat hij ervan uitging dat beide een latentie van bijvoorbeeld 0,5 seconde hadden, moest dit betekenen dat het tijdstip van optreden van de P-stimulatie terug werd geschoven in de waargenomen tijd! De conclusie werd dus: prikkeling van de huid wordt ons pas na 0,5 sec bewust maar die ervaring wordt in onze perceptuele tijd teruggeschoven naar het moment van prikkeling. Voer voor mystici. In feite is dit gewoon onzuiver redeneren!

Ons alternatief (neurofysiologisch plausibel) model zegt simpelweg dat de C-stimulatie pas tegen het eind van de pulstrein de sommatiedrempel bereikt en dan pas de bewuste corticale module aanstuurt. Een P-stimulus die op dat moment van drempeloverschrijding gegeven wordt zal er dus gelijktijdig mee lijken. Zowel P als C stimulus zouden dan de echte latentie tot bewustworden van x ms hebben, maar deze echte latentie gaat voor de C-stimulus pas in als de drempel overschreden wordt, als er voldoende opeenvolgende pulseffecten zijn gesommeerd, in een voorafgaande sommatieschakeling. Weg mysterie van tijdgoochelen! We verwijzen naar Gomes (1998) voor een veel uitgebreidere behandeling, waarbij ook de zogenaamde ‘maskerings’ experimenten van Libet worden besproken.

4.3 (9.4.3) Vrije wil of niet?

De derde stelling van Libet, dat vrije wil een illusie is en dat een ‘wilsbesluit’ dus niet aan het begin van een causale keten staat die tot een actie van het organisme leidt, is wellicht het meest bejubeld, vooral door behavioristisch ingestelde filosofen en psychologen. Is dat echter wel zo geloofwaardig aangetoond? Ons speurwerk begint nu bij de ‘Bereidheidspotential’ die door Kornhuber en Deecke (1964) werd ontdekt en door Libet onder de naam ‘Readiness Potential’ werd omarmd. Een proefpersoon wordt gevraagd om steeds weer een wijsvinger te bewegen zodra hij of zij daar ‘zin in heeft’, het dus bewust ‘wil’. Het EEG (electro encephalogram) van de proefpersoon wordt continu gemeten. Na een flink aantal vingerbewegingen gingen de onderzoekers terugzoeken (‘reverse correlation’) hoe de EEG signalen eruit zagen direct voorafgaand aan de vingerbeweging. Wat bleek als je er minstens zo’n 20 middelt? (Als je dat niet doet zie je niets dan ruis). Ongeveer 90 ms voor de beweging is er een ‘premotorpotentiaal’ te zien (Fig. 2), maar al ongeveer 750-800 ms voor de beweging begint treedt er een EEG-golf op die Kornhuber en Deecke dus ‘Bereidheidspotential’ noemden: Fig. 2.

Het bewuste ‘willen’ van de vingerbeweging leek echter korter voor de beweging op te treden dan 750-800 ms. (We laten een beschrijving van de experimenten die dit moesten aantonen achterwege). Daarom vonden velen dat de



Figuur 2: (Vrij naar Kandel en Schwartz, 1992). Als een proefpersoon op willekeurige momenten een knop indrukt en men middelt elektronisch het electro-encefalogram (EEG) voorafgaande aan (en volgend op) een stuk of 20 vingerbewegingen, dan vindt men een golfvorm als hier rechts geschetst. Al 90 ms voor de vingerbeweging is de premotor cortex actief, die de motorcortex aanstuurt, van waaruit de spieren van de vinger worden bediend. Voorafgaand aan die premotor activiteit werd echter een golfvorm gevonden die al zo'n 800 ms voorafgaand aan de actie begint. Dit noemt men de 'Bereitschaftspotential'. In de tekst wordt uitgelegd, waarom deze 'Readiness potential' niet bewijst dat de beslissing om een vingerbeweging te maken al ruim voor men er zich van bewust wordt is genomen. De Bereitschaftspotential bewijst dus niet dat handelingen buiten de 'wil' om gaan of dat er geen vrije wil zou bestaan.

conclusie voor de hand ligt, dat de beslissing onbewust wordt genomen (al 800 ms voor de vingerbeweging) en dat men zich pas later van die beslissing bewust wordt, waarbij het ‘aanvoelt’ alsof het een eigen wilsbesluit zou zijn geweest. Vrije wil is daarmee een illusie, beslissingen om te bewegen worden onbewust genomen en dan lijkt het alleen maar alsof we ze wilden. Het probleem met deze conclusie wordt duidelijk als men probeert zich in de situatie van de betreffende proefpersonen te verplaatsen (Gomes, 1998).

Introspectief lijkt het er helemaal niet op alsof men voor iedere vingerbeweging een apart wilsbesluit neemt. Integendeel, men neemt het bewuste besluit aan het begin van het hele experiment om op random ogenblikken een vingerbeweging te maken. Dat stelt mogelijk in het zenuwstelsel een random generator in werking die starttijdstippen opwekt en dan op die tijdstippen de vingerbeweging start. Je hoeft je alleen van de ophanden zijnde beweging bewust te worden op een laat tijdstip om nog een veto te kunnen geven en de experimenten van Libet toonden aan dat je dat ook kunt. Het is dus zeer wel denkbaar dat het wilsbesluit inderdaad niet per vingerbeweging wordt genomen, maar van meer strategische aard is. Je besluit bewust aan het experiment mee te doen en zet daarmee een complex hersenprogramma in beweging dat voor de rest zorgt, inclusief de willekeurige beweegmomenten. Dit ge‘wilde’ globale programma zorgt voor de uitvoering van het hele spel en is bij de uitvoering slaafs genoeg om voor iedere vingerbeweging nog even te controleren of we hem echt wel willen door hem aan te melden bij de bewustzijnsmodule. We zien hier een houdbare alternatieve opvatting van de werking van de vrije wil, die meer stuurt op hoofdlijnen. Daarmee verdwijnt de paradox dat we een gewilde beweging in feite onbewust starten en dan achteraf de illusie krijgen dat we de beweging bewust wilden.

Het probleem van de vrije wil, illusie of niet, is hiermee natuurlijk niet opgelost. Wel is dit voorbeeld mogelijk voldoende om te laten zien dat men erg voorzichtig moet zijn met het trekken van harde conclusies uit dit soort experimenten. De interpretatie hangt sterk af van het gehanteerde model. Als we vrije wil zien als de innerlijke ervaring die gepaard gaat met het nemen van globale beslissingen om zo-en-zo te handelen of om die-en-die strategie te volgen, dan is het de mentale kant van de neuronale opdrachten om bepaalde hersenprogramma’s te starten, te stoppen of te maken (programmeren). We zijn ons lang niet van alle en zelfs niet van vele detailbeslissingen bewust. Tijdens automatisch handelen neemt het zenuwstelsel allerlei beslissingen waarvan we ons niet bewust zijn. Slechts de start van een heel gedragsprogramma en enkele controlemomenten tijdens de uitvoering hoeven tot het bewustzijn door te dringen, respectievelijk er uit voort te komen.

Met ‘vrije wil’ kan dus bijvoorbeeld bedoeld worden dat rapporteerbare interne afwegingen die principieel meerdere mogelijke uitkomsten kunnen opleveren voorafgaan aan de start van het gedragsprogramma, dat de gekozen uitkomst implementeert of een stap naderbij brengt. Er is hierbij uiteraard geen sprake van ultieme vrijheid om te willen, want alle interne afwegingen berusten steeds op interne gegevens en structuren die al aanwezig waren in het brein van degene die aan het afwegen is, in combinatie met de ervaring door die persoon van externe gebeurtenissen. Ruis en chaosprocessen kunnen de voorspelbaarheid van een wilsbesluit erg klein maken, zelfs voor degene die ‘wil’, maar onvoorspelbaarheid is niet hetzelfde als ultieme vrijheid. Het begrip ‘vrije wil’ lijkt ons vrijwel uitsluitend bruikbaar in het geval waarbij we hier en nu kijken of de be-

slissing op grond van rapporteerbare afwegingen vooraf gaat aan en de oorzaak is van het volgende gedragsprogramma.

Het bijzondere van de beslissingen die wel bewust worden ervaren is dat ze met prioriteitstellingen te maken hebben. Als je autorijdt en tegelijk met een passagier een gesprek voert gaat het besturen van de auto buiten het bewustzijn om. Het zenuwstelsel neemt autonoom (onbewust) beslissingen over schakelen, gaspedaal bedienen, aan het stuur draaien en dergelijke. Als je ineens gevaar bemerkt wordt er als het ware een interrupt gegeven, het gesprek stopt, de aandacht gaat naar het autorijden en je neemt bewuste beslissingen. Iemand die bijvoorbeeld tennist voert evenmin voortdurend ge'wilde' bewegingen uit. De meeste bewegingen zijn daarbij automatismen of reflexen. De vrije wil uit zich in gedachten over de strategie. Laat ik een effectbal proberen, nu moet ik smashen, enzovoorts. Gelukkig ben je je dan niet bewust van de uitvoeringsdetails, zoals de buighoek van ellebooggewricht of pols. Slechts een fractie van de activiteiten van het zenuwstelsel dringt door tot het bewustzijn en die fractie heeft steeds met belangrijke zaken te maken, met hoofdlijnen van de keuzemogelijkheden en beslissingen, met prioriteitstellingen.

De 'Bereidschaftspotential' heeft in deze opvatting niets met het onderscheid tussen gewilde (bewuste) en niet-bewuste handelingen te maken. Keller en Heckhausen (1990) lieten zien dat ook niet-bewuste motorische acties door dezelfde soort Bereidschaftspotential vooraf worden gegaan. De vrije wil richt zich vermoedelijk niet gauw op zulke details als het maken van een buigbeweging met een vinger! De vrije wil zal eerder te maken hebben met de keuze mee te doen aan het experiment en de opdracht aan het zenuwstelsel op random momenten een buigbeweging te maken. Verder houdt het bewuste deel van het zenuwstelsel dan in de gaten of de buigbewegingen ook plaats vinden en of ze op het automatisch geprogrammeerde moment nog wel wenselijk zijn.

4.4 (9.4.4) Leiden alternatieven voor Libet's opvatting tot dualisme?

De alternatieven die we besproken hebben laten zien dat de conclusies van Libet niet volgen uit de experimentele resultaten (al kunnen ze altijd nog toevallig waar zijn). Echter onze alternatieven hebben ook bedenkelijke kanten. We hebben net gedaan of er een aparte corticale module is waarin het bewustzijn van de waarneming huist en een 'vrije-wil' module die beslissingen neemt over strategieën en globale handelingspatronen. Dat lijkt verdacht veel op het soort model dat Descartes bedacht, waarbij een geest waarneemt wat er in het sensorium (de Cartesische schouwburg) gebeurt en het motorium bespeelt als een soort poppenspeler zijn poppentheater. De niet-materiële geest van Descartes is nu weliswaar vervangen door concrete hersenmodules voor waarneming en voor actiesturing, maar is dat nu zo'n geweldige conceptuele stap vooruit? Wij vermoeden van wel, omdat er inderdaad evidentie is voor de aanname van specifieke modules die met bewuste ervaringen te maken hebben (zie 8.6), terwijl de meeste andere modules van het brein hun taken verrichten zonder dat we ons daarvan bewust worden.

Als bewustzijn lokaliseerbaar is, is de eerste stap gezet naar het bestuderen van de mechanismen die eraan ten grondslag liggen. Trouwens, welke alternatieven zijn er bedacht? Als je het Cartesiaans theater afwijst (Dennett en Kinsbourne, 1992) vervalt je automatisch in een soort holistisch model: bewust-

zijn als gedistribueerde eigenschap van het gehele brein. Daar spreekt erg veel tegen (Baars, 1998), zoals we nog zullen zien. Men kan het geheel van modules die samenhangen met bewuste ervaringen ook het ‘Besturingssysteem’ van het brein noemen (van de Grind, 1997), een besturingssysteem dat de werking van een enorm groot en complex parallel systeem met vele semi-autonome modules coördineert. Anderen hebben een voorkeur voor metaforen als Executive System, directiekamer, en dergelijke. De moderne opvatting van een directie als groep medewerkers met coördinerende taken in plaats van als goddelijk geïnspireerde leiders is in deze metafoor analoog aan de verschuiving van Descartes ‘bewuste onstoffelijke geest’ naar de moderne stoffelijke bewuste hersenmodules. Lokaliseerbaar, beschrijfbaar, tastbaar, functioneel en toch een beetje verheven.

5 (9.5) Bewuste ervaring als variabele in visueel hersenonderzoek en visuele psychofysica

5.1 (9.5.1) Bewegingsblindheid en het neuronale correlaat van bewust bewegingszien

In Fig. 3 geven we een zeer vereenvoudigd overzichtsschema van de banen die van cellen in het netvlies van het oog, via tussenstations zoals de primaire visuele cortex V1, leiden naar allerlei ‘hogere’ hersengebieden voor visuele waarneming. De inzet rechtsboven toont een zijaanzicht van apenhersenen (makaak), waarop de ligging van de genoemde gebieden te zien is. Iedereen weet natuurlijk, dat we zonder functionerende netvliezen in de ogen niet kunnen zien, maar dan is zowel bewust als niet-bewust zien onmogelijk, dus dit zegt niets over de localisatie van het bewuste zien. Volgens Crick en Koch (1990, 1995) is activiteit in de primaire visuele cortex V1 evenmin essentieel voor visueel bewustzijn, al levert V1 normaal natuurlijk de meeste gegevens aan het neuronale correlaat van bewustzijn. Ze formuleerden deze stelling omdat V1 geen directe verbindingen heeft met de frontale cortex, die volgens lesiestudies wel essentieel lijkt voor bewust zien. Hun hypothese is dan ook dat het neuronale correlaat voor bewust zien in de prefrontale cortex (een associatiegebied in de frontaalkwab) zetelt. Daar is in elk geval, zoals eerder vermeld, ook het werkgeheugen voor posities en voor visuele objecten gevonden, namelijk in en om de sulcus centralis, de hersengroeve die in Fig. 3 vooraan horizontaal verloopt.

Als het voorbewerkingsstelsel tot en met V1 intact is en er beschadigingen (lesies) in één van de hogere visuele gebiedjes optreden (V2, V3, VP, V4, enz) kan de patiënt in algemene zin wel bewust zien, maar mist de bewuste perceptie van die aspecten van de visuele wereld die door het ontbrekende gebiedje worden verwerkt. Bijvoorbeeld gebiedje MT, ook wel V5 (vijfde visuele cortex) genoemd, verwerkt informatie over visuele beweging (van niet te lage snelheden, want die worden via de temporale cortex verwerkt, samen met vormanalyse en vorm uit beweging). Een patiënt die dat gebiedje mist is bewegingsblind, maar kan wel kleuren zien en benoemen, vormen zien, objecten herkennen en dergelijke. De beroemdste patiënte met deze lesie, een Duitse dame, is in laboratoria over de hele wereld onderzocht met een enorm scala aan visuele tests. Ze mist alleen de waarneming van visuele beweging, behalve dan van ultralage snelheden. Dit is overigens een enorme handicap, want ze kan auto’s in het verkeer

niet zien bewegen. Ze ziet een naderende auto klein en ver weg en ineens duikt dezelfde auto groter en dichtbij opnieuw op. Als ze thee inschenkt loopt het kopje altijd over, want ze ziet het niveau in het kopje niet zoals wij geleidelijk stijgen (bewegen). De thee in het kopje en de straal uit de kan lijken bevroren, het theeniveau springt schoksgewijs van een laag niveau naar een hoog niveau en voor ze kan stoppen met inschenken is alles al over de rand. Het is natuurlijk vrij moeilijk om haar ervaringen in woorden te beschrijven, want het is slecht mogelijk je in deze relatief vreemde visuele handicap in te leven.

Bij metingen met micro-elektroden aan individuele zenuwcellen in MT (V5) is ook gebleken, dat deze cellen zich vrijwel alle met visuele beweging bezig houden. Een typische cel in MT reageert optimaal op een bepaalde bewegingsrichting en snelheid van een visueel patroon dat in het 'receptieve veld' (RV) van de cel wordt aangeboden. Iedere cel in het visuele systeem kan uitsluitend of voornamelijk uit een zeer duidelijk begrensde gebied in de buitenwereld (op een scherm) geprikkeld worden en dat gebied noemt men het RV. Dat RV is zeer klein (bijvoorbeeld een halve graad gezichtshoek) in het netvlies en wordt groter naarmate we hoger in de hiërarchie van cortexgebieden uit Fig. 3 komen. Cellen in MT hebben een RV van vele graden doorsnede en als ergens in hun RV, of liefst zelfs overal, beweging optreedt van hun voorkeursrichting en in de buurt van hun optimale snelheid dan vuren ze veel actiepotentialen per tijds-eenheid af. Bill Newsome en medewerkers (zie bijv. Salzman et al, 1990, of Parker en Newsome, 1998) hebben bij wakkere aapjes gemeten aan de activiteit van individuele MT cellen en groepen van deze cellen tegelijk via andere elektroden elektrisch geprikkeld. De aapjes waren getraind met hendeltjes of met oogbewegingen aan te geven of ze beweging zagen en zo ja in welke richting.

Als de bewegingsrichting overeenkwam met de voorkeursrichting van de bemeeten cel vuurde de cel hard. Als de aap getraind was de visuele attentie op het RV te richten vuurde de cel nog wat harder. Cellen met een bepaalde voorkeursrichting en voorkeursnelheid hebben de neiging in clusters bijeen te liggen. De interessantste bevindingen kwamen voort uit combinatie van gedragsproeven met microstimulatie van zulke celclusters. Indien cellen van zo'n cluster door de beweging van hun voorkeursrichting visueel optimaal werden aangestuurd rapporteerde de aap inderdaad ook die bewegingsrichting. Toen de onderzoekers vervolgens datzelfde celcluster elektrisch prikkelden en geen visuele stimulus gaven, rapporteerde de aap ook de betreffende bewegingsrichting te zien. Prikkeling van die specifieke groep cellen bleek steeds voldoende voor de rapportage door de aap dat hij de betreffende beweging zag. Omgekeerd konden de onderzoekers de cellen ook remmen door de stroomrichting van de elektrische prikkel om te keren en het bleek dat de aap dan de beweging nooit rapporteerde, ook niet als deze optimaal visueel werd aangeboden. Stilleggen van de betreffende groep cellen was een voldoende voorwaarde om de visuele prikkel niet te zien. Activiteit van dit cluster cellen bleek dus noodzakelijk en voldoende te zijn voor rapporteerbare waarneming van beweging met de bij dit cluster horende optimale bewegingsrichting.

Dit werk toonde overtuigend aan dat er een vast (causaal) verband is tussen bewuste perceptie (expliciete rapporteerbaarheid) van bepaalde beweging en de activiteit van het cluster cellen in MT dat speciaal voor die beweging gevoelig is. De experimenten zijn door vele andere groepen inmiddels herhaald en het onderzoek richt zich tegenwoordig meer op de invloed van attentie op de gevoeligheid van dit soort cellen of gebieden. Globaal gesproken blijkt attentie

gericht op het gebied waar de RVn van bepaalde cellen liggen de vuurfrequentie van die cellen te vergroten als ze hun voorkeursprikkel aangeboden krijgen. Met het intuïtieve idee dat cellen die het hardst roepen het best doordringen tot het neuronaal correlaat van bewustzijn is dan een brug gelegd tussen het niveau van individuele zenuwcellen en het expliciete rapporteren, de bewuste visuele waarneming, van de aap.

Het zal duidelijk zijn dat er voor alle bewegingsrichtingen (zeg om de 30 graden) aparte celclusters verantwoordelijk zijn en dat er voor verschillende snelheidsbereiken ook verschillende celclusters verantwoordelijk zijn. Een individuele cel heeft namelijk weliswaar een zeer bepaalde optimale richting, maar reageert afnemend sterk op nabijgelegen richtingen en valt terug op de evenwichtsvuurfrequentie (ook ‘spontane activiteit’ genoemd) als de richting zo’n 45-90 graden van de optimale aflight. Meestal worden de cellen geremd door richtingen in de buurt van tegengesteld aan hun voorkeursrichting en vallen dan pas helemaal stil. Op analoge wijze is er naast een bereik van richtingen ook een bepaald snelheidsbereik waarvoor zo’n cel reageert. Tesaamen bedekken de cellen van MT dus het hele zichtbare gebied van snelheden (op hele lage snelheden na, zie boven) en van bewegingsrichtingen. Er is inmiddels zoveel onderzoek gedaan aan dit gebied MT, dat het mogelijk is dit alles kwalitatief uitstekend en kwantitatief redelijk in elkaar te passen.

Gebied MST (Fig. 3) is eveneens uitgebreid bestudeerd en blijkt zich vooral met visueel-gestuurde navigatie bezig te houden. Cellen in MST zijn gevoelig voor opzwellbeweging (divergentie) of inkrimpbeweging (convergentie), voor rotatie rechtsom of linksom. Dit is het soort bewegingsinformatie dat aangeeft dat we op iets af bewegen (opzwellbeweging), er vanaf bewegen of dat we ons hoofd of lichaam draaien om onze voortbewegingsrichting. De cellen in MST blijken dan ook vooral een rol te spelen bij het sturen van de ego-beweging. Ook hier is er een goede correlatie tussen waarneming en ceileigenschappen gevonden in proeven met wakkere getrainde aapjes (Britten en van Wezel, 1998).

5.2 (9.5.2) Het neuronaal correlaat van bewust zien

Alle cortexgebieden boven de primaire visuele cortex V1 hebben te maken met bewuste ervaringen, ongeacht of je ze elektrisch prikkelt of visueel via V1. Al deze gebiedjes hebben directe verbindingen met de frontaalkwab en dit lijkt inderdaad (zoals Crick en Koch postuleerden) cruciaal te zijn voor de bewustwording van hun activiteit. V1, ook wel striate (gestreepte) cortex genoemd, heeft geen directe banen naar de frontaalkwab. Alle andere cortexgebiedjes in het schema noemt men wel tezamen en in contrast tot V1, de extrastriate cortex. Het idee is dus dat de striate cortex geen en de extrastriate cortex wel directe toegang heeft tot het neuronaal correlaat van bewust zien. De discussie spitst zich toe op de vraag of ieder van de extrastriate gebiedjes zelf een neuronaal correlaat van bewust zien omvat voor wat betreft het eigen specialisme (verdeeld bewustzijnsrelaat) of dat ze ieder toegang hebben tot één centraal neuronaal correlaat van bewust zien in de frontaalkwab. Voor dit laatste model is veel te zeggen, omdat het werkgeheugen ook in de frontaalkwab is gelokaliseerd (Goldman-Rakic, 1992). Voor een homologe locatie van werkgeheugen bij mensen is de laatste tijd ook veel evidentie gevonden in hersenscanonderzoek (fMRI) bij mensen die geheugentaken verrichten (Courtney et al, 1998). Anderzijds zijn er ook prominente verdedigers van het multi-visuele-bewustzijn idee,

zoals Zeki en Bartels (1998).

In Fig. 3 geven de twee dikke stippellijnen aan, dat er twee hoofdtrajecten vanuit V1 ‘omhoog’ vertrekken, de pariëtale (Pa-) baan die vooral met ruimtelijk gedrag te maken heeft en de temporale (Te-) baan die vooral met vorm en objectherkenning te maken heeft. Lesies in de temporaalkwab bij de mens leiden dan ook tot problemen die hiermee te maken hebben, zoals objectagnosie (niet in staat zijn objecten te herkennen), prosopagnosia (gezichtsblindheid), problemen kleuren te benoemen of herkennen en dergelijke. Het zal na het bovenstaande geen verbazing meer wekken dat men bij individuele-zenuwcelmetingen aan wakere taakvervullende aapjes in de temporaalkwab gevonden heeft dat er cellen zijn, die specifiek op gezichten, kleuren of kleurcontrasten, bepaalde objecten of objectklassen en dergelijke reageren (Logothetis & Sheinberg, 1996). Hoewel dit alles zeer spannend is gaan we er hier niet verder op in (zie bijvoorbeeld van de Grind, 2000).

De ‘betrouwbaarheid’ van het neuronaal correlaat van bewust zien kan niet groter zijn dan van de extrastriate modules die de informatie aanleveren. Patiënten met het zogenaamde Charles Bonnet syndroom hebben bijvoorbeeld een dissociatie tussen de sensorische input en de extrastriate modules. De patiënten gaan plotseling slecht zien en krijgen visuele hallucinaties, maar ze blijken psychiatrisch normaal te zijn. De extrastriate cortexgebieden kunnen spontaan actief worden en zo visuele hallucinaties veroorzaken die niet verschillen van vroegere bewuste visuele ervaringen. Hersenscanstudies bij deze patiënten tonen aan (ffytche et al, 1998) dat de bewuste visuele ervaringen tijdens hallucineren overeenkomen met de rol van de extrastriate gebiedjes die op dat moment actief zijn (kleurenfenomenen, beweging, objectenzien, enz). Kortom, we zien hier iets terug van de zorgen van bisschop Berkeley uit de zeventiende eeuw. Hij stelde dat we ons bewust zijn van de interne activiteiten van het brein en niet rechtstreeks van de buitenwereld, dus kunnen we uit de waarneming niet weten of die buitenwereld wel echt bestaat. Gelukkig valt dat nogal mee in dit voorbeeld. In de eerste plaats krijgen de extrastriate cortexgebiedjes hun visuele betekenis voor een flink deel tijdens en dankzij voorafgaande visuele ervaring met de wereld. Zonder die opvoeding werken ze niet normaal. In de tweede plaats kunnen deze patiënten hun hallucinaties direct van echte waarneming onderscheiden, omdat de hallucinaties niet en de echte waarnemingen wel worden beïnvloedt door hun hoofd- en oogbewegingen. Bovendien zien de patiënten bij gewoon waarnemen slecht, terwijl de hallucinaties de kwaliteit van hun vroegere waarneming hebben. De hallucinaties zijn daarnaast vaak bizar of zelfs lachwekkend

5.3 (9.5.3) Blindzien

Laten we voor wat betreft de visuele neurowetenschap tenslotte het verschijnsel blindzien bespreken (Engels ‘blindsight’, Duits ‘Seelenblindheit’). Blindzien is ook weer zo’n mode-onderwerp voor denkers over bewustzijn geworden en die hebben de neiging er gekkere conclusies aan te verbinden dan de gevonden feiten toelaten. Blindzien kan optreden bij grote lesies in V1. De patiënten zijn bij een lesie in de linker V1 effectief blind in de rechter (contralaterale) gezichtshelft en vice versa. Zo’n patiënt kan bijvoorbeeld als hij dorst heeft en er staat een glas water in zijn blinde gezichtshelft dat glas niet zien en pakt het dus niet op. Hij weet zeker in dat deel van hetgezichtsveld volslagen blind te zijn en de meeste

gedragstests ondersteunen dat idee.

Als een onderzoeker de patiënt nu weet te overtuigen dat hij bij het geluid van een belletje toch eens moet proberen aan te geven of een dikke grote lijn in het blinde gezichtsveld horizontaal of verticaal staat, dan blijkt de patiënt dat vrijwel steeds goed te 'raden'. Toch blijft de proefpersoon beweren niets gezien te hebben. Hetzelfde geldt bijvoorbeeld voor visuele bewegingen. Als de patiënt moet aangeven wat de bewegingsrichting is 'raadt' hij die vrijwel 100% goed, ondanks het feit dat hij zeker weet nooit iets te zien. Er is dus enig 'zien' overgebleven maar dat is niet-bewust.

Wat is hiervan de neurowetenschappelijke verklaring? Zoals Fig. 3 aangeeft is er een baan van het netvlies via de pulvinar (PUL) naar V2 en in feite projecteert die baan ook nog op andere extrastriate gebieden, onder andere V3 en MT. Van de cellen in MT blijkt nog ongeveer de helft redelijk normaal te functioneren en dat blijkt dus voldoende voor niet-bewuste detectie van de bewegingsrichting, maar niet voor bovendrempelig aansturen van het neuronaal correlaat van bewust zien. Het verschijnsel zou daarom opgevat kunnen worden als ondersteuning van het model van Crick en Koch, dat het neuronaal correlaat van bewust zien niet in de extrastriate gebiedjes op zich zetelt maar in de frontale cortex.

Er is in dit verband nog een fysiologisch gegeven dat een belangrijke rol speelt en dat niet in Fig. 3 is terug te vinden. Vanuit het netvlies projecteren verschillende celklassen naar de middenhersenen (corpus geniculatum laterale of CGL, pulvinar of PUL, colliculus superior CS). Behalve een celklasse die we niet zullen bespreken (W-cellen) zijn dit de parvo- of P-cellen (de naam zegt dat ze relatief klein zijn) en de magno of M-cellen (grote, snelle, transiënt reagerende cellen). Het lijkt er nu op dat bij blindzienpatiënten vooral de M-banen via de pulvinar gespaard blijven. Bovendien weten we dat de M-cellen lage resolutie zien en bewegingszien ondersteunen, terwijl de P-cellen vooral domineren bij hoge resolutie vormzien, kleurenzien en dergelijke. Dit klopt met de bevinding dat de blindzieners in hun blinde gezichtsveld lage resolutie hebben, dus alleen de oriëntatie van zeer grove lijnen goed kunnen raden en dat kleurcontrast ze niet helpt bij beter onderscheiden van voorgrond en achtergrond. Een bepaalde patiënt van L.Weiskrantz in Oxford kon beweging zelfs bewust waarnemen in zijn blinde gezichtsveld als het bewegende object of de textuur maar van heel hoog contrast was. Bij geleidelijk verlagen van het contrast verdween de bewuste waarneming, maar kon de patiënt nog lange tijd vrijwel perfect 'raden' in welke richting de beweging ging. Er was dus een graduele overgang van bewust naar niet-bewust zien.

Blindzien heeft men ook bij aapjes die V1 missen kunnen aantonen. Ze werden eerst getraind om met een hendeltje aan te geven in welke richting een beweging plaats vond en op twee knoppen te scoren of er een visuele stimulus optrad na een belletje of niet. Na verwijdering van V1 rechts hadden ze dus in principe links van het midden alleen blindzien. Als de onderzoekers de aapjes dan lieten aangeven in welke richting een beweging verliep dan scoorden de aapjes vrijwel 100%, ook in hun blinde veld, terwijl ze bij de stimuli in hun blinde veld op de knoppen tegelijk aangaven dat er geen prikkel was geweest! De verschijnselen zijn in principe bij aap en mens gelijk en dit type experiment biedt de mogelijkheid dit ook bij andere zoogdieren (bijvoorbeeld katten) na te gaan.

Deze bevindingen zijn in de filosofische literatuur nogal wat opgerekt. Da-

niel Dennett stelt zich bijvoorbeeld in een gedachtenexperiment voor dat we een blindzienpatiënt zouden kunnen trainen te raden wanneer hij moet raden. We zouden die persoon, aldus Dennett, dan niet van een normaal-zierende kunnen onderscheiden en we zouden dus een persoon hebben die kan zien zonder bewuste perceptie, een zombie. Dit is een aardig voorbeeld van een doorgeschoten gedachtenexperiment. Immers, de blindziener is helemaal geen normaal-zierende verminderd met bewust beleven. In het blinde gezichtsveld is niet alleen de resolutie enorm laag, maar de patiënt detecteert er op zijn best beweging en de oriëntatie van zeer grote lijnen/balken. Tot op heden is er nog nooit echt vormzien gerapporteerd in blindzienpatiënten (Young & de Haan, 1993) en ook kleurenzien is bij verreweg de meeste blindzienpatiënten afwezig en bij anderen rudimentair. Voor een gedetailleerdere behandeling van het probleem van oversimplificatie van het verschijnsel blindzien ten behoeve van een vlotte theoretische generalisatie verwijzen we naar Tapp (1997).

Het verschijnsel van blindzien kan mogelijk het beste worden vergeleken met wat we allemaal weleens beleven bij sterke mist of zeer lage lichtsterkte, namelijk dat we menen iets te zien, kunnen raden wat het is, maar dat raden niet echt als bewuste visuele herkenning ervaren. Ook in formele psychofysische experimenten vindt men vaak een klein parameterbereik, zeg van het contrast, waar de proefpersoon nog consistent vrijwel 90–100% goed raadt, maar subjectief van mening is dat hij/zij volledig willekeurig antwoordt. Dit lijkt sterk op het bovenbeschreven verschijnsel bij de patiënt van Weiskrantz. Er is een gebied van niet-bewust zien waar de stimulusattributen boven kansniveau worden geraden, ook al menen we ze niet echt te ‘zien’.

6 (9.6) Conclusies en vooruitblik

Uit het bovenstaande volgt naar onze mening duidelijk dat het empirisch neurowetenschappelijk onderzoek aan bewuste verschijnselen goed op gang is gekomen en al bijzonder interessante gegevens heeft opgeleverd. Het is gebleken dat men moet oppassen voor het trekken van te ver gaande conclusies uit losse gedachtenexperimenten gebaseerd op een globale samenvatting van de bevindingen. De meeste experimenten zijn complex en dienen met veel gevoel voor detail te worden geïnterpreteerd, liefst door denkers met ervaring in neurowetenschappelijk onderzoek. Een kop als ‘zinloos bewustzijn’ boven een artikel in een wetenschapsbijlage van een landelijke krant (NRC, 11 september 1999) en de vele vrije speculaties in dat artikel kunnen dan hopelijk in de toekomst worden vermeden of vervangen door meer gefundeerde samenvattingen van resultaten van feitelijk onderzoek.

Gegeneraliseerd blindzien levert geen zombie op maar gewoon een blinde. Bewustzijn is niet zinloos, maar noodzakelijk voor de overleving. Vrije wil is geen illusie maar het gevoel dat hoort bij de activiteit van actie-initiërende netwerken in het zenuwstelsel en dat gevoel komt niet achteraf als de niet-bewuste beslissingen over detailbewegingen al zijn genomen, maar ervoor als de beslissing om aan het spel mee te doen valt. Het Cartesiaanse theater, de vrije wil en het werkgeheugen zijn metaforen die wellicht beter gezamenlijk door de metafoor ‘bedrijfssysteem’ of ‘directiekamer’ vervangen kunnen worden. Ze kunnen dan gemakkelijk van hun metafysische lading worden ontdaan en onderdeel worden van wetenschappelijke theorieën die toetsbare voorspellingen

leveren. Het neuronaal correlaat van bewustzijn bestuurt namelijk volgens de moderne inzichten lang niet alles wat er in het zenuwstelsel gebeurt en houdt evenmin alles in de gaten. Zodoende kan het niet worden vergeleken met de niet-materiële geest van Descartes en evenmin als een homunculus (mensje in de mens) worden opgevat.

Met dit alles is de oplossing van wat wel ‘het moeilijke probleem’ wordt genoemd (waarom en hoe geeft hersenactiviteit eigenlijk aanleiding tot mentale fenomenen?) niet enorm veel naderbij gebracht. Toch moeten we ons daardoor niet laten ontmoedigen. Een bepaald type problemen heeft er een handje van om ongemerkt van het toneel te verdwijnen. Het Kracht-Stof Probleem is hier een goed voorbeeld van. Heel negentiende-eeuws geleerd Europa zat er mee in zijn maag, maar tegenwoordig maakt niemand zich er nog druk over. Er is geen reden om te veronderstellen dat het met het tegenwoordige ‘geest-lichaam probleem’ anders zit. Op een goede dag zullen er wellicht zoveel feiten en interessante theorieën voorhanden zijn dat niemand zich er nog om bekommert.

Wellicht is het aardig af te sluiten met enige speculaties van Ramachandran en Hirstein (1997). Zij stellen dat het moeilijke probleem vooral moeilijk is of lijkt, omdat we een aantal vertaalslagen naar andere media doorlopen. Persoon A vertelt over zijn roodervaring en persoon B probeert zich daarin ‘in te leven’. We gaan dan van activiteiten in bijvoorbeeld gebied V4 van persoon A naar de taalcortex, naar spraakspieren, luchttrillingen, gehoorsysteem van B, decoderen van de neuronale activiteit van het gehoorsysteem in de auditieve cortex en een poging van B om dat op te vatten als activiteit in zijn eigen V4. Volgens Ramachandran & Hirstein praten we dus ‘slechts’ over onmogelijke vertalingen. Als we V4 van persoon A neuron voor neuron op V4 van persoon B zouden kunnen aansluiten zou B wellicht direct bij de roodervaring van A uitroepen ‘oh, wat mooi rood’. Als zij gelijk zouden hebben zou dat een reden temeer zijn om voorlopig maar driftig onderzoek aan de neuronale mechanismen van bewustzijn te doen en niet te veel tijd te besteden aan gepraat over het onbespreekbare.

7 Literatuur

- Baars BJ (1998). Metaphors of consciousness and attention in the brain. *Trends in Neuroscience* 21 (2), 58–62
- Britten KH & van Wezel RJA (1998). Electrical microstimulation of cortical area MST biases heading perception in monkeys. *Nature Neuroscience* Vol. 1, no. 1, 59–63. (See also the editorial on this work in the same issue by B.Cumming, A sense of direction: going with the flow, pp. 6–8).
- Clarke E & Dewhurst K (1972). *An Illustrated History of Brain Function*. University of California Press, Berkeley and Los Angeles
- Clarke E & O’Malley CD (1968). *The Human Brain and Spinal Cord: A Historical Study Illustrated by Writings from Antiquity to the Twentieth Century*. University of California Press, Berkeley and Los Angeles.
- Courtney SM, Petit L, Maisog JM, Ungerleider LG, Haxby JV (1998). An area specialised for spatial working memory in human frontal cortex. *Science* 279, 1347–1351.

- Crick F & Koch C (1990). Towards a neurobiological theory of consciousness. *Semin. Neuroscience* 2, 263–275.
- Crick F & Koch C (1995). Are we aware of neural activity in primary visual cortex? *Nature* 375, 121–123 & 294–295.
- Crick F & Koch C (1998). Feature article: Consciousness and neuroscience. *Cerebral Cortex* 8, 97–107.
- Dennett DC, Kinsbourne MJ (1992). Time and the observer: the where and when of consciousness in the brain. *Behav. Brain Sci* 15, 183–247.
- Dijksterhuis EJ (1950). *De mechanisering van het wereldbeeld*. Meulenhoff, Amsterdam.
- Finger S (1994). *Origins of Neuroscience*. Oxford University Press, New York and Oxford.
- fytche DH, Howard RJ, Brammer MJ, Woodruff P & Williams S (1998). The anatomy of conscious vision: an fMRI study of visual hallucinations. *Nature Neuroscience* 1 (8), 738–742.
- Goldman-Rakic PS (1992). Working memory and the mind. *Scientific American* 267 (3), 73–79
- Gomes G (1998). The timing of conscious experience: A critical review and reinterpretation of Libet’s research. *Consciousness & Cognition* 7, 559–595.
- Grind WA van de (1997). *Natuurlijke Intelligentie*. Uitgeverij Nieuwezijds, Amsterdam.
- Grind WA van de (2000). Bewust zien en zijn (deel 1). *Neuropraxis* 4 (1), 9–15.
- Keller I & Heckhausen H (1990). Readiness potentials preceding spontaneous motor acts: voluntary versus involuntary control. *Electroencephalography and clinical Neurophysiology* 76, 351–361
- Kim J (1996). *Philosophy of Mind*. WestView Press, Boulder, Colorado.
- Kornhuber HH & Deecke L (1965). Hirnpotentialänderungen bei Willkürbewegungen und passiven Bewegungen des Menschen: Bereitschaftspotential und reafferente Potential. *Pflügers Arch ges Physiol* 284, 1–17.
- Lecours AR & Joannette Y (1980). Linguistic and other aspects of paroxysmal aphasia. *Brain Lang.* 10, 1–23.
- Libet B (1985). Unconscious cerebral initiative and the role of conscious will in voluntary action. *Behavioral and Brain Sciences* 8 (4), 529–566.
- Libet B (1993). The neural time factor in conscious and unconscious events. In: *Experimental and theoretical studies of consciousness*. Ciba Foundation Symposium 174, 123–146.

- Logothetis NK & Sheinberg DL (1996). Visual object recognition. *Annual Review of Neuroscience* 19, 577–621.
- Lokhorst GJC (1986). *Brein en bewustzijn: de geest-lichaam theorieën van moderne hersenonderzoekers*. Uitgeverij Eburon, Delft.
- Lokhorst GJC (1996). Counting the minds of split-brain patients. *Logique et Analyse* 39, 316–324.
- Lokhorst GJC & Kaitaro TT (te verschijnen). The originality of Descartes' theory about the pineal gland. *Journal of the History of the Neurosciences*, te verschijnen.
- Milner AD & Rugg MD (1992). *The neuropsychology of consciousness*. Academic Press, New York.
- Parker AJ & Newsome WT (1998). Sense and the single neuron: Probing the physiology of perception. *Annual Review of Neuroscience* 21, 227–277.
- Ramachandran VS & Hirstein W (1997). Three laws of qualia: What neurology tells us about the biological functions of consciousness. *Journal of Consciousness Studies* 4 (5–6), 429–457.
- Rasmussen JL, Rajecki DW & Craft HD HD (1993). Humans' perceptions of animal mentality—ascriptions of thinking. *J Comp Psychol* 107: 3, 283–290.
- Salzman CD, Britten KH & Newsome WT (1990). Cortical microstimulation influences perceptual judgments of motion direction. *Nature* 346, 174–177.
- Searle JR (1984). *Minds, brains and science*. Harvard University Press, Cambridge Mass.
- Searle JR (1992). *The rediscovery of the mind*. MIT Press, Cambridge Mass.
- Searle JR (1998). How to study consciousness scientifically. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 353, 1935–1942.
- Tapp TD (1997). Blindsight in hindsight. *Consciousness & Cognition* 6, 67–74.
- Verbeke G (1945). *L'évolution de la doctrine du pneuma du stoïcisme à S. Augustin*. Desclée de Brouwer, Paris, & Éditions de l'Institut Supérieur de Philosophie, Louvain.
- Went FW (1968) The size of man. *American Scientist* 56 (4), 400–413.
- Young A & de Haan EH (1993). Impairments in visual awareness. In M. Davies & G.W. Humphreys (Eds), *Consciousness*. Blackwell, Oxford.
- Zeki S & Bartels A (1998). The autonomy of the visual systems and the modularity of conscious vision. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 353 (1377), 1911–1914.