

Die zeitliche Ordnung biologischer Prozesse und unsere subjektive Zeitempfindung

1. Einleitung

Der Begriff Zeit ist konstitutiv für die Wahrnehmung und Beschreibung allen Geschehens. Alle physikalischen, chemischen und biologischen Prozesse sind zeitlich geordnet. Das gilt für die Kosmogonie und die Evolution der Organismen ebenso wie für die Ontogenie der Individuen und deren Verhalten, schließlich auch für die kulturelle Evolution des Menschen, seine Handlungen und Denkprozesse.

Die Zeit ist in unserem Leben allgegenwärtig. Davon zeugen zahllose Redewendungen und Begriffe wie diese: gleichzeitig, Zeitgenosse, vor einiger Zeit, kurze Zeit später, zurzeit, Zeitpunkt, eine Zeit lang, Zeitspanne, zeitlebens, Uhrzeit, Steinzeit, Zeit der Reformation, Zeitgeist. Wir verständigen uns, wie diese Beispiele zeigen, mithilfe des Zeitbegriffs sowohl über die Abfolge von Ereignissen als auch über ihre Dauer. Wir verwenden ihn als Maß für die Zeitrechnung wie auch zur Bezeichnung bestimmter historischer Epochen. Auf vielfältige Weise erleben wir die Zeit, als Gleichzeitigkeit und Nacheinander, in Vergangenheit, Gegenwart und Zukunft und als Dauer. In allen Lebensbereichen des Menschen spielt die Zeit eine zentrale Rolle. Alle Wahrnehmungen, intellektuellen Leistungen und auch unsere emotionalen Regungen sind mit der Zeit verknüpft. Unsere industrielle Gesellschaft betrachtet die Zeit sogar zunehmend als eine endliche Ressource. „Zeit ist Geld“ oder „zeitraubend“ sind Ausdrücke, die diese Einschätzung widerspiegeln. Aber was ist die Zeit eigentlich, und wie erfahren wir sie? Anders als für physikalische und chemische Reize besitzt der Mensch kein Sinnesorgan, das uns eine direkte Wahrnehmung der Zeit ermöglicht. Tatsächlich hat die Zeit weder in der Welt der Physik noch in unserer Wahrnehmung ein autonomes Dasein. Sie ist vielmehr ein mentales Konstrukt, mit dem wir die Ereignisse und Abläufe ordnen und verknüpfen.

Das Phänomen Zeit und die Probleme der Zeitempfindung haben immer schon die berühmtesten Naturwissenschaftler und Philosophen beschäftigt. Aristoteles verstand die Zeit als Zahl der Bewegungen (z.B. der Himmelskörper) im Hinblick auf das Früher oder Später. Galileo Galilei führte die

Zeit als unabhängige Variable ein für die formale Definition von Geschwindigkeit und Beschleunigung. Isaak Newton verdanken wir die Annahme, dass die Zeit unabhängig von äußeren Einwirkungen kontinuierlich dahin fließt. Später wurde der absolute Zeitbegriff durch Albert Einsteins Relativitätstheorie eingeschränkt; doch ist dies für unsere Betrachtung ohne Bedeutung.

Die objektive, gleichmäßig verrinnende Zeit, mit der die Naturwissenschaftler rechnen, kennt keine Gegenwart. In ihr lösen sich Vergangenheit und Zukunft in einem unendlich kurzen Moment ab. Ganz anders, und zwar hochgradig subjektiv, ist unser menschliches Zeitempfinden. Wir erleben, wie jeder täglich erfahren kann, das Verstreichen der Zeit sehr unterschiedlich. Man vergleiche nur das Warten auf ein Verkehrsmittel mit einem anregenden Gespräch. Abhängig von der Situation scheint die Zeit zu schleichen oder zu rasen. Die Gegenwart hat für uns durchaus eine endliche und, wie der Sprachgebrauch zeigt, unterschiedliche Dauer.

Bereits Augustinus erkannte die Bedeutung des Gedächtnisses als Voraussetzung für das Zeitbewusstsein. Dieser Ansatz wird im Folgenden eingehender zu behandeln sein. Für Immanuel Kant ist „die Zeit eine notwendige Vorstellung, die allen Anschauungen zum Grunde liegt“ (zit. nach Pöppel, E. 1985). Zeit und Raum sind für ihn Anschauungsformen, die uns *a priori* – vor aller Erfahrung – gegeben sind, wir würden heute sagen, die zum genetisch bestimmten Inventar unserer kognitiven Fähigkeiten gehören. In neuerer Zeit haben sich besonders Henri Bergson und Martin Heidegger mit philosophischen Aspekten der Zeit beschäftigt. Zum Verständnis der Modalitäten und Mechanismen, die unser Zeiterleben bestimmen, tragen ihre Überlegungen jedoch nicht wesentlich bei.

Alle Lebensprozesse sind zeitlich streng geordnet. Das gilt für die einzelnen Schritte bei der Befruchtung der Eizelle und Zellteilung über die Abfolge der Entwicklungsstufen in der Ontogenese, die Stadien der Reifung bis hin zu den systematischen Veränderungen des Alterns. Das Verhalten und die Stoffwechselvorgänge eines Individuums unterliegen vielfach tages- oder jahreszeitlichen rhythmischen Schwankungen. Diese so genannten inneren Uhren sind in den letzten Dekaden von Biologen intensiv erforscht worden. Rhythmische Aktivitäten mit kürzeren Periodenlängen treten vielfach in erregbaren Organen auf und sind Gegenstand der Neurophysiologie.

Unser subjektives Zeiterleben, das sich über einen Bereich von einigen Millisekunden bis zu einem Lebensalter erstreckt, ist traditionell ein For-

schungsbereich der Psychologie. Seit dem Ende des 19. Jahrhunderts und verstärkt ab Mitte des 20. Jahrhunderts hat vor allem die experimentell ausgerichtete Psychologie bedeutende Erkenntnisse gebracht. Wie kommt der Mensch zur Zeit? Und wie genau wird die Zeit wahrgenommen? sind die basalen Fragen. Dahinter stehen die Suche nach den Mechanismen, die unsere Wahrnehmung der Zeit möglich machen. Sind es die inneren Uhren, die als Taktgeber funktionieren? Oder wird die Art und Weise, wie wir die Zeit erleben, von neurophysiologischen Prozessen bestimmt?

Eine genaue Zeitbestimmung war für den Menschen von Urzeiten an lebenswichtig. Wie die meisten Tiere orientierte sich der Frühmensch an mehr oder weniger periodisch wiederkehrenden Naturereignissen, den tages- und jahreszeitlichen Rhythmen wie Sonnenauf- und -untergang, den Mondphasen und Gezeiten sowie Regen- und Trockenperioden. Die Beobachtung der Gestirne und ihrer Bahnen, vor allem der Stand der Sonne und des Mondes, ermöglichte bereits eine gute Zeitbestimmung im Bereich von Stunden, Tagen und Monaten. Die Bedeutung solcher astronomischer Uhren ist durch zahlreiche archäologische Funde direkt oder indirekt belegt. Kürzere Zeitabschnitte wurden vermutlich am Ablauf häufig wiederkehrender Tätigkeiten geschätzt, z.B. daran, wie lange man benötigte, um eine bestimmte Wegstrecke zurückzulegen.

Im Verlauf der kulturellen Evolution konstruierte der Mensch dann zunächst einfache, später kompliziertere Apparate, die geeignet waren, ein konstantes Zeitmaß anzuzeigen. Zu dieser Kategorie von Uhren gehören vor allem die Sand-, Öl- und Wasseruhren des chinesischen Kulturkreises und der Antike. Unsere Eieruhr, die in jüngster Zeit auch zur Telefonuhr mutiert ist, ist ein Beispiel dafür, dass diese Art primitiver Uhren in der Nische des menschlichen Alltages bis heute überlebt haben. Aus der einfachsten Sonnenuhr, die vermutlich aus einem schräg in den Boden gesteckten Stab bestanden hat, entwickelten sich im Mittelalter bis zur Renaissance Uhren in verschiedenen Größen für unterschiedliche Zwecke, die auch die jahreszeitlichen Änderungen des Sonnenstandes berücksichtigten und dadurch recht genaue Messungen der Tageszeit ermöglichten. Auch sie haben – freilich nur als Fassadenschmuck – bis heute überlebt.

Mit zunehmender Kenntnis physikalischer Vorgänge und Gesetze wurden in der Renaissance die ersten Pendeluhrn konstruiert, deren regelmäßige Schwingungen einen konstanten Zeittakt vorgeben. Alle späteren Chronometer beruhen auf diesem Prinzip, bei dem periodische Vorgänge gezählt werden. Naturwissenschaft und Technik und mit ihnen das moderne Leben stell-

ten immer höhere Anforderungen an die Feineinteilung der Zeit, die Präzision der Uhren und eine exakte Festlegung des Zeitmaßes. So ist die Sekunde heutzutage definiert als die Dauer von 9 192 631 770 Perioden der Schwingung eines Atoms des Caesium-Isotops 133 (^{133}Cs). Die Messgenauigkeit beträgt dabei 10^{-14} Sekunden. Caesiumuhren werden an verschiedenen Orten der Erde als Referenzuhren betrieben.

2. Die zeitliche Ordnung biologischer Prozesse

Die zeitliche Struktur der Individualentwicklung von Organismen ist durch komplexe genetische und biochemische Mechanismen und deren Wechselwirkungen bestimmt. Dabei ist die Dauer der einzelnen Entwicklungsschritte bis zu einem bestimmten Zustand genetisch festgelegt und wird auf höheren Organisationsstufen hormonell gesteuert. Der Zeitverlauf von Entwicklungsprozessen entspricht in den meisten Fällen dem Prinzip der Sanduhr (*Rensing, L. et al. 2001*).

Außerdem lassen sich – teilweise mit den Entwicklungsprozessen verschränkt – an den meisten Organismen periodische Veränderungen verschiedener Lebensprozesse beobachten. In vielen Fällen entsprechen diese rhythmischen Schwankungen den tages- oder jahreszeitlichen Veränderungen der natürlichen Umwelt. Wir müssen daher annehmen, dass diese als Folge von Adaptationsvorgängen während der Evolution von Lebewesen „inkorporiert“ worden sind. Das heißt, eine Reihe periodischer Lebensäußerungen spiegelt rhythmische Veränderungen der Umwelt wider und gehört damit zur *a-priori*-Ausstattung der Organismen, die in einem phylogenetischen „Lernprozess“ erworben worden sind.

Solche biologischen Rhythmen, die eine zeitliche Abstimmung der Organismen auf regelmäßig auftretende Veränderungen der Umwelt ermöglichen, werden meist als „innere Uhren“ bezeichnet. Am bekanntesten sind die circadianen Rhythmen, die an die Tageslänge von 24 Stunden angepasst sind. Außerdem gibt es circannuale und circalunare Rhythmen, welche die jahreszeitlichen Änderungen widerspiegeln bzw. auf die Mondphase und die von ihr abhängige Tidenbewegung abgestimmt sind.

Alle diese endogenen Rhythmen entsprechen nicht exakt, sondern nur ungefähr den äußeren Vorgaben, daher die Bezeichnung circadian (von *circa* und *dies*). Die genaue Synchronisation mit den geophysikalischen Zyklen der Umwelt erfolgt durch einen äußeren Zeitgeber, der die innere Uhr jedes Mal

neu einreguliert. Dieser Vorgang wird in der Fachsprache als Entrainment bezeichnet. Zeitgeber für den circadianen Rhythmus der menschlichen Stoffwechselfvorgänge ist der tägliche Hell-Dunkel-Wechsel. Wird dieser ausgeschaltet, beispielsweise beim Leben im Dauerlicht oder in ständiger Dunkelheit, so läuft die innere Uhr weiter, allerdings mit einer leicht veränderten Periodizität von 24.5 bis 26 Stunden (*Wollnik, F. 1995*). Manche Tätigkeiten, z.B. Nacharbeit oder Flugreisen über mehrere Zeitzonen hinweg, bei empfindlichen Menschen sogar die Umstellung von Sommer- auf Winterzeit oder umgekehrt, bringen eine Umstimmung des endogenen Rhythmus mit sich, und es dauert oft Tage, bis die Synchronisation wieder erreicht wird.

Es ist leicht einzusehen, dass solche inneren Uhren dem Organismus in seiner natürlichen Umwelt bedeutende Vorteile bieten. Sie ermöglichen eine zeitliche Koordinierung innerer Funktionen und eine Abstimmung auf Ereignisse in der Außenwelt, noch ehe diese tatsächlich eingetreten sind. So können die Körperfunktionen rechtzeitig auf die „zu erwartenden“ Veränderungen eingestellt werden. Circadiane Uhren haben eine wichtige Funktion für den Nahrungserwerb vieler Tiere, die Energiegewinnung von Pflanzen und das Brutgeschäft von Tieren. Circannuale Uhren sind Voraussetzungen für jahreszeitliche Wanderbewegungen und die Navigation von Tieren, in erster Linie für den Vogelzug, für Fortpflanzungsprozesse sowie für die Blüten- und Fruchtbildung. Circalunare bzw. semilunare Uhren steuern den Fortpflanzungszyklus einiger wirbelloser Tiere, die das Watt bewohnen.

Die größte Aufmerksamkeit der Chronobiologen hat naturgemäß die tagesperiodische innere Uhr des Menschen erregt. Sie steuert außer dem Wach-Schlaf-Rhythmus zahlreiche andere Körperfunktionen wie Temperatur, Hormonspiegel und Blutdruck. Der Mechanismus und der Sitz der circadianen Uhr waren lange Zeit ungeklärt. Seit den grundlegenden Experimenten von Jürgen Aschoff (*Aschoff, J. 1965*) haben die Forschungen verschiedener biologischer Disziplinen unsere Kenntnisse wesentlich erweitert. Dazu haben insbesondere auch Zell- und Molekularbiologen beigetragen, die sich mit den inneren Uhren vergleichsweise einfacher Organismen beschäftigt haben. Der heutige Wissensstand, der leider immer noch große Lücken aufweist, ist etwa folgender: Innere Uhren beruhen wie alle biologischen Rhythmen auf endogenen selbsterregenden Oszillationen, die wiederum mindestens zwei miteinander rückgekoppelte Reaktionen und eine Verzögerung voraussetzen. Beim Vergleich mit technischen Uhren würden sie in die Kategorie der Pendeluhrn fallen. Endogene Rhythmen sind genetisch de-

terminiert und können prinzipiell von jeder Zelle erzeugt werden (*Rensing, L. 1995*). Angriffsort der „Urgene“ ist die Proteinsynthese. Durch Mutationen bzw. Hemmung der Proteinsynthese können circadiane Rhythmen gestört sein. Nach Erkenntnissen von Molekularbiologen sind mindestens vier Proteine an der Erzeugung der zellulären Rhythmen beteiligt. Periodische Zyklen im Zellstoffwechsel werden als Grundlage für die Steuerung des Verhaltens der Organismen angesehen. Allerdings muss dazu eine Synchronisation der zellulären Rhythmen gefordert werden.

Während innere Uhren in allen Körperzellen lokalisiert sein können, wird für die Steuerung der circadianen Rhythmen von Säugetieren eine zentrale Uhr, eine „master clock“ angenommen, welche über neuronale Signale und im weiteren Verlauf über Hormonausschüttung die verschiedenen Körperfunktionen steuert. Sitz dieses zentralen Schrittmachers (circadian pacemaker) ist der sogenannte Nucleus suprachiasmaticus (SCN), ein Kern von 8 000 bis 10 000 kleinen Nervenzellen im Hypothalamus des Gehirns. Dort finden sich mehrere hierarchisch und parallel gekoppelte Oszillatoren. Neuere Forschungsergebnisse sprechen eher für mehrere Schrittmacher in verschiedenen Körperteilen, die von einer zentralen Instanz dirigiert werden (*Staiger, D. 2005*). Der äußere Zeitgeber für die circadiane Uhr ist ein Lichtreiz, der bei Säugern von den Augen empfangen wird. Die Empfindlichkeit für den Zeitgeberreiz ist abhängig von der Tageszeit. Darüber gibt eine sogenannte Phasen-Antwort-Kurve Auskunft. Ihr Maximum liegt am Beginn der subjektiven Nacht.

Neben den erwähnten inneren Uhren, die sich als Anpassung an den regelmäßigen Wechsel äußerer Gegebenheiten erklären lassen und von diesen „mitgenommen“ (entrained) werden, lassen sich in den meisten Organismen verschiedene rhythmische Vorgänge nachweisen, die in einem höherfrequenten Bereich arbeiten. Die Periodenlänge dieser Oszillationen liegt zwischen einigen Millisekunden und Stunden. Die wohl bekannteste und jedem vertraute rhythmische Aktivität ist der Herzschlag mit einer Periode von circa 1 Sekunde. Deutlich geringer sind die Atemfrequenz und die weniger regelmäßige Darmperistaltik. Auf endogenen Oszillatoren beruhen auch die unbewussten rhythmischen Bewegungen unserer Extremitäten und der koordinierte Flossenschlag bei Fischen. Höherfrequente Rhythmen mit Perioden im Bereich von Millisekunden finden sich als unwillkürliche (saccadische) Augenbewegungen sowie als neuronale Erregungen im Gehirn von Säugern, die im Elektroenzephalogramm (EEG) registriert werden. Letztere rühren von Oszillationen einzelner Neurone und ihrem Zusammenspiel her. Die domi-

nierenden unter ihnen sind die a-Wellen mit einer Frequenz von ca. 10 Hz. Oszillationen in elektrisch erregbaren Zellen sind prinzipiell aus der Aktivierung zweier Arten von Ionenkanälen in der Zellmembran und einer Rückkoppelung zwischen ihnen zu verstehen.

Biologische Oszillatoren bestimmen oder beeinflussen viele Lebensfunktionen in entscheidender Weise: sie steuern die zeitliche und räumliche innere Organisation, ermöglichen die „Vorhersage“ regelmäßig auftretender Veränderungen in der Umwelt, gewährleisten eine genaue Abstimmung und Kontrolle vieler Lebensprozesse und steigern dadurch allgemein die Effizienz des gesamten lebenden Systems. Endogene Zeitprogramme, wie sie die inneren Uhren darstellen, ermöglichen auch eine wenigstens ungefähre Zeitbestimmung unabhängig von astronomischen und geophysikalischen Uhren. Eine interessante Frage wird sein, ob und wie weit endogene Oszillatoren auch für unser subjektives Zeiterleben von Bedeutung sind.

3. Wie erlebt der Mensch die Zeit?

Wir nehmen die Zeit auf vielfältige Weise wahr, in der Abfolge von Sinnesindrücken und Handlungen, in der zeitlichen Ordnung von Vergangenheit, Gegenwart und Zukunft und in der Dauer. Immer ist unsere Zeiterfahrung an die Wahrnehmung von Ereignissen geknüpft. Unsere Zeitempfindung folgt einem Weg von der Peripherie unserer kognitiven Ausstattung zu ihrem zentralen Organ: An die Wahrnehmung der Ereignisse durch unsere Sinnesorgane und die Umwandlung der Sinnesreize in elektrische Signale des Nervensystems schließen sich zentrale neuronale Prozesse an. Das Gehirn konstruiert aus den Sinnesindrücken in einem informationsverarbeitenden Vorgang letztlich die Zeit, die wir dann wie selbstverständlich als real existierend und dahinfließend erleben.

Für nahezu alle Bereiche des menschlichen Lebens ist die Zeitempfindung unerlässlich. Denken wir nur an das Erkennen der zeitlichen Versetzung von Ursache und Wirkung, an die Abfolge von Planung und Ausführung einer Handlung oder an die Abgrenzung der Zukunft von der Vergangenheit. Das letzte Beispiel zeigt aber bereits, wie sich unser Zeiterleben von der objektiven physikalischen Zeitmessung unterscheidet: Obwohl der augenblickliche Zeitpunkt, das „Jetzt“ objektiv nur durch den Umschlag von der Vergangenheit in die Zukunft definiert ist und dadurch auf eine unendlich kurze Zeitspanne zusammenschrumpft, erleben wir die Gegenwart je nach den Merkmalen und Bezugspunkten, denen wir unsere Aufmerksamkeit schenken, als

mehr oder weniger ausgedehnt. Die Vergangenheit erschließt sich uns über unser Gedächtnis oder überlieferte Zeugnisse; die Zukunft antizipieren wir in unseren Erwartungen und Plänen, also dank einer Abstraktionsleistung unseres Gehirns.

Unsere Zeitwahrnehmung ist in allen Fällen indirekt. Wir registrieren die Zeit über das Vorher und Nachher beziehungsweise als Gleichzeitigkeit. Die Dauer konstruieren wir aus der Erinnerung von Einzelereignissen und den Erfahrungen mit wiederkehrenden Abläufen oder Handlungen. Nach diesen Beobachtungen, die jeder an sich selbst machen kann, ist die Feststellung nicht überraschend, dass die Zeitwahrnehmung des Menschen stark von der Persönlichkeit, seiner Biografie und dem sozialen und intellektuellen Umfeld abhängt. So ist sie in gewissem Maße auch durch die Kulturentwicklung beeinflusst. Ein gebräuchliches Zeitmaß im indianischen Kulturkreis ist beispielsweise die Zeit, die zum Reiskochen benötigt wird.

Obwohl die wissenschaftliche Erforschung unserer Zeitwahrnehmung noch immer eine Domäne der medizinischen Psychologie ist, beteiligt sich zunehmend die Neurophysiologie an ihr, und aus der Zusammenarbeit mit dieser Disziplin kommen die gegenwärtig diskutierten Erklärungsmodelle. Was die Psychologie ursprünglich gesammelt hat, entspricht unseren Alltagserfahrungen: Im Gegensatz zu der gleichmäßig ablaufenden physikalischen Zeit erlebt der Mensch die Zeit diskontinuierlich und abhängig von verschiedenen äußeren und inneren Gegebenheiten. Wie unterschiedlich gleich lange Zeitabschnitte empfunden werden, zeigt dieses wohl bekannte Beispiel: Ein Vortrag, dem wir nicht zu folgen vermögen, der wenig strukturiert ist oder für den wir kein Interesse mitbringen, erscheint uns unendlich lang; die Zeit „schleicht“ dahin, wir blicken ungeduldig auf die Uhr und wünschen das Ende herbei. Während eines gleich langen Vortrags, der uns neue Erkenntnisse in aufgelockerter Weise vermittelt und unsere Motivation bedient, vergeht die Zeit „wie im Fluge“, und nur der Blick auf die Uhr vermittelt uns die objektive Erkenntnis, dass die vorgesehene Zeit abgelaufen ist. In der Rückschau ist es merkwürdigerweise gerade umgekehrt: Der interessante Vortrag erscheint uns im Vergleich länger, der langweilige kürzer. Psychologen nennen dieses Phänomen das subjektive Zeitparadox. Vielen älteren Menschen ist die Erfahrung geläufig, dass die Zeit mit zunehmendem Alter schneller zu vergehen scheint. Seit längerem weiß man aus klinischen Befunden, dass Läsionen in bestimmten Hirnbereichen die Ursache für ein gestörtes Zeitempfinden sein kann. Auch Drogenkonsum verändert die Zeitwahrnehmung.

Erst die experimentell orientierte Psychologie, die sich in der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts fest etabliert hat, ist darangegangen, die Phänomene der Zeitwahrnehmung zu ordnen und mit psychophysischen Methoden systematisch zu untersuchen. Gewöhnlich werden vier Kategorien des Zeiterlebens unterschieden: Gleichzeitigkeit bzw. Ungleichzeitigkeit, zeitliche Ordnung oder Reihenfolge, Gegenwart und Dauer. Robert Ornstein (*Ornstein, R.E. 1969*), der sich vor allem mit dem Erleben der Zeitdauer beschäftigt hat, unterscheidet eine Kurzzeitwahrnehmung von 3 bis 4 Sekunden von einer Langzeitwahrnehmung von Zeiten über 10 Sekunden und nimmt für diese jeweils verschiedene Mechanismen an. Eine ähnliche Einteilung wird von Paul Fraisse (*Fraisse, P. 1984*) vorgenommen, der vorschlägt, von Zeitwahrnehmung nur bis zu Zeitstrecken von 3 Sekunden zu sprechen und für längere Zeiten den Ausdruck Zeitschätzung zu verwenden. Wir werden in den folgenden Abschnitten sehen, dass hinter dieser Einteilung zwei grundsätzlich verschiedene Modalitäten des Zeiterlebens stecken.

3.1 Gleichzeitigkeit und Ungleichzeitigkeit

Die Erfahrung sagt uns, dass wir aufeinander folgende Reize, die uns im alltäglichen Leben begegnen, getrennt wahrnehmen können. Aber gilt das auch für sehr kurze zeitliche Abstände zwischen den Reizen? Um diese Frage zu beantworten, werden Versuchspersonen mit akustischen oder optischen Reizen, d.h. Klickgeräuschen bzw. Lichtblitzen, die in variablen Abständen gegeben werden, getestet. Die Probanden sollen angeben, ob sie die Klicks oder Blitze gleichzeitig oder getrennt wahrnehmen. Das Ergebnis ist für beide Sinnesmodalitäten verschieden: Akustische Signale mit einem zeitlichen Abstand von weniger als 3 ms werden nicht mehr getrennt wahrgenommen; die sogenannte akustische Verschmelzungsfrequenz liegt also zwischen 300 und 500 Hz. Die zeitliche Auflösung des visuellen Systems ist weitaus schlechter, nämlich ca. 50 ms. Dies entspricht einer Verschmelzungsfrequenz (auch Flimmer-Fusions-Frequenz) von etwa 20 Hz. Wir kennen diese Grenze aus dem Kino. Die ersten Filme wurden mit einer Bildfolge von 16-18 pro Sekunde aufgenommen. Die dabei zu beobachtenden ruckartigen Bewegungen liegen noch an der Grenze von Einzeleindrücken. Später wurde die Frequenz auf 24 Hz erhöht, und seitdem empfinden wir die aufgenommenen Bewegungen als kontinuierlich fließend wie bei normaler Betrachtung.

Die visuelle Verschmelzungsfrequenz und damit der Schwellenwert für Ungleichzeitigkeit ist bei verschiedenen Tieren entsprechend ihrer Lebenswei-

sen sehr unterschiedlich, bei Schnecken ca. 2 Hz, bei Greifvögeln ca. 60 Hz und bei einigen Insekten bis zu 300 Hz.

Ob wir zwei zeitlich benachbarte Ereignisse als gleichzeitig oder ungleichzeitig auftretend wahrnehmen, hängt also von den Eigenschaften der betroffenen Sinnesorgane ab. Der limitierende Faktor ist dabei die Zeit, die benötigt wird, um das physikalische Signal, also eine mechanische Schwingung bzw. ein Paket von Lichtquanten in eine elektrische Erregung umzusetzen. Sinnesphysiologen bezeichnen diesen Prozess als Transduktion. Die beträgt für die Hörzellen des Menschen ca. 0,1 ms, für Sehzellen dagegen 10-50 ms.

Die hier dargestellten Erkenntnisse führen zu dem Schluss, dass die physikalische Gleichzeitigkeit außerhalb von uns nicht dieselbe ist wie die subjektiv wahrgenommene in unserem Gehirn. Gleichzeitigkeit und Ungleichzeitigkeit im Sinne unseres Zeiterlebens sind also relative Begriffe.

3.2 Die Reihenfolge als zeitliche Ordnung

Werden einer Versuchsperson zwei aufeinander folgende Reize, z.B. Klicks oder Lichtblitze präsentiert, so werden diese als getrennte Ereignisse wahrgenommen, wenn ihr zeitlicher Abstand mehr als 3 ms beträgt. Die Versuchsperson kann aber keine eindeutigen Aussagen darüber machen, welcher von beiden Reizen als erster gegeben wurde. Erst wenn das Intervall zwischen den Reizen etwa 30 ms überschreitet, wird ihre Reihenfolge sicher erkannt. Diese Zeitspanne, die zwischen 25 und 40 ms variiert, ist für alle Sinnesmodalitäten, auch für die taktile gleich. Dieser Befund spricht für eine diskontinuierliche Signalverarbeitung, die der Transduktion in den Sinnesorganen nachgeschaltet ist und im Gehirn stattfindet. Es gibt also offenbar Elementareinheiten der Wahrnehmung, die ca. 30 ms lang sind (*Pöppel, E. 1987*).

Das gleiche Intervall von 30 ms lässt sich für die Folge von motorischen Aktivitäten feststellen, beispielsweise bei den unwillkürlichen sprungartigen (saccadischen) Augenbewegungen. Die Wahrnehmung von Sinneseindrücken und die Steuerung von Bewegungen in diesem Zeitbereich unterliegen möglicherweise einem universalen Mechanismus, der sensorischen „Input“ mit motorischem „Output“ koordiniert. Sehr wahrscheinlich handelt es sich dabei um neuronale Oszillationen mit einer Periode von ca. 30 ms, entsprechend einer Frequenz von ca. 30 Hz (*Pöppel, E. and Logothetis, N. 1986*). Wenn zwei oder mehrere Ereignisse in dieselbe Periode fallen, kann ihre Reihenfolge von der Versuchsperson nicht angegeben werden. Die Signalverarbeitung im Gehirn arbeitet also in einem 30 ms-Takt und bewirkt da-

durch eine Zusammenfassung von Einzelereignissen und eine diskontinuierliche Verteilung. Wir sehen, Ungleichzeitigkeit ist zwar eine notwendige, jedoch keine hinreichende Voraussetzung für die Wahrnehmung einer zeitlichen Ordnung. Nur ein ausreichender Abstand der Ereignisse kann den Integrationsmechanismus des Gehirns „überspielen“. Bei bestimmten Hirnverletzungen, die auch eine Sprachstörung bewirken, ist die Identifikation der Reihenfolge erschwert; in diesen Fällen kann das Intervall zwischen zwei Klicks, das für ihre zeitliche Ordnung notwendig ist, bis zu 100 ms betragen. Wahrscheinlich ist die Erhöhung der akustischen Ordnungsschwelle die Ursache für die Sprachstörung (Pöppel, E. 1987).

Wenn Ereignisse länger zurückliegen, kann ihre Reihenfolge sehr oft nicht zuverlässig rekonstruiert werden. Diese leidvolle Erfahrung plagt wohl jeden Menschen gelegentlich. In diesen Fällen sind das Langzeitgedächtnis und die begleitenden Assoziationen im Spiel und diese arbeiten bekanntlich nicht fehlerfrei und abhängig von Emotionen und individuellen subjektiven Bewertungen. Mit dieser Problematik begeben wir uns bereits auf ein höheres Niveau der neuronalen Informationsverarbeitung, auf dem sich die komplexesten Formen unseres Zeiterlebens abspielen.

3.3 Die subjektive Gegenwart, das „Jetzt“

Mit dem Begriff Gegenwart bezeichnet unsere Sprache einen Zeitraum, der je nach den Rahmenbedingungen sehr verschieden ausgedehnt sein kann. Die mögliche Antwort auf eine Quizfrage „Der Name ist mir im Moment nicht *gegenwärtig*; es handelt sich um einen Autor der *Gegenwart*“ demonstriert die Spannweite von Sekunden bis zu einem Lebensalter. Im objektiven, physikalischen Sinn ist Gegenwart definiert als ausdehnungslose Grenze zwischen Vergangem und Zukünftigem. Gibt es trotz dieser Diskrepanz einen Zeitraum, der unabhängig von der Situation, in der wir uns befinden, experimentell und reproduzierbar als subjektive Gegenwart erfasst werden kann? Schon aus unserer alltäglichen Lebenserfahrung wissen wir, dass wir das erlebte „Jetzt“ – wenngleich kurz – als ausgedehnt empfinden.

In den verschiedensten Kulturkreisen finden sich übereinstimmend zeitliche Segmentierungen von 2 bis 3 Sekunden langen Einheiten beim Sprechen und Musizieren, die sich auch in der Struktur von Gedichten und Takten niederschlagen (Pöppel, E. 1987). Bei den bekannten zweideutigen Figuren wie z.B. der Darstellung, die sowohl eine Vase wie auch zwei einander zugewandte Gesichter zeigen, beobachtet man etwa alle 3 Sekunden einen Wechsel der wahrgenommenen Gestalt. Die wechselnde Perspektive beim Anblick

des sogenannten Necker-Würfels ist ein weiteres Beispiel für diese ambivalente Wahrnehmung. Die gleiche zeitliche Segmentierung lässt sich auch bei elementaren Handlungen wie Schlagen, Sägen oder Kratzen feststellen (Pöppel, E. und Edinghaus, A.-L. 1994). Auch kann eine Versuchsperson zeitlich ausgedehnte Reize nur bis zu einer Dauer von ca. 3 Sekunden genau reproduzieren.

Diese durch viele Messungen gesicherten Ergebnisse können so interpretiert werden, dass mit ca. 3 Sekunden die Grenze der unmittelbaren Integrationsfähigkeit für Sinneseindrücke und motorische Aktivitäten erreicht ist (Pöppel, E. 1987). Eindrücke von ca. 3 Sekunden Dauer stellen offenbar Wahrnehmungseinheiten dar, die als solche direkt verrechnet werden. Daraus wird gefolgert, dass Bewusstseinsinhalte nur wenige Sekunden lang verfügbar sind. Episoden, die diese Spanne überschreiten, gehen über das momentane Bewusstsein hinaus und erfordern ein Gedächtnis. Eine Spanne von ca. 3 Sekunden kann daher als subjektive Gegenwart, als das Jetzt betrachtet werden. Unser Gegenwartserleben setzt sich also jeweils aus etwa 100 Momentbildern von ca. 30 ms (vgl. Abschnitt 3.2) zusammen.

Die Ausdehnung dieser psychischen Präsenzzeit ist zwischen den verschiedenen Arbeitsgruppen allerdings umstritten (Wittmann, M. 1999); die Angaben reichen von 2 bis 8 Sekunden. Auch variieren die gemessenen Zeiten im Einzelexperiment beträchtlich um einen Mittelwert von 3 Sekunden. Die Integrationszeit ist also möglicherweise nicht streng fixiert.

Ernst Pöppel vermutet, dass der Integrationsmechanismus, also die zeitlich geordnete Aktivität unseres Gehirns, die Basis für das Jetzt-Empfinden ist (Pöppel, E. 1987). Trotz der zeitlichen Zerstückelung der Sinneseindrücke in 3 Sekunden lange Abschnitte empfinden wir diese Zeit als kontinuierlich fließend. Dies liegt vermutlich daran, dass die aufeinander folgenden Bewusstseinsinhalte in einem semantischen Zusammenhang stehen. Eine weitere integrative Leistung des Gehirns ist also für das Erleben der Kontinuität notwendig. Schizophrenen Patienten, bei denen das subjektive Erleben einer fließenden Zeit gestört ist, fehlt auch die Fähigkeit, einzelne Bewusstseinsinhalte sinnvoll zusammensetzen (Pöppel, E. und Edinghaus, A.-L. 1994).

3.4 Das Erleben der Dauer

Wie bereits erwähnt, empfinden wir die Dauer gleich langer Ereignisse oder Handlungen sehr verschieden, je nachdem wie sie strukturiert sind, ob sie uns interessieren und wie gut unsere Aufmerksamkeit ist. Die Schätzung von Zeitabschnitten, die den Sekunden-Bereich überschreiten, ist daher höchst

subjektiv und kann von der real verflössenen Zeit beträchtlich abweichen. Die experimentelle Psychologie hat sich besonders in der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts mit der Schätzung der Zeitdauer befasst. Hervorzuheben sind die Untersuchungen der bereits genannten Robert Ornstein und Paul Fraisse. Dabei wurden den Probanden verschieden lange akustische oder optische Szenen vorgespielt, deren Dauer geschätzt werden sollte. Vor allem drei Methoden zur Schätzung wurden angewandt: 1. die verbale Mittelung über die Dauer der vorgespielten Szene, 2. die Reproduktion der erlebten Dauer durch eine eigene Handlung, z.B. Betätigung einer verdeckt laufenden Uhr, und, als häufigste Methode, 3. ein Vergleich zweier gleich oder verschieden langer Zeiträume.

Ornstein (*Ornstein, R.E. 1969*) hat die Versuchsbedingungen und die Inhalte der präsentierten Szenen auf vielfältige Weise variiert. Seine Versuche können hier nicht im Einzelnen geschildert werden; ihre Ergebnisse bieten ein recht einheitliches Bild. Die wichtigsten sind diese: 1. Je höher die Anzahl der Einzelreize in einer Szene und je größer die Komplexität, umso länger ist die subjektiv empfundene Dauer. 2. Eine Vergrößerung der Komplexität von Figuren erhöht die subjektive Dauer nur bis zu einer bestimmten Grenze. 3. Wenn akustische Reize zufällig verteilt sind, wird eine Szene länger geschätzt, als wenn sie leicht systematisch verteilt werden. 4. Je regelmäßiger eine geometrische Figur geformt ist, umso kürzer wird die Zeit ihrer Präsentation geschätzt.

Diese Befunde scheinen unserer Alltagserfahrung zu widersprechen, dass eine unstrukturierte Zeit, z.B. das Warten an einer Haltestelle länger empfunden wird als die objektiv gleiche Dauer eines anregenden Gesprächs. Dieses sogenannte Zeitparadox erklärt sich aus der unterschiedlichen Situation bei einer prospektiven Zeitschätzung gegenüber der retrospektiven in den Versuchen von Ornstein. Offenbar werden unterschiedliche kognitive Prozesse aktiviert, je nachdem, ob der Versuchsperson bekannt ist, dass sie die Dauer schätzen soll (bzw. will) oder nicht. Die Erwartung eines Ereignisses, also die Aktivierung der Aufmerksamkeit verkehrt das Ergebnis offenbar ins Gegenteil.

Die bisher geschilderten Befunde von Ornstein legen den Schluss nahe, dass die subjektive Dauer eines Zeitabschnitts von ihrem Informationsgehalt abhängt. Zu fragen ist, ob die Aufnahme der Information, ihre Fortleitung und primäre Verarbeitung für die Zeitschätzung verantwortlich sind oder die im Gehirn gespeicherte Menge an Information. Die Versuche 2 und 3 sowie weitere Experimente ergaben, dass bereits bekannte Strukturen in den prä-

sentierten Szenen eine verkürzte Dauer suggerieren. Ein solcher Gewöhnungs- oder Lerneffekt spricht dafür, dass die Speicherkapazität und die Weise, wie die Information gespeichert wird, die Zeitschätzung bestimmen. Die Befunde machen deutlich, dass bei Schätzungen von Zeiträumen, die einige Sekunden überschreiten (vgl. Abschnitt 3.3), das Gedächtnis eine entscheidende Rolle spielt.

Das Erleben der Dauer wird von vielen individuellen Faktoren mitbestimmt, welche die Aufnahme von Sinneseindrücken und ihre Interpretation beeinflussen. Dazu gehören Aufmerksamkeit, Motivation, Gemütszustand und andere. Außerdem ist die Schätzung von Zeitabschnitten, wie zu erwarten, durch neurologische Defekte beeinträchtigt und pharmakologisch manipulierbar. Parkinson-Patienten beispielsweise reproduzieren Zeitabschnitte im Sekunden-Bereich länger als sie in Wirklichkeit sind (*Wittmann, M. 1999*). Haluzinogene, welche die Aufmerksamkeit steigern, z.B. Amphetamine, LSD und auch Koffein verursachen eine Überschätzung der Dauer; Tranquillizer dagegen verkürzen die subjektive Dauer (*Ornstein, R.E. 1969*).

Zu den rätselhaftesten Erscheinungen unseres Zeiterlebens gehört die Empfindung vieler Menschen, dass die Zeit mit zunehmendem Lebensalter schneller vergeht. Dieses Phänomen entzieht sich einer experimentellen Untersuchung, so dass wir auf die Schilderungen einzelner Menschen angewiesen sind. Zwei Erklärungsversuche sind gemacht worden (*Fraisse, P. 1984*). Die eine Hypothese nimmt an, dass die geschätzte Dauer eines Lebensabschnitts in einem mathematisch fassbaren Verhältnis zur erreichten Lebenszeit bzw. zur voraussichtlich verbleibenden Lebenszeit steht. Im einfachsten prozentualen Verhältnis würde das bedeuten: die Dauer von einem Jahr im Alter von 10 Jahren entspräche 10 %; die gleicher Dauer im Alter von 80 Jahren wären lediglich ca. 1.2 %. Dies würde bedeuten, dass ein Sanduhr-Mechanismus beteiligt ist. Die andere Hypothese geht von Ornsteins Experimenten aus, die zeigen, dass die geschätzte Dauer abhängig von den wahrgenommenen Änderungen und der Menge neuer Eindrücke ist. Da das Leben der meisten Menschen mit zunehmendem Alter einförmiger verläuft und Gewöhnung und unbewusste Handlungen breiteren Raum einnehmen, könnte hierin der Grund für die veränderte Empfindung der Dauer liegen. Dass ein geringer Prozentsatz von Menschen von der gegenteiligen Erfahrung berichtet, könnte an ihrer besonderen Biografie liegen. Veränderte Lebensgewohnheiten, neue Erlebnisse, Erfahrungen und Eindrücke, ein Ortswechsel oder ein neuer Lebenspartner könnten einen Zeitabschnitt mit neuer Information füllen und damit die subjektive Dauer verlängern.

4. Neuronale Grundlagen des Zeiterlebens

Nachdem wir gesehen haben, wie vielfältig unser Zeiterleben ist und auf welcher unterschiedlichen Zeitskalen es sich abspielt, erscheint es vergeblich, nach einer zentralen „Uhr“ in unserem Körper zu suchen, die als Referenz für alle Arten des Zeiterlebens funktionieren könnte. Stattdessen müssen wir annehmen, dass wenigstens vier verschiedene Mechanismen existieren, die unser Zeitgefühl bestimmen. Diese sind entweder dem peripheren oder dem zentralen Teil unserer kognitiven Ausstattung zuzurechnen, also den Sinnesorganen oder dem Gehirn.

Die Wahrnehmung von Gleichzeitigkeit und Ungleichzeitigkeit wird im Wesentlichen von Eigenschaften der Sinnesorgane bestimmt, deren zeitliches Auflösungsvermögen repetitiver Reize limitiert ist. Da das Auflösungsvermögen bzw. die Fusionsfrequenz für die einzelnen Sinnesmodalitäten verschieden ist, erleben wir Gleichzeitigkeit bzw. Ungleichzeitigkeit unterschiedlich, wenn wir akustische mit optischer Wahrnehmung vergleichen. Allerdings wird das Auflösungsvermögen von subcorticalen Bereichen des Gehirns mitbestimmt. Dies konnte an Patienten mit Verletzungen im Thalamus oder an den Basalganglien gezeigt werden (*Wittmann, M. 1999*).

Für die Wahrnehmung der zeitlichen Ordnung, d.h. der Reihenfolge von Ereignissen muss ein zentraler Mechanismus angenommen werden. Unabhängig von den betroffenen Sinnesorganen lässt sich bei Intervallen zwischen zwei Reizen unterhalb von ca. 30 ms keine Reihenfolge ausmachen. Sehr wahrscheinlich bewirkt eine neuronale Oszillation, dass eine zeitliche Ordnung nur dann wahrgenommen wird, wenn zwei Reize in verschiedene Perioden des Oszillators fallen. Einen möglichen Kandidaten für einen solchen cerebralen Oszillator finden wir in dem sogenannten θ -Band, das mit einer Frequenz von ca. 40 Hz, entsprechend einer Periode von 25 ms, im EEG zu beobachten ist. Dieser Oszillator ist wahrscheinlich die fundamentale Instanz für unsere sensorische und kognitive Signalverarbeitung (*Wittmann, M. 1999*). Die 40 Hz-Wellen stammen möglicherweise aus einer Resonanz zwischen Erregungsschleifen, die den Thalamus mit dem Cortex verbinden.

Der Integrationsmechanismus, den Ernst Pöppel für die Konstruktion der subjektiven Gegenwart postuliert, ist sicherlich ebenfalls im Gehirn lokalisiert. Einem endogenen Rhythmus mit einer entsprechenden Periodenlänge von etwa 3 s konnte er bisher nicht zugeordnet werden. Möglicherweise ist die Begrenzung der subjektiven Gegenwart auf wenige Sekunden eine Folge

des zeitlich limitierten Kurzzeitgedächtnisses. Das „Fenster der Gegenwart“ mit dem Bewusstsein gleichzusetzen (*Pöppel, E. 1987*), hat meines Erachtens keinen Erklärungswert und führt uns vielmehr in das Dickicht der vielfältigen Bedeutungen des Begriffs Bewusstsein.

Die Schätzung der Dauer längerer Zeitabschnitte hängt, wie wir gesehen haben, von der Menge und Struktur der präsentierten Information ab und erfordert ein Gedächtnis. Die Dauer eines vorgegebenen Intervalls wird offenbar aus dem Aufwand für die Informationsverarbeitung und aus der gespeicherten Information vom Gehirn konstruiert. Eine Schätzung von Zeiträumen, die einige Sekunden überschreiten, ist also nur möglich unter Beteiligung der Areale im Cortex, in denen das sinnesspezifische Langzeitgedächtnis lokalisiert ist.

Die Repräsentation unseres Zeitgefühls im Gehirn ist offenbar recht verwickelt. Wie vor allem aus klinischen Studien bekannt ist, sind neben sensorischen Cortex-Arealen zweifellos die Basalganglien und anliegende subcorticale Strukturen sowie das Kleinhirn beteiligt. Für die Zeitsteuerung von Bewegungen ist unter anderem der prämotorische Cortex und das SMA-Areal (Supplementary motor area) verantwortlich. Die Interaktionen zwischen den beteiligten Strukturen sind allerdings noch weitgehend unbekannt (*Wittmann, M. 1999*).

Circadiane Rhythmen stehen als Erklärung für die Zeitschätzung, wie leicht einzusehen ist, nicht zur Diskussion. Dennoch beeinflussen sie indirekt, vermutlich über den Grad der Aufmerksamkeit oder anderer Funktionen, die Genauigkeit der Schätzung. Am späten Vormittag fallen die geschätzten Werte deutlich kürzer aus als morgens und nachmittags (*Pöppel, E. und Eddinghaus, A.-L. 1994*). Versuchspersonen, die ständiger Helligkeit oder Dunkelheit ausgesetzt sind, schätzen Zeitspannen zwischen einer und 24 Stunden als Folge des gestörten Schlaf-Wachrhythmus nur ungenau. Schätzungen von kürzeren Zeiträumen sind sogar mit sehr großen Fehlern behaftet. Drogen, welche die innere Uhr beschleunigen, verlängern die subjektive Dauer (*Ornstein, R.E. 1969*).

5. Die Hierarchie des Zeiterlebens

Wir haben nun erfahren, dass der Mensch auf vier verschiedene Weisen und auf ganz unterschiedlichen Skalen die Zeit erlebt. Die innere circadiane Uhr spielt dabei keine direkte Rolle, wohl aber höherfrequente endogene Oszilla-

tionen im Gehirn. Die bisher bekannten Mechanismen, die unserer Zeitempfindung zugrunde liegen, mögen lückenhaft, hypothetisch und daher unbefriedigend sein und das Zusammenwirken der beteiligten Hirnstrukturen alles andere als aufgeklärt, doch besteht kein Zweifel daran, dass wir die Zeit aus den wahrgenommenen Sinneseindrücken und im Gehirn gespeicherten Erinnerungen konstruieren.

Die Reihenfolge der besprochenen Kategorien des Zeiterlebens ist, wie leicht zu erkennen ist, nicht zufällig. Sie gibt die gängige Ordnung wieder, die sich an einer inneren Logik orientiert, und diese führt zum einen vom Einfachen zum Komplexen, zum anderen von kürzeren zu längeren Zeitperioden.

Der schon mehrfach zitierte Ernst Pöppel hat in dieser Reihenfolge eine hierarchische Ordnung erkannt. Dies bedeutet, dass die jeweils höhere Stufe die niedrigeren Stufen voraussetzt, aber gleichzeitig durch eine neue Qualität ausgezeichnet ist. So ist die Auflösung einer Salve von Reizen in Einzelergebnisse und damit die Wahrnehmung von Ungleichzeitigkeit eine notwendige, jedoch keine hinreichende Voraussetzung für das Erkennen der Reihenfolge. Hierzu bedarf es einer ausreichenden zeitlichen Separierung der Ereignisse von mindestens 30 ms. Aus der so gewonnenen zeitlichen Ordnung wiederum konstituiert sich die subjektive Gegenwart erst, wenn aufeinander folgende Ereignisse durch einen Integrationsmechanismus zu zeitlich begrenzten „Paketen“ von wenigen Sekunden Dauer zusammengefasst werden. Die Schätzung der Dauer schließlich setzt alle diese Eigenschaften voraus und erfordert zusätzlich ein Langzeitgedächtnis. Das gleiche Schachtelprinzip gilt für die beteiligten Strukturen unseres kognitiven Apparats.

Zeiterleben ist also eine hierarchisch aufgebaute Fähigkeit, und man könnte die Hypothese wagen, dass diese im Laufe der Evolution, beginnend mit der untersten Stufe, allmählich die Komplexität erreicht hat, die das Zeiterleben des Menschen auszeichnet.

6. Literatur

Aus der umfangreichen und verstreuten Literatur wurde mit einer Ausnahme nur auf Monografien und Übersichtsartikel zurückgegriffen. Daher sind auch nicht alle erwähnten Fakten einzeln belegt.

ASCHOFF, Jürgen (1965): Circadian rhythms in man. – In: Science, Bd. 148, 1427-1432.

- FRAISSE, Paul (1984): Perception and estimation of time. – In: Annual Review of Psychology, Bd. 35, 1-36.
- ORNSTEIN, Robert E. (1969): On the experience of time. – Penguin Books, Harmondsworth.
- PÖPPEL, Ernst (1987): Grenzen des Bewußtseins. – DTV, München.
- PÖPPEL, Ernst / EDINGHAUS, Anna-Lydia (1994): Geheimnisvoller Kosmos Gehirn. – Bertelsmann München.
- PÖPPEL, Ernst / LOGOTHETIS, Nikos (1986): Neuronal oscillations in the brain. Discontinuous initiations of pursuit eye movements indicate a 30-Hz temporal framework for visual information processing. – In: Naturwissenschaften, Bd. 73, 267-268.
- RENSING, Ludger (1995): Der molekulare Mechanismus der circadianen Uhr. – In: Biologie in unserer Zeit, Bd. 25, 101-106.
- RENSING, Ludger / MEYER-GRAHLE, Ulf / RUOFF, Peter (2001): Timing-Mechanismen in der Natur. – In: Biologie in unserer Zeit, Bd. 31, 305-311.
- STAIGER, Dorothee (2005): Paradigmenwechsel im Verständnis der inneren Uhr. – In: Biologie in unserer Zeit, Bd. 35, 76-77.
- WITTMANN, Marc (1999): Time perception and temporal processing levels of the brain. – In: Chronobiology International, Bd. 16, 17-32.
- WOLLNIK, Franziska (1995): Die innere Uhr der Säugetiere. – In: Biologie in unserer Zeit, Bd. 25, 37-43.

Frau Anita Eckert danke ich für die Herstellung des Schriftsatzes.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Matreier Gespräche - Schriftenreihe der
Forschungsgemeinschaft Wilheminenberg](#)

Jahr/Year: 2004

Band/Volume: [2004](#)

Autor(en)/Author(s): Hildebrand Eilo

Artikel/Article: [Die zeitliche Ordnung biologischer Prozesse und unsere
subjektive Zeitempfindung 79-96](#)