

Tartu Ülikool
Sotsiaalteaduste valdkond
Psühholoogia instituut

Liisi Promet
EMPIIRILISTE TEADVUSETEOORIADE VÕRDLEV ANALÜÜS
Uurimistöö

Juhendaja: prof Talis Bachmann

Tartu 2022

Empiiriliste teadvuseteooriate võrdlev analüüs

Kokkuvõte

Teadvuse neuronaalsete korrelaatide otsing on toonud teadvuseteadusse mitmeid teooriaid. Teooriate paljusus viitab vajadusele kontrollida nende empiirilist tagapõhja. Uurimistöös selgitati välja laialdasemalt tuntud teadvuseteooriad (globaalse neuronaaalse tööruumi teooria (GNTT), integreeritud informatsiooni teooria (IIT) ja ennustava töötluse paradigmat põhinev teooria) ning teadvuseuuringutes enim kasutatud katseparadigmad. Valitud teooriatest ning nende aluseks olevast neurobioloogiast esitati ülevaade ning süstemaatilise otsingu alusel uuriti, mil määral on teooriad leidnud toetust valitud katseparadigmades kasutanud eksperimentide poolt. GNTT toetuseks leiti käesoleva töö raames 41, ennustava töötluse toetuseks 36 ja IIT toetuseks 4 empiirilist artiklit. Erinevad teooriad kasutasid teooriat toetava empiirilise toena valdavalt erinevaid katseparadigmadesid ning osaliselt erinevaid mõõtevahendeid. Arutelus on välja toodud nende erisuste võimalik mõju teooriate üldistatavusele ning võrreldud tulemusi teiste siin käsitlemata empiiriliste töödega ja analoogse süstemaatilise ülevaatega.

Märksõnad: teadvus, teooriad, analüüs, teadvuse kui muutuja eksperimentaalsed paradigmat, globaalse neuronaaalse tööruumi teooria, integreeritud informatsiooni teooria, ennustav töötlus

A comparative analysis of empirical theories of consciousness**Abstract**

The search for the neural correlates of consciousness has brought with it many theories of consciousness. The abundance of theories points to the need to examine their empirical background brought to support each particular theory. This research identified the most common theories of consciousness (global neuronal workspace theory (GNWT), integrated information theory (IIT) and predictive processing theory) and the most widely used experimental paradigms in consciousness research. The selected theories and the underlying neurobiology were reviewed and the extent to which the theories have been supported by experiments using selected experimental paradigms was investigated through a systematic search. 41 empirical articles were found in support of GNWT, 36 in support of predictive processing and 4 in support of IIT. Different theories mostly used different experimental paradigms and partly different measuring instruments, which somewhat restricts the theories when aspiring for universality. The possible impact of these differences on the generalizability of theories is presented in the discussion, and the results are compared (i) with other empirical works not specifically targeted here and (ii) with a similar systematic review.

Keywords: consciousness, theories, analysis, experimental paradigms with consciousness as a variable, global neuronal workspace theory, integrated information theory, predictive processing

Sissejuhatus

Kaua vaid filosoofide pärusmaaks olnud küsimused teadvusest said teadusliku uurimise osaks juba 19. sajandi lõpus (LeDoux jt, 2020), kuid kaasaegsete teadvuseuuringute kokkuleppeliseks alguseks võib pidada Francis Cricki ja Christof Kochi 1990. aastal avaldatud artiklit „Towards a neurobiological theory of consciousness“ (Koch & Crick, 1990; Seth, 2018). Muuhulgas sõnastasid autorid artiklis vajaduse uurida teadvuse neuronaaalseid korrelaate (ingl *neural correlates of consciousness, NCC*), mis on „vähimad võimalikud neuronaaalsed mehhanismid, mis on üheskoos piisavad mingiks üheks teadvustatud tajuelamuseks“ (Koch & Crick, 1990). Viimaste aastakümnete jooksul on teadvuse neuronaaalsete korrelaatidega seostatud ajustruktuure nagu ajutüve retikulaarformatsioon, teatud taalamuse tuumad ja ajukoore alad, tõketuum (lad *claustrum*), aga ka teatud rakutüüpe korteksis ja neuronite laenglemismustreid (Koch jt, 2016), mis kõik on andnud aluse mitmetele erinevatele teadvuseteooriatele. (Mõistagi peetakse siin silmas protsesse, mis toimuvad vastavate struktuuride mehhanismide toel.)

Tänapäevaseid teadvusuuringuid iseloomustab teadvuse täpse definitsiooni puudumine, mis küll Doerigi jt (2021) sõnul ei takista teadvuse empiiriliste fenomenide uurimist. Teadvuse definitsioonid ulatuvad „subjektiivsest kogemusest“ (Tononi & Koch, 2015) eristusteni teadvuse i- ja m-kategoriate vahel (informatsioonilise ja „müstilise“, kogemusliku teadvuse aspekti vahel) (Graziano jt, 2020). Üldlevinud on eristus teadvuse seisundi või taseme (*state* või *level*) ning sisu (*content*) vahel. Teadvuseseisundid väljendavad ärkveloleku või erksuse määra ning hõlmavad koomat, üldanesteesiat, vegetatiivset seisundit, minimaalset teadvuseseisundit, erinevaid une staadiume, uimasust, tavapärast ärkvelolekut, uneskõndimist, haigushoogusid (nt epilepsiahoog) ning farmakoloogiliste vahenditega saavutatud muutunud teadvuseseisundeid (Boly jt, 2013). Teadvuse sisuks võib olla lõpmatu hulk tajuelamusi – šokolaadi maitse, kujutis raamatust laual, mälestus esimesest koolipäevast. Ehkki teadvuse seisund ja sisu on üksteisest lahutamatud ning seisund mõjutab sisu, on neid kaht uuritud valdavalt lahus ning keskendutud erinevatele võimalikele neuronaaalsetele korrelaatidele (Aru jt, 2019).

Teadvuseuuringute osaks on erinevate eelnimetatud teadvuseseisundite uurimine, kuid ka neuropsühholoogilised seisundid/sümptomid nagu „pimenägemine“, lõhestatud aju fenomenoloogia, visuaalne agnoosia, ruumieiramissündroom (*hemispatial neglect*) (Aru &

Bachmann, 2009). Teadvuse sisu eksperimentaalsel uurimisel on sõltuvaks muutujaks teadvustatud kogemus ning seda uuritakse kontrastiivanalüüsi meetodil (Baars, 1988), mille käigus esitatakse stiimuleid võimalikult identsetes tingimustes ning varieerub vaid stiimuli teadvustamine (Aru jt, 2012). Erinevate teadvusefenomenide uurimiseks on välja töötatud katseparadigmad, mis valdavalt on visuaalsete stiimulite põhised, nende hulgas maskeerimine, binokulaarne võistlus, ülerahvastatuse efekt, bistabiilsed või multistabiilsed kujundid, liikumisest põhjustatud pimedus, muutusepimedus ja tähelepanu silmapilgutus (Kim & Blake, 2005). Teistest modaalsustest väärivad märkimist dihhootiline kuulamine (Brancucci & Tommasi, 2011); puuetaju katseparadigmadest nagu näiteks taktiline muutusepimedus, järjestikuline taktiliste stiimulite esitamine, kummikäe illusioon, amputeeritud jäseme petlik tajumine, nahapealse jäseme illusioon (*cutaneous rabbit illusion*) on hea ülevaate teinud Gallace ja Spence (2008). Tüüpparadigmad loovad teadvuseteaduses võimaluse ühiseks metodoloogiks ja tulemuslikuks koostöök (Aru & Bachmann, 2009, lk 176). Katseparadigmad on lähemalt kirjeldatud käesoleva töö Meetodi osas.

Teadvuse uurimist on saatnud viited seletuslikule lüngale (*explanatory gap*, Levine, 1983) ehk võimetusele seletada seda, kuidas objektiivsetest materiaalistest protsessidest saavad subjektiivsed teadvuslikud kogemused. Filosoof David Chalmers loeb neuronaalsete korrelaatide otsimise „kergeks probleemiks“ ning vastandab seda teadvuse „raskele probleemile“, mille eesmärgiks on ületada seletuslik lünk ja mis uurib teadvuse ontoloogilist olemust – mis teadvus *on* (Chalmers, 1995). Lau ja Micheli (2019) sõnul võivad empiirilised uuringud sellegipoolest vastata paljudele olulistele teadvust puudutavatele küsimustele ning empiiriliselt adekvaatsete teooriate valguses võib teadvuseuuringute „raskus“ saada minetatud. Sarnast lootust empiirilise lähenemise võimele „raske probleem“ teadusajaloo reliktid hulka arvata väljendavad ka Havlík jt (2017). Lisaks panustavad teadvuseuuringud juba praegu neuroloogiliste häirete nagu vegetatiivne seisund või minimaalne teadvusseisund (*minimally conscious state*) uurimisse ning võivad aidata heita valgust psühhiaatrilistele häiretele nagu ärevushäired või skisofreenia (Michel jt, 2019). Arvatavasti kõige lähemal praktiliste ja inimese jaoks oluliste probleemide lahendamisel abiks olemisele on tänapäevaste teadvuseuuringute andmed anesteesia (üldnarkoosi) optimeerimise valdkonnas.

Teadvuse eksperimentaalne uurimine on andnud aluse paljudele empiirilistele teadvuseteooriatele, mille hulk ulatub käesoleval ajal kümnetesse. Üks võimalik teooriate jaotus loob eristuse bioloogiliste, kõrgema järgu ja globaalse tööruumi/integreeritud

informatsiooni teooriate vahel (Block, 2009). Boly jt (2013) rõhutavad vajadust seostada teooriaid eksperimentidega ning seeläbi rohkete empiiriliste andmete sidumist ühtse teoreetilise raamistikuga. Doerig jt (2021) on viidanud vajadusele kasutusele võtta kriteeriumid, mille alusel empiirilisi teadvuseteooriaid võrrelda, ning toovad välja selliste võrdluste vähesuse.

Eelnevalt kirjutatu valguses on oluline kontrollida teadvuseteooriate empiirilist tausta ning uurida, milliseid teadvusefenomene teooria seletab ning kas fenomenide teket seletavad mehhanismid on seotavad ühtse teadvuseteooria raames. Doerigi jt. (2021) arvates ei saa kõik teadvuseteooriad olla korrektsed ning kokkuvõttes aitab selline lähenemine välja selgitada rohkem empiirilist toetust leidvad teooriad. Käesoleva töö eesmärgiks on süstemaatiliselt võrrelda hetkel enim käsitlemist leidnud empiirilisi teadvuseteooriaid, tuues välja:

- teooriate põhiseisukohad ja nende aluseks oleva neurobioloogia ning teadvuse neuraalsed korrelaadid,
- empiirilised artiklid, mis toetavad teooriate põhiseisukohti, ning nendes kasutatud katseparadigmad ja uurimismeetodid.

Tehtud töö ühe tulemusena loodetakse saada suuremat selgust teooriate kaalukuses lähtudes nende empiirilisest tõenduspõhisusest. Ühtlasi aitab see loodetavasti näha, millis(t)e teooria(te) edasine arendamine uute uurimuste toel võiks olla perspektiivikam ja seega suunavam uurimistaotluste koostamise teemavalikutes.

Meetod

Uuritavate teadvuseteooriate valik

Uurimise alla tulevad teadvuseteooriad selgitati välja semiformaalset valikumeetodil. 27.03.2021 teostati andmebaasis Google Scholar kaks laiendatud otsingut, üks märksõnadega „consciousness“ ja „theory“ ning teine märksõnadega „consciousness“ ja „theories“. Mõlemal juhul oli tingimuseks seadistatud kõigi sõnade esinemine artikli pealkirjas. Otsingut piirati aastatel 2020 ja 2021 ilmunud artiklitega. Otsingud andsid vastavalt 118 ning 33 tulemust, kokku 151 tulemust (sealhulgas üksikud duplikaadid). Leitud artiklitest kaasati edasisse valikuprotsessi artiklid, mis esitlesid ülevaatlilikult üht või mitut teadvuseteooriat, analüüsisid üht või mitut teadvuseteooriat või võrdlesid mitut teadvuseteooriat, seda neuroteaduslikust perspektiivist. Selline protsess ning lisaks duplikaatide eemaldamine jättis alles 21 artiklit.

Tabelis 1 on näidatud valikuprotsessi teel saadud artiklites esinenud teadvuseteooriad ning nende käsitlemise juhtude arv artiklites.

Tabel 1

Teadvuseteooriate esinemine artiklites

| teooria nimetus | mitmes uuritavas artiklis teooriat käsitleti |
|---------------------------------------------------------------------|----------------------------------------------|
| <i>integrated information theory</i> | 10 |
| <i>global (neuronal) workspace theory</i> | 9 |
| <i>predictive processing theory/predictive coding theory</i> | 6 |
| <i>higher order (thought) theory</i> | 6 |
| <i>attention schema theory</i> | 5 |
| <i>recurrent processing theory</i> | 2 |
| <i>thalamocortical loop theory/thalamocortical synchrony theory</i> | 2 |
| <i>sensorimotor theory</i> | 2 |
| <i>integrated world modeling theory</i> | 2 |
| <i>dendritic integration theory</i> | 1 |
| <i>neural darwinism theory</i> | 1 |
| <i>adaptive resonance theory</i> | 1 |
| <i>NMDA theory</i> | 1 |
| <i>self comes to mind theory</i> | 1 |
| <i>temporo-spatial theory of consciousness</i> | 1 |
| <i>operational space-time theory</i> | 1 |
| <i>entropy theory of consciousness</i> | 1 |
| <i>embodied theory</i> | 1 |

Sealjuures kaasati vaid empiiriliste katsetega toetatud neurobioloogilised teadvuseteooriad ning välistati filosoofilised (sealhulgas illusionistlikud), kvantmehaanilised või füüsikalistlikud, idamaade filosoofiatel põhinevad ning abstraktsed komputatsioonilised teooriad. Kõrgema järgu teooriad (sealhulgas näiteks *higher order syntactic thought theory*) koondati üldnimetuse *higher order (thought) theory* alla; samuti käsitleti koos *global workspace theory* ja *global neuronal workspace theory* (mis peamistelt põhimõtelt on samad, erinedes vaid neuroteaduslike andmete kaasamise ulatusest).

Pidades silmas uurimistöö mahtu ja mitte välistades põhimõtet *vox populi – vox Dei* (st uskudes teadusüldsuse piisavasse pädevusse valdkonnas toimuva hindamisel), valiti enim levinud teooriatest kolm uurimise alla tulevat teooriat, mis said kõige rohkem „häälid“:

- integreeritud informatsiooni teooria (*integrated information theory*), (Tononi, 2004)
- globaalse neuronalse tööruumi teooria (*global neuronal workspace theory*), (Dehaene & Changeux, 2011)
- ennustava töötluse teooria (*predictive processing theory*), (Hohwy & Seth, 2020).

Ülevaated valitud teooriatest on esitatud käesoleva töö Tulemuste osas.

Uuritavate katseparadigmade valik

Katseparadigmade valikul võeti aluseks Bachmanni, Breitmeyeri ja Ögmeni sõnastik „*Experimental phenomena of consciousness*“ (Bachmann jt, 2011), milles on välja toodud üle 120 teadvuseteaduses enim levinud teadvusefenomeni ning katseparadigma. Selgitamaks välja neist enim uuritud, teostati kõigi raamatus kirjeldatud märksõnadega süsteemne otsing andmebaasis Google Scholar. Kalendripäevadel 29.04.2021 ja 30.04.21 teostatud laiendatud otsingu seadistusteks olid:

- 1) täpse fraasi esinemine 1990-2021 ilmunud väljaannete kogu tekstis;
- 2) täpse fraasi esinemine 1990-2021 ilmunud väljaannete pealkirjades;
- 3) täpse fraasi esinemine 1990-2021 ilmunud väljaannete kogu tekstis koos sõnaga „consciousness“.

Otsiti vaid märksõnu, millele raamatus oli esitatud seletus koos viidetega. Ei otsitud märksõnu, mille seletuses viidati otseselt mõnele teisele märksõnale (nt *feature binding* → see *illusory conjunctions**). Kui raamatus oli ühe fenomeni/paradigma kohta välja toodud sünonüüme, teostati otsing kõigi sünonüümide kohta ning tulemused liideti. Samuti korrigeeriti osaliselt raamatus esitatud märksõnade vorme – mõnel juhul otsiti märksõnu nii ainsuses kui mitmuses, mõnel juhul jäeti ära sõnad „effect“ või „phenomenon“ või otsiti märksõna seotuna mõlema eelnimetatud sõnaga. Viimasel juhul liideti samuti leitud tulemused. Ülevaate otsingutulemustest annab Tabel 2, kus on esitatud kõigi kolme otsingu 20 enim levinud märksõna.

Tabel 2*Kolme otsingu enim levinud märksõnad*

| | efekt | esinemine kogu tekstis | efekt | esinemine pealkirjas | efekt | esinemine kogu tekstis koos sõnaga <i>consciousness</i> |
|-----|-----------------------------------------------------------------------------------|------------------------|----------------------------------------------------------------|----------------------|-----------------------------------------------------------------------------------|---------------------------------------------------------|
| | <i>illusion/illusions</i> | 1218000 | <i>illusion/illusions</i> | 29210 | <i>illusion/illusions</i> | 310000 |
| 2. | <i>filling-in</i> | 1010000 | <i>masking</i> | 14200 | <i>masking</i> | 58200 |
| 3. | <i>masking</i> | 709000 | <i>filling-in</i> | 7680 | <i>hallucination</i> | 31600 |
| 4. | <i>hallucination</i> | 61700 | <i>motion capture</i> | 5390 | <i>synesthesia/synaesthesia</i> | 29500 |
| 5. | <i>motion capture</i> | 56800 | <i>synesthesia/synaesthesia</i> | 2720 | <i>filling-in</i> | 23900 |
| 6. | <i>synesthesia/synaesthesia</i> | 35000 | <i>hallucination</i> | 2090 | <i>tunnel vision</i> | 16900 |
| 7. | <i>tunnel vision</i> | 31500 | <i>multistability</i> | 1530 | <i>sensory deprivation/sensory deprivation effect/sensory deprivation effects</i> | 16097 |
| 8. | <i>halo effect</i> | 26000 | <i>biological motion</i> | 1490 | <i>halo effect</i> | 15600 |
| 9. | <i>color contrast/simultaneous color contrast/spatial color contrast</i> | 24856 | <i>attentional blink</i> | 1320 | <i>ambiguous figure/ambiguous figures</i> | 12490 |
| 10. | <i>multistability</i> | 24100 | <i>binocular rivalry/retinal rivalry/dichoptic competition</i> | 1317 | <i>motion capture</i> | 11800 |
| 11. | <i>sensory deprivation/sensory deprivation effect/sensory deprivation effects</i> | 23700 | <i>inhibition of return</i> | 1070 | <i>blindsight</i> | 11200 |
| 12. | <i>ambiguous figure/ambiguous figures</i> | 22600 | <i>dichotic listening (effects)</i> | 886 | <i>dichotic listening (effects)</i> | 11200 |

Kolme otsingu enim levinud märksõnad

| | | | | | | |
|-----|---------------------------------------|-------|--------------------------------------------------------------------------|-----|--------------------------------------------------------------------------|------|
| 13. | <i>brightness contrast</i> | 19600 | <i>color contrast/simultaneous color contrast/spatial color contrast</i> | 732 | <i>tip-of-the tongue (phenomenon)</i> | 9830 |
| 14. | <i>biological motion</i> | 19500 | <i>tunnel vision</i> | 705 | <i>binocular rivalry/retinal rivalry/dichoptic competition</i> | 9775 |
| 15. | <i>contrast effect</i> | 18600 | <i>change blindness</i> | 653 | <i>color contrast/simultaneous color contrast/spatial color contrast</i> | 9511 |
| 16. | <i>phosphene/phosphenes</i> | 17870 | <i>illusory contour/illusory contours</i> | 555 | <i>attentional blink</i> | 9120 |
| 17. | <i>dichotic listening (effects)</i> | 17700 | <i>halo effect</i> | 537 | <i>inattentional blindness</i> | 8980 |
| 18. | <i>tip-of-the tongue (phenomenon)</i> | 17700 | <i>blindsight</i> | 534 | <i>change blindness</i> | 7440 |
| 19. | <i>tunnel effect</i> | 17400 | <i>inattentional blindness</i> | 490 | <i>biological motion</i> | 6910 |
| 20. | <i>crowding effect</i> | 17000 | <i>tip-of-the tongue (phenomenon)</i> | 486 | <i>phosphene/phosphenes</i> | 5770 |

Märkus. Parempoolsed tulbad näitavad, mitme artikli kogu tekstis või pealkirjas märksõna esineb. Kaldkriipsudega on märgitud märksõnad, mille puhul otsiti mõlemat märksõna ning tulemused liideti. Sulgudesse on märgitud sõnad, mida Bachmanni jt (2011) raamat märksõna koosseisu loeb, kuid mida otsingu läbi viimisel ei kasutatud.

Teadvusefenomenide ning katseparadigmade edasisel valikul lähtuti otsingutulemustest, mis näitasid märksõna esinemist kogu tekstis koos sõnaga „consciousness“. Välistati märksõnad, mis otsingutulemuste lähemal uurimisel esinesid peamiselt teadvuseteaduse välises kontekstis: *tunnel vision, halo effect, motion capture, color contrast/simultaneous color contrast/spatial color contrast*. Lisaks välistati *illusion/illusions*, mis üldise märksõnana võib viidata ükskõik mis illusioonile, sh sellisele, mille põhjused ei peitu teadvusemehhanismide tööst sõltuvas tajumoonutuses. Arvestades uurimistöö mahupiiranguid sai edasiseks kriteeriumiks üldlevinud eksperimentaalse katseparadigma olemasolu, mis selle puudumisel välistas *hallucination, synesthesia/synaesthesia, sensory deprivation/sensory deprivation effect/sensory deprivation effects* ja *blindsight*. Alljärgnevalt on toodud 11 valikusse jäänud fenomeni/paradigmat koos lühikirjelduse ning viidetega ülevaadetele või eksperimentaalsetele näidetele:

maskeerimine (*masking*) – nähtus, kus sihtstiimul muutub mitte-tajutavaks, kui sellega ajaliselt ja ruumiliselt lähestikku esitatakse maskeeriv stiimul; otsese maskeerimise puhul eelneb maskeeriv stiimul vahetult sihtstiimulile, järelmaskeerimise puhul esitatakse maskeeriv stiimul ajaliselt sihtstiimuli järel, metakontrastmaskeerimise puhul on sihtstiimul ja järgnev maskeeriv stiimul ruumiliselt omavahel külgnevad (nende osad ruumis ei kattu) (Aru & Bachmann, 2009). Ülevaateid pakuvad Bachmann ja Francis (2014), Breitmeyer ja Ögmen (2000, 2006).

filling-in fenomenid – nähtused, kus visuaalses väljas puuduv info (näiteks pimetähni või skotoomi alas või kujutises kunstlikult tekitatud tühjas alas) tuletatakse ja tuuakse teadvuslikku tajusse ümbritseva tausta põhjal; ülevaadet nähtustest pakuvad Weil ja Rees (2011), eksperimentaalseid näiteid Davidson jt (2019, 2020), Weil jt (2007).

mitmetähenduslikud kujundid (*ambiguous figures*) – nähtus, kus mitmetähenduslikku kujundit (näiteks Neckeri kuubik, Rubini vaasi/näo kujund) vaadates vaheldub katseisiku teadvuses tajuline tõlgendus, ehkki stiimul püsib muutumatuna; ülevaateks vaata Kornmeier ja Bach (2012), Leopold ja Logothetis (1999), Long ja Toppino (2004).

dihhootiline kuulamine (*dichotic listening*) – katseisikule esitatakse üheaegselt mõlemasse kõrva omavahel erinevad verbaalsed stiimulid, millest ühte kõrva esitatu saab domineerivaks teise kõrva esitatu üle (Yurgil & Golob, 2010); ülevaateks meetodi kasutusest teadvuse

uurimises vt Brancucci ja Tommasi (2011).

keeleotsafenomen (*tip-of-the-tongue phenomenon*) – nähtus, kus isik tunneb, et teab mingit sõna või mõistet, kuid ei pääse sellele infole ligi ega suuda seda välja öelda (Aru & Bachmann, 2009); ülevaateks vt Brown (1991, 2012).

binokulaarne võistlus (*binocular rivalry/retinal rivalry/dichoptic competition*) – nähtus, kus katseisikule esitatakse kummassegi silma piisaval määral erinev stiimul ning katseisiku tajuheldub nende vahel (Blake & Logothetis, 2002); alaliigis sähvatuste abil tekitatud kestevalasurumine (*continuous flash suppression*) muudavad ühte silma kiiresti sähvatavad kontrastsed stiimulid teise silma näidatava stabiilse pildi teadvustamatuks (Tsuchiya & Koch, 2005); ülevaateks vt Alais (2012), Blake ja Logothetis (2002).

tähelepanu silmapilgutus (*attentional blink*) – nähtus, kus katseisikule ebaoluliste stiimulite jada sees järjest kaht sihtstiimulit näidates jääb neist teine teadvustamata, kui järgneb esimesele 200-500 ms jooksul ja kui sealjuures esimene sihtstiimul teadvustati (Cohen jt, 2012); ülevaateks metodoloogiast vt MacLean ja Arnell (2012).

tähelepanematus epimedus (*inattentional blindness*) – nähtus, kus täites tähelepanu nõudvat ülesannet, ei pane katseisikud tähele stseeni lisanduvat ootamatut ülesandevälist stiimulit (Cohen jt, 2012); ülevaadet metodoloogiast pakub Hutchinson (2019).

muutuse epimedus (*change blindness*) – nähtus, kus katseisik ei pane tähele pildil toimunud põhimõtteliselt selgesti eristatavaid muutusi, kui tema nägemist ajutiselt katkestatakse (näiteks silmapilgutuse või sisutühja ekraani näitamisega) (Cohen jt, 2012); ülevaateks vt Jensen jt (2011).

bioloogiline liikumine (*biological motion*) – fenomen, kus valgustatud täppide liikumist tajutakse inimese või muu elusolendi liikumisena (Johansson, 1973); eksperimentaalseid näiteid pakuvad Neri jt (1998), Thompson ja Parasuraman (2012), Yu jt (2019).

fosfeenid (*phosphenes*) – illusoorseid visuaalseid sähvatusi, mida võivad põhjustada nii mehaaniline surve silmamunale, löök pähe, migreenihood kui ka visuaalkorteksi stimulatsioon (Bachmann jt, 2011); teadvuseuuringutes uuritakse kõige sagedamini kuklasagara

transkraniaalsel magneetilisel stimulatsioonil (Cowey & Walsh, 2000; Mazzi jt, 2014; Taylor jt, 2010).

Kaasajastamaks tehtavat teooriate analüüsi, kaasati mõned fenomenid ja paradigmad, mille uurimine on hoogustunud pärast 2011. aastat:

raporteerimisvaba paradigma (*no-report paradigm*) – paradigma, milles katseisiku teadvustatud kogemus tehakse katseisiku nupuvajutuse või raporteeringu asemel kindlaks kaudsete füsioloogiliste mõõtmistega; eesmärgiks eristada „tõelisi“ teadvuse neuromaalseid korrelaate raporteerimise ja selleks vajalike kognitiivsete protsesside korrelaatidest (Koch jt, 2016). Mitte-raporteerimine seotakse tavaliselt juba olemasolevate katseparadigmadega nagu näiteks tähelepanematussepimedus (Pitts jt, 2012) või binokulaarne võistlus (Frässle jt, 2014).

ootuste mõju tajule – ootused ja eelteadmised võivad mõjutada tajuprotsesse nii varastes kui hilistes staadiumites ning nii enne kui pärast stiimuli esitamist (de Lange jt, 2018), samuti võib ootuse mõjul teadvusse ilmuda objekt, mida parajasti tajuväljas tegelikult ei ole; eksperimentaalselt on ootuste mõju tajule näidatud kasutades erinevaid katseparadigmasid ja -plaane (Aru jt, 2016, 2018; Dijkstra jt, 2020; Heilbron jt, 2020; Kok jt, 2020; Meijs jt, 2018).

ansambelitaju (*ensemble perception/summary statistics*) – võime kiirelt tajuda grupi sarnaste objektide omadusi nende statistilise keskmisena (näiteks keskmine kiirus, orientatsioon, kuju, värvus, nägude emotsionaalne väljendus) (Whitney & Yamanashi Leib, 2018); eksperimentaalseid näiteid pakuvad Avci ja Boduroglu (2021, 2021), Jackson-Nielsen jt (2017), Ward jt (2016).

Uuritavate artiklite valik

Leidmaks empiirilisi artikleid, mis toetaksid valitud teadvuseteooriaid ja kasutaksid valitud katseparadigmasid, kasutati kahte meetodit.

Esmalt otsiti artikleid teooriate ülevaateartiklitest. IIT puhul olid nendeks Tononi jt (2016) ja Tsuchiya jt (2016), GNTT puhul Dehaene ja Changeux (2011) ja Mashour jt (2020) ja ennustava töötluse puhul Hohwy (2020) ja Hohwy ja Seth (2020). Nendes ülevaateartiklites mainitud, käsitletud või viidatud artiklite kaasamisel oli kriteeriumiks, et artiklitele viidataks kui teooriat toetavatele või selle põhimõtetele aluseks olevatele artiklitele.

Lisaks sooritati otsingumootoriga Google Scholar otsinguid, mille parameetriteks olid teooria nimetuse ja katseparadigma nimetuse esinemine artiklite tekstis. IIT puhul otsiti märksõnana „integrated information theory“, GNTT puhul „global neuronal workspace theory“, Ennustava töötuse puhul „predictive processing“ ja „predictive coding“ ja „active inference“. Valitud katseparadigmasid otsiti märksõnadega „masking“, „filling-in“, „ambiguous figures“ ja „ambiguous stimuli“ ja „ambiguous images“, „dichotic listening“, „tip-of-the-tongue“, „binocular rivalry“, „attentional blink“, „inattentional blindness“, „change blindness“, „biological motion“, „phosphene“, „no-report“. Näiteid:

- 1) IIT-d toetavaid maskeerimise paradigma katseid otsiti otsinguga, mille märksõnadeks olid „integrated information theory“ ja „masking“.
- 2) GNTT-d toetavaid mitmetähenduslikke kujundeid kasutavaid artikleid otsiti märksõnadega „global neuronal workspace theory“ ja „ambiguous figures“, „global neuronal workspace theory“ ja „ambiguous stimuli“ ning „global neuronal workspace theory“ ja „ambiguous images“.
- 3) Leidmaks ennustavat töötust toetavaid raporteerimisvaba paradigmat kasutavaid artikleid, otsiti märksõnu „predictive processing“ ja „no-report“, „predictive coding“ ja „no-report“ ning „active inference“ ja „no-report“.

Märksõna „expectations“ otsiti koos sõnaga „experiment“, et vähendada mitteasjakohaste vastete arvu, kuid seda tehti vaid IIT ja GNTT teooriatega seoses, sest otsing koos ennustava töötuse märksõnadega andis analüüsimiseks liiga suure hulga vasteid. Ennustavat töötust toetavad artiklid, mis puudutasid ootuste mõju tajule, tulid välja ülevaateartiklitest ning juhuslikult teiste märksõnadega otsimise läbi ning nende puhul oli kriteeriumiks teadvusemehhanismide käsitlemine või stiimuli teadvustamise mõõtmine „tajulise teadvustamise skaalal“ (*perceptual awareness scale* ehk PAS (Ramsøy & Overgaard, 2004)).

Google Scholariga teostatud otsingute tulemusi analüüsiti järgnevalt:

- 1) kaasati vaid empiirilised artiklid, sealjuures vaid eelretsenseerimise läbinud artiklid; dissertatsioonid ei kaasatud;
- 2) tutvuti artiklite kokkuvõtete või sisuga, selgitamaks välja kasutatav katseparadigma ning seos uuritavate teooriatega;
- 3) kaasati artiklid, mis kasutasid valitud katseparadigmasid ning põhinesid oma eeldustes valitud teooriatele, seostasid oma tulemusi otseselt valitud teooriatega või interpreteerisid tulemusi valitud teooriate valguses ja neid toetavatena.

Ülevaateartiklites viidatud või Google Scholar'i otsingu ja valikuprotsessi läbinud artiklite edasisel analüüsimisel peeti silmas kasutatavat katseparadigmat, mõõtmisvahendeid (EEG, fMRI jne) ning teadvustamise markereid ja ajupiirkondi. Need kriteeriumid on relevantssed teooria tõendus põhise hindamise kontekstis.

Andmeanalüüs

Statistilist andmeanalüüsi teostati programmiga IBM SPSS Statistics (versioon 28.0.1.0). Väikese valimi tõttu analüüsiti andmeid Fisher-Freeman-Haltoni täpse testiga.

Tulemused

Integreeritud informatsiooni teooria (IIT)

Ülevaade IIT-st

Integreeritud informatsiooni teooria (Tononi jt, 2016) üheks aluseks on põhimõte, et teadvuse uurimist ei alustata mitte ajast ja selle struktuuridest ning mehhanismidest, vaid teadvusest endast. IIT aksioomideks on teadvusele ehk subjektiivsele kogemusele iseloomulike teatud baasomaduste omistamine: sisemine (*intrinsic*) eksisteerimine (ehk eksisteerimine subjekti enda vaatepunktist, olenemata välisest vaatepunktist), kompositsioon (kogemus on struktureeritud ehk koosneb teatud elementidest), informatsioon (kogemus on spetsiifiline ehk üks kogemus on kindlalt eristatav mõnest teisest), integratsioon (kogemus on terviklik ehk osadeks lahutamatu) ja välistamine (kogemus on kindlapiiriline ehk kindla sisuga ja seda iseloomustab ajalis-ruumilise lahutusvõime kindel tase (*spatio-temporal grain*)). Neist aksioomidest tuletatud postulaatide järgi peab samu tingimusi täitma ka teadvuse füüsiline substraat. IIT järgi on teadvuse tekkeks vaja süsteemi, millel on sisemine põhjus-tagajärg võime ehk see peab olema võimeline avaldama mõju iseendale. See süsteem või struktuur peab olema taandamatu väiksemateks osadeks. Taandamatust mõõdetakse integreeritud informatsiooni mõistega, mida tähistatakse Φ -ga. Teooria omistab teadvusele kvantitatiivse väärtuse – maksimaalne väärtus ehk Φ^{Max} tähistab kõrgeima informatsiooni integreeritusega ehk „enim teadvuslikku“ süsteemi.

IIT neurobioloogia

Tononi jt (2016) artiklis sõnastatud IIT aksioomide ja postulaatide järgi on teadvuse füüsiline substraat ehk selle neuronalsed korrelaadid kogum elemente (sünapsid, neuronid, neuronite

kogumid, kohalikud närvikoe väljad (*local fields*)), mis on maksimaalselt taandamatu põhjustagajärg võimest tuleneva toimega süsteemile endale ja millel on kõrgeim Φ^{Max} väärtus. Need neuronalsed elemendid arvatakse olevat neuronite grupid tagumises ja osaliselt eesmises ajukoore piirkonnas.

Teooria pooldajad eristavad sisuspetsiifilisi neuronalseid korrelaate (näiteks näotuvastamisega seotud neuronid) täielikest neuronalsetest korrelaatidest (üldine kogemuse neuronaalne substraat sõltumata konkreetsest sisust), mis on võrreldav varem kirjeldatud teadvuse sisu ja seisundi eristusega, ning sealjuures teadvuse esinemiseks vajalikke taustatingimusi (Koch jt, 2016). Uued katseparadigmad, sealhulgas raporteerimisvaba paradigma, on teinud võimalikuks teadvuse neuronalsete korrelaatide eristamise teadvustatud kogemusele eelnevatest ja sellega kaasnevatest nähtustest nagu näiteks vastuse valik ja käivitamine, selektiivne tähelepanu ja ootused. Seoses uute katseparadigmadega saadud andmetega, on sisuspetsiifilised neuronalsed korrelaadid üha suurema arvu teadlaste arvates „liikunud“ fronto-parietaalsest ajukoore piirkonnast posterioorse korteksi suunas (Koch jt, 2016). Olulise argumendina fronto-parietaalse võrgustiku kui teadvuse neuronalsete korrelaatide peamise koha vastu toovad autorid ka näiteid prefrontaalse piirkonna katketest ja kahjustustest, mis teadvuslikke seisundeid ei välista. Et ka täielikud neuronalsed korrelaadid asuvad posterioorse korteksi piirkonnas, nimetavad autorid viimast neuronalsete korrelaatide „kuumaks tsooniks“. Teadvuse taustatingimustena loetlevad autorid teatud ajutüve, hüpotaalamuse ja basaalse eesaju neuronipopulatsioonide talitlemist.

Afrasiabi jt (2021) näitasid katses makaakidega, et aju lokaalselt piiritletud närvikoe välja potentsiaalide (*local field potentials*) põhjal arvutatud mõõdikutest suutis kõige paremini eristada teadvuslikku olekut (ärkvelolek) mitte-teadvuslikust olekust (üldanesteesia ja mitte-REM uni) mõõdik Φ^* , mis lisaks süsteemi kompleksusele arvestas selle integratsioonivõimet. Samuti eristas see mõõdik talaamilisest stimulatsioonist põhjustatud teadvuslikku kogemust kontrollsituatsioonist, milles teadvusseisund puudus. Sealjuures panustasid integratsiooni mõõdikusse (Φ^*) kõige rohkem integratsioon parietaalses ajukoores, tsentraalses külgmises taalamuses ja sabatuumas, kuid mitte frontaalkoores. Parietaalse ajukoore sügavamad kihid panustasid mõõdikusse rohkem kui selle pindmised kihid.

IIT-d toetavad empiirilised artiklid

Tabelis 3 on näidatud IIT-d toetavad empiirilised artiklid. Selliseid artikleid leiti 4. Artiklites on kasutatud maskeerimise, binokulaarse võistluse, fosfeenide ja raporteerimisvaba paradigmat. Mõõtevahenditest on kasutusel EEG ja ECoG. Kahes töös on mõõtmisandmetel põhinedes välja arvatud Φ -mõõdik või muu võrgustiku integratsiooni näidik ning seostatud seda teadvusliku kogemusega. Teadvusliku kogemuse tekkega on seostatud ühenduvuse tõusu eestalva ja kaugemate piirkondade vahel alfa võnkesageduses ning madalasagedusliku aktiivsuse vähenemist posterioorsetes piirkondades.

Globaalse neuronaalse tööruumi teooria (GNTT)

Ülevaade GNTT-st

Baarsi globaalse tööruumi teooria järgi on teadvusliku kogemuse tekkeks vajalik sensoorsetest protsessoritest pärit info levimine ka teistesse aju protsessoritesse ning selle info lai kättesaadavus. Globaalne tööruum hõlmab endas taju, mälu, tähelepanu, väärtussüsteeme ja mootorikat haldavaid protsessoreid (Mashour jt, 2020). Baarsi järgi olid laialdase tööruumi toimimist tagavateks ajustruktuurideks ajutüve ja keskaju ülenev retikulaarformatsioon, taalamuse välimine koor ja taalamusest korteksini oma signaale saatvad neuronid (Baars, 1988). Dehaene'i ja Changeux globaalse neuronaalse tööruumi teooria (GNTT) järgi mängivad lisaks eelnevalt nimetatud tööruumi protsessoritele olulist rolli ajukoos laialt levinud kaugemale ulatuvate aksonitega neuronid (globaalse neuronaalse tööruumi neuronid), mis ühendavad erinevaid protsessoreid ning vahendavad nende vahel infot (Mashour jt, 2020). Globaalse neuronaalse tööruumi aktiveerumist nimetavad autorid süttimiseks, mille põhjustab spetsiaalne süütav protsess (*ignition*), mille tagajärjel teatud teadvusliku kogemuse tekitamiseks saab aktiveeritud teatud alahulk tööruumi neuronitest ning ülejäänud neuronid on inhibeeritud (Mashour jt, 2020). Dehaene'i ja Naccache'i (2001) sõnul on selline globaalne informatsiooni kättesaadavus meile tajutav teadvusliku kogemusena.

GNTT neurobioloogia

Mashour jt (2020) artiklist loeme, et GNTT-s mängivad teadvustamises põhirolli korteksi 2., 3. ja ka 5. kihi püramidaalrakud, mis paistavad silma oma rohkete kaugemaleulatuvate ühendustega. Tähelepanu väärivate struktuuridena toovad autorid välja prefrontaalset korteksit, dorsolateraalset prefrontaalset korteksit, inferioorset parietaalkorteksit, eesmist temporaalkorteksit, eesmist ja tagumist vöökääru ja eestalba (*precuneus*), rõhutades nende

Tabel 3*IIT-d toetavad empiirilised artiklid*

| artikkel | paradigma | mõõtevahend | teadvustamise markerid ja ajupiirkonnad |
|-----------------------------|----------------------------------------|---------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| Haun jt (2017) | maskeerimine, binokulaarne võistlus | ECoG | patsientide tajuelamustele vastasid kõige paremini ECoG andmetelt arvatud Φ^* -mustrid |
| Pápai ja Soto-Faraco (2017) | binokulaarne võistlus | | visuaalsete ja auditoorsete stiimulite kombineerimisel ei suutnud autorid näidata alt-üles suunatud protsesside modaalsusteülest integratsiooni; interpreteerisid tulemusi IIT valguses |
| Modolo jt (2020) | fosfeenid | fosfeenide tekitamine magnetvälja abil, EEG | võrgustiku integratsioon esines visuaalsetes piirkondades, aju jõudeolekusüsteemis (<i>default mode network</i>) ja frontaalsetes piirkondades; fosfeeni tajumisel suurenes ühenduvus vasaku eestalva ja kaugemate piirkondade vahel alfa-sagedusega EEG lainete diapsoonis (vt ka Tabel 4) |
| Siclari jt (2017) | raporteerimisvaba paradigma | EEG | tagantjärele raporteeritud unenägemine oli seoses lokaalse madala sagedusega (1–4-Hz) EEG aktiivsuse vähenemisega posterioorsetes piirkondades; kõrgesageduslik (20–50 Hz) aktiivsus posterioorsetes piirkondades korreleerus spetsiifiliste unenäoosisudega |

struktuuride head ühenduvust, mis on eelduseks süttimise protsessi toimumisele. Samuti rõhutatakse koorealuste struktuuride taalamuse ja teatud väikeaju tuumade rolli, mis osalevad teadvustatud kogemusega seostatud tagasisidelistes ühendustes, mis võimaldavad üles-alla-üles tüüpi protsesside ringeid (*reverberatory loops*). Nimetatud püramidaalsed neuronid, mida on eriti rohkelt prefrontaalsetes, vöökäaru ja parietaalsetes piirkondades, koos taalamokortikaalsete *loop*idega ühendavad ja vahendavad infot sensoorsete ja kõrgemate tajuliste protsessorite vahel (Dehaene & Changeux, 2011).

Olulise protsessina näevad Mashour jt (2020) (visuaalsete stiimulite puhul) visuaalkorteksi edasiviivatele (*feedforward*) ühendustele vastusena tulevaid tagasisidestavaid (*feedback*) ühendusi kõrgematest ajukoore aladest nagu prefrontaalne korteks, mille tagajärjeks on süttimine ja posterioorse parietaalse korteksi kaasamine. Sealjuures peavad primaarsetest koorealadest kõrgematesse piirkondadesse liikuvad signaalid olema piisava tugevusega.

Autorite sõnul viitab teadvuslikule kogemusele vähemalt 200 ms pärast stiimuli esitamist esinev ajuaktiivsus, näiteks sündmuspotentsiaali P300 komponent, kuid autorid jäävad äraootavale seisukohale VAN (*visual awareness negativity* või N2 või N3) ja P3b (P300 alakomponent) konkreetsete seoste üle teadvusega.

Algselt simulatsioonide najal loodud, kuid hiljem farmakoloogiliste uuringutega toetust leidnud on autorite seisukoht, et algne edasiviiv alt-üles laine (*feedforward sweep*) toimib AMPA glutamaadiretseptorite najal ning ülevalt-alla tagasisideliste protsesside juures on olulised NMDA glutamaadiretseptorid (Self jt, 2012).

GNTT-d toetavad empiirilised artiklid

Tabelis 4 on näidatud GNTT-d toetavad empiirilised artiklid. Selliseid artikleid leiti kokku 41. Valitud katseparadigmadest olid kasutusel maskeerimine, binokulaarne võistlus, tähelepanu silmapilgutus, muutusepimedus, fosfeenid, raporteerimisvaba paradigma ja ootuste mõju tajule. Neist levinuimad oli maskeerimise paradigma, mida kasutati 18 korral, ning tähelepanu silmapilgutus, mida kasutati 11 korral. Mõõtevahenditest olid kasutusel EEG, fMRI, TMS, EcoG, MEG, üksikneurooni aktiivsuse salvestamine, mitme raku aktiivsuse salvestamine ning meetodid piirkondadevaheliste ühenduste (aju valgeaine) omaduste mõõtmiseks. GNTT-d toetavates artiklites uuriti mitmel juhul kliinilisi rühmi nagu skisofreeniapatsiendid, varase hulgiskleroosiga patsiendid ja prefrontaalse kahjustusega patsiendid, kelle puhul näidati

kõrgemat lävendit teadvuslikku kogemuse tekkeks – stiimuli teadvustamiseks pidi stiimuli ja maski esitamise alguste vahel olema suurem ajavahemik (*stimulus onset asynchrony*, SOA) kui kontrollrühmal. Seda seostati valgeaine kahjustusega; mõnel juhul kasutati ka meetodeid uurimaks valgeaine kahjustuse ulatust. Teadvusega seostati mitmeid piirkondi, nende seas paljudel juhtudel frontaalkorteksit. Paljud tööd tõid välja sündmuspotentsiaali P3 komponendi teadvusliku kogemuse markerina, kuid leidis ka töid, mis seostasid teadvuslike protsessidega varasemat ajuaktiivsust, sealjuures andes võimaluse vastuväideteks sellele, et P300 on ainus varajane teadvustamise marker. Teadvustamisega seostati gamma, beeta ja alfa sagedusriba võnkesagedusi. Parietaalalade transkraniaalne magneetiline stimuleerimine mõjutas stiimulite teadvustamist läbi erinevate katseparadigmade.

Ennustav töötlus

Ülevaade ennustavast töötlusest

Ennustav töötlus on teadvuseteooriate seas erilisel kohal, sest huvitaval kombel ei defineeri mõned autorid teooriat kui teadvuseteooriat (*theory of consciousness*), vaid teooriat teadvuse jaoks (*theory for consciousness*) (Seth & Hohwy, 2021). Ennustava töötluse mõistet kasutatakse tihti sünonüümselt mõistega ennustav kodeerimine (Rao & Ballard, 1999) ning mõlemad on lähedalt seotud aktiivse järeldamise teooriaga (*active inference*), mis põhineb Karl Fristoni ja kolleegide loodud vaba energia põhimõttel (*free energy principle*) (Friston jt, 2006). Et vaba energia põhimõte püüdleb olemaks ühtne aju toimimise teooria (Friston, 2010), põhinen alljärgnevas ennustavale töötlusele kitsamalt, nii nagu seda tõlgendavad näiteks Hohwy ja Seth (2020) teadvuseuuringute kontekstis.

Ennustava töötluse peamiseks eesmärgiks on minimeerida ennustusviga. Sensorse informatsiooni alusel ei saa teha üheseid järeldusi selle põhjuste kohta välises maailmas, sest ühel ja samal sensoorsel efektil (ehk tagajärjel) võib olla mitu erinevat põhjust. (Selline ettekujutus oli tegelikult juba XIX saj teaduse suurmehel von Helmholtzil, ehkki ajuteaduse tollane arengutase ei võimaldanud vastavate neurofüsioloogiliste mehhanismide uurimist.) Põhjuste välja selgitamiseks tuleb kasutada eelnevaid teadmisi selle kohta, kuidas välised põhjused meeleeelundeid mõjutavad. Nende teadmiste alusel saab teha ennustused võimalike sensorsete tagajärgede kohta ning neid ennustusi võrrelda parajasti tajumiseks kättesaadava (esitatud) sensorse informatsiooniga. Kui ennustused ja sissetulev informatsioon omavahel erinevad, tuleb tekkinud ennustusviga minimeerida. (Wiese & Metzinger, 2017)

Tabel 4*GNTT-d toetavad empiirilised artiklid*

| artikkel | paradigma | mõõtevahendid | teadvustamise markerid ja ajupiirkonnad |
|---------------------------|----------------------------------------|---------------|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| Dehaene jt (2001) | maskeerimine | fMRI, EEG | teadvustatud sõnad aktiveerisid vasakut käävikujulist kääru (lad <i>gyrus fusiformis</i>), vasakut parietaalkoort, bilateraalset alumist prefrontaalkoort/eesmist insulaarkoort, eesmist vöökäaru, pretsentraalkorteksit ja suplementaarset motoorset ala; maskeeritud sõnad aktiveerisid vasakut käävikujulist kääru ekstrastriaarsest visuaalkorteksist eesmist aladeni ning vasakut pretsentraalkääru; maskeeritud sõnad põhjustasid positiivset lainet kuklasagaras (~170 ms) ning kaht järjestikku negatiivset vasakule poolkerale spetsiifilist ERP komponenti (~240 ja 470 ms) |
| Dehaene jt (2003) | maskeerimine | fMRI | skisofreeniapatsientide eesmine tsingulaarkäär oli vähem aktiivne teadvustatud praimingu ülesandes; patsientide teadvustatud praimingu ülesande sooritus oli halvem kui kontrollrühmal; teadvustamata praimingu ülesande soorituses erinevusi ei olnud |
| Sergent ja Dehaene (2004) | maskeerimine, tähelepanu silmapilgutus | | autorid leidsid, et stiimuli teadvustamine ei ole mitte graduaalne, vaid „kõik-või-mitte-midagi“ protsess |
| Haynes jt (2005) | maskeerimine | fMRI | stiimuli teadvustamisel esines aktiivsus kõrgemates visuaalkorteksi piirkondades ning prefrontaal- ja parietaalalades, lisaks suurenes ühenduvus V1 ala ja käävikujulise kääru vahel |
| Christensen jt (2006) | maskeerimine | fMRI | stiimulite selge teadvustamine korreleerus aktiivsusega parietaal-, prefrontaal-, premotoorkorteksist, suplementaarsetes motoorsetes alades, insulas, taalamuses |
| Del Cul jt (2006) | maskeerimine | | katses retroaktiivse maskeerimisega oli skisofreeniapatsientidel kõrgem stiimuli teadvustamise lävi – stiimuli teadvustamiseks pidi stiimuli ja maski vahel olema suurem ajavahemik (<i>stimulus onset asynchrony</i> , SOA) kui kontrollrühmal; stiimuli teadvustamatu (alalävine) töötlus praimimise osas oli säilinud |
| Babiloni jt (2007) | maskeerimine | TMS | vasaku või parema ventraalse tagumise parietaalse koore korduv transkraniaalne magneetiline stimuleerimine häiris stiimuli teadvuslikku töötlust |

GNTT-d toetavad empiirilised artiklid

| | | | |
|--------------------|--------------|-----------------------------------------|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| Del Cul jt (2007) | maskeerimine | EEG | stiimuli teadvustamisega korreleerus sündmuspotentsiaali P3 komponent; stiimuli teadvustamisel aktiveerus 270 ms pärast stiimuli esitamist frontaal-, parietaal- ja temporaalaladest koosnev võrgustik |
| Reuter jt (2007) | maskeerimine | | varase hulgiskleroosiga patsientidel oli retroaktiivse maskeerimise katses kõrgem teadvustamise lävi kui kontrollrühmal |
| Del Cul jt (2009) | maskeerimine | | prefrontaalse kahjustusega patsientidel oli stiimuli teadvustamise lävi kõrgem kui kontrollrühmal |
| Fisch jt (2009) | maskeerimine | ECoG | stiimuli teadvustamisel esines 150-200 ms pärast stiimuli esitamist suur aktiivsus gamma laineribas |
| Gaillard jt (2009) | maskeerimine | ECoG | teadvustatud sõnade töötlusele oli iseloomulik töötluse pikem kestus, aktiivsus prefrontaalkorteksis, tugev ja hiline aktiivsus gamma sagedusribas, kõrgenenud kaugeleulatav faasisünkroonsus beeta sagedusribas ja suurenenud Grangeri kausaalsus |
| Lamy jt (2009) | maskeerimine | EEG | P3 amplituud oli stiimuli teadvustamisel suurem kui mitteteadvustamisel üle kõigi mõõtmispiirkondade; P1, N1, P2 ja N2 amplituud ei erinenud stiimuli teadvustamisel või mitteteadvustamisel; P3 amplituud oli suurem korrektse objektiivse soorituse puhul posterioorsetes mõõtmispiirkondades |
| Reuter jt (2009) | maskeerimine | <i>magnetization transfer ratio</i> | varase hulgiskleroosiga patsientidel oli retroaktiivse maskeerimise katses kõrgem teadvustamise lävi kui kontrollrühmal; kõrgeim teadvustamise lävi oli seoses valgeaine demüelinisatsiooniga |
| | | valgeaine kahjustuse ulatuse mõõtmiseks | paremas dorsolateralses prefrontaalses valgeaines, paremas oksipitofrontaalkimbus ja vasakpoolses väikeajus |
| Wyart jt (2012) | maskeerimine | MEG | autorid näitasid topeltdissotsiatsiooni ruumilise tähelepanu ja teadvuse neuronaalsete korrelaatide vahel; varaseim teadvuse korrelaat esines 120 ms pärast stiimuli esitamist temporaalkorteksis; teadvustamise ja raporteerimisega seotud korrelaat esines temporaal- ja frontaalkoores alates 220 ms möödumisest stiimuli esitamisest |

GNTT-d toetavad empiirilised artiklid

| | | | |
|--------------------------------|-----------------------|------------------------------------------------------------------------------|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| Salti jt (2015) | maskeerimine | EEG, MEG | stiimuli teadvustamisega kaasnes aktiivsus ülemistes parietaalsetes ja ülemistes frontaalsetes piirkondades ~270 ms pärast stiimuli esitamist |
| Berkovitch jt (2018) | maskeerimine | EEG | stiimuli teadvustamisega kaasnesid N1, N2 ja P3 sündmuspotentsiaalide komponendid, mille amplituud suurenes monotoonselt stiimuli ja maski vahelise aja suurenemisega; stiimuli mitteteadvustamisel vähenes N1 ja N2 komponentide amplituud ning P3 komponent ei esinenud; skisofreeniapatsientidel oli stiimuli teadvustamisel võrreldes kontrollgrupiga vähenenud P3 amplituud, samas kui N1 ja N2 komponentide puhul eristusi ei olnud |
| Berkovitch jt (2021) | maskeerimine | <i>generalized fractional anisotropy</i> (gFA) valgeaine sidususe mõõtmiseks | skisofreeniapatsientidel ja bipolaarse häirega koos psühhootiliste sümptomitega patsientidel oli kõrgem teadvustamise lävi kui kontrollrühmal; kõrgem teadvustamise lävi oli seoses madalama gFA-ga GNT osaks olevates piirkondades nagu alumises oksipitofrontaalkimbus, vöökääru pikkades kiududes ja mõhnkehas, kuid mitte mujal |
| Leopold ja Logothetis (1996) | binokulaarne võistlus | üksikneuronite aktiivsuse salvestamine (<i>single unit activity</i>) | makaakide V4 piirkonna neuronite aktiivsus korreleerus ühe ja mitte teise stiimuli tajumisega |
| Sheinberg ja Logothetis (1997) | binokulaarne võistlus | üksikneuronite aktiivsuse salvestamine | makaakide alumise temporaalse korteksi ja ülemise temporaalse vao neuronid laenglesid vastavalt ühe tajupildi domineerimisele |
| Wilke jt (2006) | binokulaarne võistlus | mitme neuronite aktiivsuse salvestamine (<i>multiunit activity</i>) | makaakide korteksi V4 piirkonna, kuid mitte V1 ja V2 piirkondade, aktiivsus korreleerus stiimuli teadvustamisega; närvikoe lokaalse välja potentsiaalid 9–30 Hz sagedusalas olid sõltuvuses tajupildist V1, V2 ja V4 piirkondades; gamma sagedusala (30–50 Hz) seos tajupildiga oli tugevam V4 piirkonnas kui V1 või V2 piirkonnas |
| Wilcke jt (2009) | binokulaarne võistlus | fMRI, <i>diffusion tensor imaging</i> | binokulaarse võistlusega kaasnes suurem aktiivsus parema poolkera frontaalsetes, parietaalsetes, oksipitaalsetes piirkondades; tajupildi vaheldumist vahendav informatsioon võis anteriorsete ja |

GNTT-d toetavad empiirilised artiklid

| | | | |
|-----------------------------|-------------------------------------------------------------|---------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| | | | posteriorsete piirkondade vahel liikuda alumise oksipitofrontaalkimbu kaudu, mis on ka GNTT poolt olulisena välja toodud |
| Carmel jt (2010) | binokulaarne võistlus | TMS | korduv parempoolse ülemise parietaalkoore transkraniaalne magneetiline stimulatsioon enne stiimuleid ja stiimulite näitamise ajal lühendas binokulaarses võistluses domineerivate tajuelamuste kestust |
| Panagiotaropoulos jt (2012) | binokulaarne võistlus, raporteerimisvaba paradigma | mitme neuroni aktiivsuse salvestamine | makaakide lateraalse prefrontaalse korteksi teatud neuronite aktiveerumise muster ja laenglemine gamma võnkesageduses (>50 Hz) korreleerus domineeriva tajuelamusega |
| Vogel jt (1998) | tähelepanu silmapilgutus | EEG | stiimuli mitte-teadvustamisel ei esinenud ERP P3 komponent, kuid esinesid N1, P1 ja N400 komponendid |
| Feinstein jt (2004) | tähelepanu silmapilgutus | fMRI | stiimuli teadvustamisel esines aktiivsus eesmises vöökäärus, mediaalses prefrontaalses korteksis ja frontopolaarkorteksis |
| Gross jt (2004) | tähelepanu silmapilgutus | MEG | stiimuli teadvustamisega kaasnes tugev, mööduv, kaugeleulatav beetasünkronisatsioon frontaal-, temporaal- ja parietaalaladest koosnevas võrgustikus |
| Marois jt (2004) | tähelepanu silmapilgutus | fMRI | mediaalne temporaalkoor aktiveerus ka stiimuli teadvustamatul töötlemisel, kuid lateraalne frontaalkoor aktiveerus vaid stiimuli teadvustamisel |
| Kranczioch jt (2005) | tähelepanu silmapilgutus | fMRI | stiimuli teadvustamisel esines aktiivsus aju frontaalsetes ja parietaalsetes piirkondades |
| Sergent jt (2005) | tähelepanu silmapilgutus | EEG | ERP komponendid P1 ja N1 kaasnesid ka stiimuli teadvustamatu töötlemisega, samas kui pärast 270 ms ajus aset leidvad sündmused viitasid stiimuli teadvustatud kogemisele |
| Kihara jt (2011) | tähelepanu silmapilgutus | TMS | transkraniaalne magneetiline stimulatsioon intraparietaalvaole ja alumisele parietaalsagarale mõjutas stiimuli teadvustamist |
| Marti jt (2012) | tähelepanu silmapilgutus | MEG | tähelepanu silmapilgutuse puhul puudus frontaalne aktiivsus circa 350 ms pärast stiimuli esitamist |

GNTT-d toetavad empiirilised artiklid

| | | | |
|------------------------------|--------------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| Han ja Marois (2013) | tähelepanu silmapilgutus | fMRI | frontoparietaalvõrgustik (sealhulgas bilateraalselt alumine frontaalne liitumiskoht (<i>inferior frontal junction</i>) ja eesmine intraparietaalvagu) aktiveerus siis, kui katseisiku tähelepanulist töötlust raskendati, kuid mitte siis, kui raskendati sensoorset töötlust |
| Finoia jt (2015) | tähelepanu silmapilgutus | fMRI, EEG, MEG | stiimuli teadvustamisel aktiveerusid frontoparietaalsed alad; tähelepanu silmapilgutusega kaasnes vähenenud N2-P3 sündmuspotentsiaalide kompleks |
| Beck jt (2001) | muutusepimedus | fMRI | muutuse detekteerimisel esines aktivatsioon parietaalkoores, paremas dorsolateraalses prefrontaalses koores ning mõnedes ekstrastriaarse visuaalse korteksi alades, samas kui muutusepimeduse korral esines vaid mõningane aktivatsioon ekstrastriaaralades |
| Pessoa ja Ungerleider (2004) | muutusepimedus | fMRI | muutuse detekteerimine aktiveeris frontaalseid ning parietaalseid alasid ning ka väikeaju, taalamusepadjandit (lad <i>pulvinar</i>), koorikut (lad <i>putamen</i>) ja alumist temporaalkäärü |
| Beck jt (2006) | muutusepimedus | TMS | ahvide parema parietaalse koore korduval transkraniaalsel magneetilisel stimuleerimisel muutus pikemaks stiimulite erinevuse raporteerimiseks kuluv aeg ning vähenes stiimulite erinevuste detekteerimine |
| Vugt jt (2018) | fosfeenid | elektriline mikrostimulatsioon, mitme neuroni aktiivsuse salvestamine | V1 ala stimuleerimisel aktiveerisid stiimulid neuroneid V4 alas ning raporteeritud fosfeenide puhul levis aktiivsus edasi kõrgematesse koorealadesse (sealhulgas prefrontaalsesse korteksisse) ning tagasi primaarsetesse visuaalsetesse aladesse |
| Modolo jt (2020) | fosfeenid | fosfeenide tekitamine magnetvälja abil, EEG | fosfeenide tajumine oli seotud informatsiooni integreeritusega aju alfa-sagedusega EEG-lainete diapsoonis, mis autorite sõnul vihvab GNTT-s sõnastatud „süttimise“ (<i>ignition</i>) protsessile (vt ka Tabel 3) |
| Sergent jt (2021) | raporteerimisvaba paradigma | EEG | stiimuli teadvustamisel (nii selle raporteerimisel kui mitteraporteerimisel) esines aktiivsuse tõus 250-300 ms ja 600–700 ms pärast stiimuli esitamist; stiimuli teadvustamisel ilma sellega kaasneva otsustusprotsessita ei esinenud P300 komponenti |

GNTT-d toetavad empiirilised artiklid

| | | | |
|--------------------|------------------------|-----|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| Banellis jt (2020) | ootuste mõju tajule | EEG | ootamatute stiimulitega kaasnes suurem varane ERP signaal (211–246 ms) tähelepanust sõltumatult; oodatud stiimulitega kaasnes suurem P3a-sarnane ERP ~250-350 ms pärast stiimuli esitamist, mis sõltus tähelepanust; autorid seostasid tulemusi GNTT-ga (vt ka Tabel 5) |
|--------------------|------------------------|-----|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|

Ennustusviga saab minimeerida ennustuse korrigeerimise teel, kasutades ligilähedast Bayesi tüüpi järeldamist (*Bayesian inference*) (Wiese & Metzinger, 2017). Bayeslik järeldamine on meetod täpsustamiseks oma eelteadmisi, võttes arvesse olemasolevaid andmeid. Selleks kombineeritakse eelteadmisi (statistikas eeljaotus) andmetes sisalduva informatsiooniga (tõepärafunktsiooniga) ning nii saadakse uus ennustus (järeljaotus). Ennustusviga võib aga minimeerida ka aktiivselt maailmas tegutsedes ning seeläbi oma sensorset sisendit muutes (Hohwy, 2020). Hohwy ja Sethi (2020) järgi võib ennustusvea minimeerimisel rolli mängida ka mudeli lihtsustamine või ennustusvea ajutine suurendamine, et selle põhjal rohkem informatsiooni hankida.

Nii võib ennustavat töötlust defineerida kui “hierarhilist ennustavat kodeerimist, mis sisaldab täpsuslikult kaalutud (*precision-mediated*) ennustusvea minimeerimist, mis võimaldab ennustavat kontrolli” (Wiese & Metzinger, 2017, lk 4). Hierarhilisus viitab ennustava töötluse toimimisele erinevatel ajalis-ruumilistel skaaladel, kus kõrgema taseme teadmised võivad mõjutada allpool oleva taseme ennustusviga (Hohwy, 2020). Täpsus näitab seda, kui usaldusväärne on sensoorne info, ning täpsuslik kaalumine tähendab, et suurema täpsuse puhul usaldatakse rohkem ennustusvigade informatsiooni, vähesema täpsuse juures aga ennustuste informatsiooni (de Lange jt, 2018). Sealjuures võib tähelepanu vaadelda kui täpsushinnangu optimeerimise protsessi (Wiese & Metzinger, 2017).

Ennustava töötluse neurobioloogia

Üldlevinud tajuteooria järgi liigub informatsioon madalamatest tajukeskustest kõrgemate poole, mille käigus töödeldakse järjest komplekssemaid tunnuseid. Ennustav töötlus pakub aga vastandliku, ümberpööratud vaate – selle järgi liigub hierarhias ülalt alla suunaga representatsioon välisest maailmast, samas kui alt üles liigub sellele vastu vaid sensoorne informatsioon ehk ennustusviga (mille erinevus ennustusest võib olla nullilähedane või siis väga suur). Nende protsesside toimumiseks on vaja vähemalt kahe eraldi neuronaalse populatsiooni olemasolu: n-ö ootuste ühikud ja ennustusvea ühikud. Globaalsete ajukuvamise meetoditega ei ole võimalik neid ühikuid eristada (näiteks ühes fMRI abil mõõdetud vokslis), kuid üksikneuronite tasemel tehtud mikrelektrood-uuringutega (*single-unit recording*) on näidatud selliste erinevate neuronipopulatsioonide esinemist näiteks makaagi alumises temporaalses koores ja hiire V1 piirkonnas. (Walsh jt, 2020)

On pakutud, et ennustusviga vastu võtavad mikromehhanismid (nt närviraku dendriidi piirkond) asuvad ajukoore pindmistes kihtides ning ootuste informatsiooni vahendavad mikromehhanismid sügavamates kihtides. Seni ei ole sellel hüpoteesil piisavalt kindlat empiirilist alust (Walsh jt, 2020). Samuti on ootuste ja ennustusvea ühikuid seostatud neuronaalse aktiivsuse erinevate võnkesageduste sagedusribadega – edasi suunatud aktiivsus on seotud gammavõnkesageduse ribaga, samas kui tagasi suunatud aktiivsus on seotud alfa või beeta võnkesageduse ribaga –, kuid empiirilised andmed on vastakad (Walsh jt, 2020). Tuleb tähele panna, et ülal kirjeldatud mehhanismid ei kirjelda otseselt teadvusliku kogemuse tekkimist, vaid ennustava töötluse toimimist üldiselt.

Ennustavat töötlust toetavad empiirilised artiklid

Tabel 5 näitab ennustavat töötlust toetavaid empiirilisi artikleid. Selliseid artikleid leiti 36. Valitud paradigmat kasutati maskeerimist, mitmetähenduslikke kujundeid, binokulaarset võistlust, tähelepanu silmapilgutust ning ootuste mõju tajule. Levinuim paradigma oli ootuste mõju tajule, mida kasutati 15 korral, kuid rohkelt kasutati ka binokulaarset võistlust (12 korral) ja mitmetähenduslikke stiimuleid (10 korral). Mõõtmisvahenditest olid kasutusel EEG, fMRI, TMS, ECoG ja MEG. Paljud tööd näitasid, et ootuspäraste stiimulite teadvustamine toimus kiiremini; ootused võisid tekitada ka illusoorseid tajuelamusi (nn „normaalseid“ hallutsinatsioonid). Üksikud tööd uurisid ennustava töötluse seoseid skisofreenia või autismispektri häiretega. Ühes töös uuriti teadvustamise seost tegevusega. Paljud autorid olid võtnud ennustava töötluse põhimõtteid eelduseks ning kasutasid väljendeid nagu „ennustusviga“, kuid nii nagu ei saa leitud artiklite tulemuste põhjal luua süsteemset ülevaadet ennustava töötluse aluseks olevast neurobioloogiast, jääb ka ennustusvigade lokaliseerimine ajus häguseks. Küll paistis mitmetest töödest (Megumi jt, 2015; Reichert jt, 2014; Vetter jt, 2015; Weinhhammer, Fritsch, jt, 2021) välja joonistuvat keskmise temporaalse visuaalse piirkonna (V5/MT) olulisust. Mõned artiklid leidsid seoseid teadvusliku kogemuse ja teiste kehaliste protsesside vahel nagu südametegevus (Corcoran jt, 2021; Salomon jt, 2016, 2018). Interotseptiivsete ja eksterotseptiivsete stiimulite integreerimisel leiti oluline roll olevat insulal. Ajukuvamisega teostatud tööd leidsid teadvustatud kogemusega seotud aktiivsust sageli ka frontaalpiirkondades.

Tabel 5*Ennustavat töötlust toetavad empiirilised artiklid*

| artikkel | paradigma | mõõtevahend | teadvustamise markerid ja ajupiirkonnad |
|-----------------------------|-------------------------------------------------------------------|---------------------|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| Stein ja Peelen (2015) | maskeerimine, binokulaarne võistlus, ootuste mõju tajule | | ootused kiirendasid stiimulite teadvustamist |
| Lamy jt (2017) | maskeerimine, ootuste mõju tajule | | ootused kiirendasid stiimulite teadvustamist |
| Boonstra jt (2020) | maskeerimine, tähelepanu silmapilgutus | EEG | sündmuspotentsiaali komponendid P1, N1, N2, P3b ei olnud mõjutatud dopamiini D2 retseptori agonistist kabergoliinist |
| Wang jt (2013) | mitmetähenduslikud kujudid | fMRI | enne tajupildi muutumist muutus aktiivsus mediaalses ja orbitofrontaalses korteksis, pretsentraalsetes/tsentraalsetes vagudes, ventraalsetes temporaalsetes ja insula piirkondades |
| Reichert jt (2014) | mitmetähenduslikud kujudid | fMRI, reaalaja-fMRI | tajupildi eristamisel osalesid retinotoopne visuaalne korteks, oimusagara keskala MT+, lateraalsed oksipitaalsed piirkonnad, lateraalne intraparietaalne vagu, frontaalsed silmaväljad, frontaalsagar |
| Schmack jt (2015) | mitmetähenduslikud kujudid | | skisofreeniapatsientidel esines mitmetähenduslike kujundite esitamisel vähem stabilisatsiooni kui kontrollrühmal |
| Russo ja De Pascalis (2016) | mitmetähenduslikud kujudid | EEG | tajupildi vahetumisel esinesid „vahetumise negatiivsus“ (<i>reversal negativity</i>) (180–300 ms) ja hilispositiivne ERP komponent (350–600 ms) |
| Weilhammer jt (2016) | mitmetähenduslikud kujudid | | Lissajous' stiimuli tajumise stabiilsus on moduleeritud illusoorse pöörlemise kiirusest |
| Rassi jt (2019) | mitmetähenduslikud kujudid | MEG | enne stiimuli tajumist näona esines suurem ühenduvus V1 ja käävikujulise kääru näopiirkonna (<i>fusiform face area</i>) vahel |

Ennustavat töötlust toetavad empiirilised artiklid

| | | | |
|-----------------------------------|--------------------------------------------|-----------------|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| Shen jt (2019) | mitmetähenduslikud kujundid | fMRI, EEG, ECoG | võnkesagedused alfa sagedusribas oksipitoparietaalsetes või frontoparietaalsetes piirkondades ennustasid ette üht või teist tajulist kogemust |
| Loued-Khenissi jt (2020) | mitmetähenduslikud kujundid | fMRI | tajulise määramatusega (<i>uncertainty</i>) kaasnes aktiivsus eesmises insulas |
| Hardstone jt (2021) | mitmetähenduslikud kujundid | ECoG | eelistatud tajupildi ajal esines ülalt alla suunatud aktiivsus temporaalsest korteksist oksipitaalsesse, mitte-eelistatud tajupildi ajal esines alt üles suunatud aktiivsus oksipitaalsest korteksist temporaal- ja prefrontaalkorteksisse |
| Weilnhammer, Chikermane jt (2021) | mitmetähenduslikud kujundid | | mitmetähenduslike kujundite tajumine sõltus varasematest tajudest (<i>perceptual history</i>) ja sensoorse materjali määramatuse lahendamise läbi vahelduvate sisemiselt ja väliselt orienteeritud tajuprotsesside |
| Denison jt (2011) | binokulaarne võistlus, ootuste mõju tajule | | ootuspärased stiimulid olid binokulaarse võistluse katses eelistatud ja kiiremini teadvustatud |
| Sandberg jt (2014) | binokulaarne võistlus | MEG | tajupildi sisu korreleerus stiimulispetsiifilise aktiivsuse muutusega oksipitaalsetes ja temporaalsetes piirkondades 150-270 ms pärast stiimuli esitamist; tajupildi stabiilsus oli seotud ka parietaalse aktiivsusega 40–90 ms ja 220–270 ms pärast stiimuli esitamist; enne tajupildi vahetumist esines aktiivsus parietaalses (150-270 ms) ja temporaalses (150-210 ms) piirkonnas ja aktiivsuse järkjärguline muutumine oksipitaalsetes (150–270 ms) ja temporaalsetes (220–420 ms) piirkondades |
| Wilbertz jt (2014) | binokulaarne võistlus | | sarrustamine pikendas stiimuli domineerimise kestust binokulaarses võistluses, karistamine vähendas stiimuli domineerimise kestust |
| Megumi jt (2015) | binokulaarne võistlus | fMRI | tajupildi vaheldumisega seostus aktiivsus V5 piirkonnas ja parema poolkera eesmises ja tagumises ülemises parietaalses sagaras |

Ennustavat töötlust toetavad empiirilised artiklid

| | | | |
|--------------------------------|-----------------------------------------------------|-----------|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| Salomon jt (2016) | binokulaarne võistlus | fMRI | visuaalsete stiimulite esitamisel sünkroonselt südame löögisagedusega vajasis need teadvustamiseks rohkem aega; interotseptiivseid ja eksterotseptiivseid signaale integreeris insula |
| Weilnhammer jt (2017) | binokulaarne võistlus | fMRI | enne tajupildi vahetumist esines bilateraalne aktivatsioon insulas ja alumises frontaalkäärus |
| Salomon jt (2018) | binokulaarne võistlus | | eesmise insula kahjustusega patsientidel ei esinenud Salomoni jt (2016) näidatud efekti |
| Corcoran jt (2021) | binokulaarne võistlus | | määramatus (<i>uncertainty</i>) oli seotud südame löögisagedusega |
| Luo jt (2021) | binokulaarne võistlus | EEG | tajulise kaja (<i>perceptual echoes</i>) alfa (~10Hz) rütmid olid teadvustatud stiimuli puhul tugevamad, tajuline kaja liikus kuklapiirkonnast frontaalpiirkonna suunas |
| Skora jt (2021) | binokulaarne võistlus | | erinevaid stiimuleid erinevate tegevustega ühendavad sensorimotoorsed ennustused ja stiimuli ja tegevuse kongruentsus mõjutasid stiimuli teadvustamisele kuluvat aega |
| Weilnhammer, Fritsch jt (2021) | binokulaarne võistlus | fMRI, TMS | ennustusvea kodeerimine ja aktiivsus enne tajupildi vahetumist sõltus visuaalse korteksi piirkonnast V5/hMT+ ja alumisest frontaalkoorest |
| Lasaponara jt (2015) | tähelepanu silmapilgutus, ootuste mõju tajule | EEG | stiimulite madal ootuspärasus ja ajaline määramatus väljaspool tähelepanu silmapilgutuse ajal raami suurendasid sihtstiimulite teadvustamise tõenäosust tähelepanu silmapilgutuse katses; sellise T2 stiimuliga kaasnes suurem N2 komponent ekstrastriaarkorteksis, mille järel oli parietaalsetes ja frontaalsetes alades P3a ja P3b komponendid muutunud latentsuse ja amplituudiga |
| Melloni jt (2011) | ootuste mõju tajule | EEG | ootuste või stiimuli sensoorse tõendusmaterjali erinev mõju ERP komponentidele P1, N1, P2, P3 |
| Vetter jt (2014) | ootuste mõju tajule | | kui stiimul oli esitatud kõrge sensoorse informatiivsusega, siis ootuste mõju ilmnemiseks ei olnud vajalik stiimuli teadvustamine; kui stiimul oli mitmetähenduslik, aitas stiimuli teadvustamine ootuste mõjumisele kaasa |

Ennustavat töötlust toetavad empiirilised artiklid

| | | | |
|-------------------------|---------------------|-----------|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| Vetter jt (2015) | ootuste mõju tajule | TMS, fMRI | vasaku V5/hMT piirkonna transkraniaalsel magneetilisel stimuleerimisel 13–53 ms enne stiimuli esitamist häirus ootuste mõju tajule |
| Malekshahi jt (2016) | ootuste mõju tajule | fMRI | stiimuli detekteerimisega kaasnes aktivatsioon keskmises ja ülemises frontaalkäärus, mediaalses ja orbitaalses frontaalkäärus, bilateraalselt alumises parietaalsagaras, sh supramarginaal- ja nurkkäärus, eestalvas, eesmises tsingulaarkäärus, sabatuumas ja taalamuses |
| Aru ja Bachmann (2017) | ootuste mõju tajule | | ootuste mõjul tekkisid illusoorseid tajuelamused, mis “kirjutasid üle” ikoonilise mälu sisu; fenomeniline teadvus võib esineda ka tähelepanu puudumisel |
| Aru jt (2018) | ootuste mõju tajule | | tähelepanu eemale suunamisel tekkisid ootuste mõjul illusoorseid tajuelamused; illusoorsete tajuelamuse arvu ja autismispektri koefitsiendi skoori vahel esines negatiivne korrelatsioon |
| Tulver jt (2019) | ootuste mõju tajule | | ootused mõjutavad erinevat tüüpi ülesannetes taju mitte läbi ühe faktori, vaid mitmel erineval viisil; skisotüüpsusel või autistlikel joontel ei leitud ülesannetega tugevaid korrelatsioone |
| Banellis jt (2020) | ootuste mõju tajule | EEG | ootamatute stiimulitega kaasnes suurem varane ERP signaal (211–246 ms) tähelepanust sõltumatult; oodatud stiimulitega kaasnes suurem P3a-sarnane ERP komponent ~250-350 ms pärast stiimuli esitamist, mis sõltus tähelepanust (vt ka Tabel 4) |
| Lasaponara jt (2020) | ootuste mõju tajule | | esimesena esitatud stiimulite madal ootuspärasus suurendas teisenä esitatud stiimulite teadvustamist |
| Taal ja Bachmann (2020) | ootuste mõju tajule | | katseisiku mõjutatavus (<i>suggestibility</i>) ei olnud seoses ootusepõhiste hallutsinatsioonide tajutud selgusega; mõjutatavus oli negatiivses seoses esitatud stiimulite õige eristamisega |
| Vetik jt (2020) | ootuste mõju tajule | | katseisiku soodumus hallutsinatsioonidele oli negatiivses seoses tema sooritust puudutava enesekindlusega, oma enesekindlusele antav hinnang ei olnud seoses ei soodumusega hallutsinatsioonidele ega enesekindlusega |

Kokkuvõtte tulemustest

Teooriate võrdlus ülevaadete ja neurobioloogia põhjal

IIT põhipostulaadid ei eelda, et teadvuslik süsteem põhineks tingimata ajul. Küll on aga teooria pooldajad võtnud seisukoha, et praeguste andmete põhjal ei ole frontaalkorteks teadvusliku kogemuse tekkeks hädavajalik. See läheb vastuollu GNTT ideega, mille järgi „süttimise“ protsess hõlmab ka frontaalkorteksit. IIT seostab teadvusega integratsiooni, GNTT aga „süttimist“, mis mõlemad eeldavad erinevate ajustruktuuride laialdast koostoimimist. Ennustav töötlus rõhutab ainsana teadvusliku kogemuse sõltuvust nii eelnevatest teadmistest kui ka kättesaadavast sensoorsest informatsioonist ning seostab nendega aktiivsust ajukoore erinevates kihtides, kuid ei keskendu konkreetsetele ajupiirkondadele. Kõigi kolme teooria ühiseks kitsaskohaks on vähene tähelepanu vajadusele teadvuse neurokorrelaatides eristada kontrastiivanalüüsi tulemusena saadud teadvuskogemuse eelprotsesse, otseselt teadvusega kaasnevaid protsesse ja teadvustamisele järgnevaid mitteteadvuslikke protsesse (selle eristuse olulisusest adekvaatsete teadvuse neurokorrelaatide väljaselgitamiseks vt Aru jt, 2012).

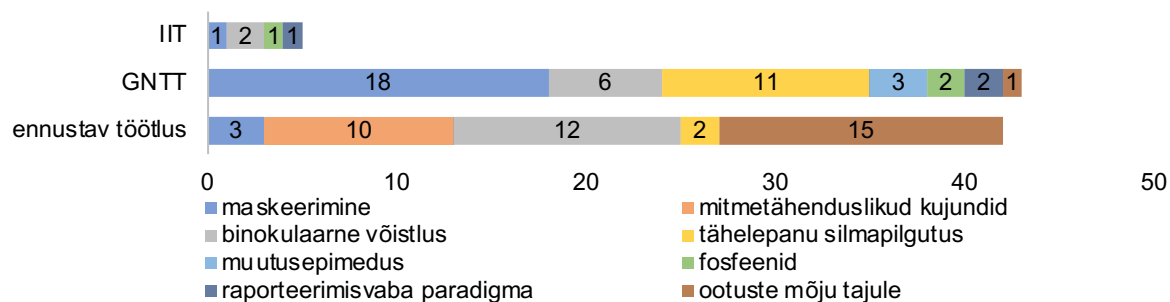
Teooriate võrdlus empiirilise tõendusmaterjali põhjal

Tabelis 6 on näidatud, kui mitmel korral kasutati teooriaid toetavates artiklites valitud katseparadigmasid ja millise osakaalu koguartiklite arvust need moodustasid. Tabelis 7 on näidatud erinevate mõõtevahendite kasutamise arv ja osakaal. Katseparadigmade ja mõõtevahendite kasutamise osakaal teooriate lõikes on visualiseeritud joonisel 1 ja joonisel 2. Enim empiirilisi artikleid leidis GNTT toetuseks (41 artiklit), selle järgnes ennustav töötlus 36 artikliga ning IIT toetuseks leiti 4 empiirilist artiklit. Levinuim katseparadigma erinevaid teooriaid toetanud artiklites oli maskeerimine, mida kasutati kokku 22 korral, kuid 80% sellest moodustasid GNTT-d toetanud artiklid. Sellele järgnes binokulaarne võistlus, mida kasutati 20 korral, millest 60% olid ennustavat töötlust toetanud artiklid. Ootuste mõju tajule kasutati 16 korral, kusjuures üle 90% neist artiklitest toetasid ennustavat töötlust. Teooriate toetuseks ei leitud ühtegi artiklit, mis oleksid kasutanud järgnevaid katseparadigmasid: *filling-in*, dihhootiline kuulamine, keeleotsafenomen, tähelepanematussepimedus, bioloogiline liikumine, ansamblitaju. Levinuimad ajuprotsesside mõõtevahendid olid fMRI ja EEG, mille kasutamine teooriate lõikes ei erinenud olulisel määral. Ennustava töötluste kohta leidis enim artikleid (43% ennustava töötluste artiklite kasutatud mõõtevahendite koguarvust), mis ei kasutanud ajutegevuse kuvamiseks eraldi mõõtevahendeid, vaid kus teadvustatud kogemust uuriti vaid läbi katseisiku raporteeringu.

Tabel 6*Valitud katseparadigmasid kasutanud artiklite arv ja osakaal*

| katseparadigma | IIT | % | GNTT | % | ennustav töötlus | % |
|-----------------------------|-----|-----|-----------|------------|---------------------|------------|
| maskeerimine | 1 | 20% | 18 | 42% | 3 | 7% |
| filling-in | - | | - | | - | |
| mitmetähenduslikud kujundid | - | | - | | 10 | 24% |
| dihhootiline kuulamine | - | | - | | - | |
| keeleotsafenomen | - | | - | | - | |
| binokulaarne võistlus | 2 | 40% | 6 | 14% | 12 | 29% |
| tähelepanu silmapilgutus | - | | 11 | 26% | 2 | 5% |
| tähelepanematussepimedus | - | | - | | - | |
| muutusepimedus | - | | 3 | 7% | - | |
| bioloogiline liikumine | - | | - | | - | |
| fosfeenid | 1 | 20% | 2 | 5% | - | |
| raporteerimisvaba paradigma | 1 | 20% | 2 | 5% | - | |
| ootuste mõju tajule | - | | 1 | 2% | 15 | 36% |
| ansamblitaju | - | | - | | - | |
| artikleid kokku | 4 | | 41 | | 36 | |

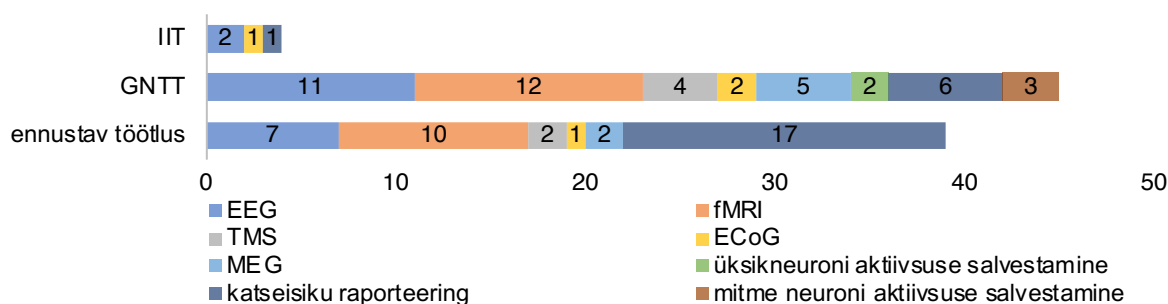
Märkus. Et mõnes artiklis kasutati mitut katseparadigmat, on katseparadigmade kasutamise osakaal toodud välja mitte teooriat toetanud artiklite koguarvust, vaid kasutatud katseparadigmade koguarvust (pole tabelis näidatud). Paksus kirjas on ära märgitud neid katseparadigmasid kasutanud artiklite arv ja osakaal, mis Fisher-Freeman-Haltoni testi järgi erinesid teooriate lõikes statistiliselt olulisel määral (usaldusnivool $p < 0,05$).

*Joonis 1.* Erinevaid katseparadigmasid kasutanud artiklite arv teooriate lõikes.

Tabel 7*Mõõtevahendite kasutamise arv ja osakaal*

| mõõtevahend | IIT | % | GNTT | % | ennustav töötlus | % |
|------------------------------------------|-----|-----|------|-----|---------------------|-----|
| EEG | 2 | 50% | 11 | 24% | 7 | 17% |
| fMRI | - | | 12 | 25% | 10 | 25% |
| TMS | - | | 4 | 9% | 2 | 5% |
| ECoG | 1 | 25% | 2 | 5% | 1 | 5% |
| MEG | - | | 5 | 11% | 2 | 5% |
| üksikneuroni aktiivsuse salvestamine | - | | 2 | 4% | - | |
| mitme neuroni aktiivsuse salvestamine | - | | 3 | 7% | - | |
| katseisiku raporteering | 1 | 25% | 6 | 13% | 17 | 43% |
| artikleid kokku | 4 | | 41 | | 36 | |

Märkus. Et mõnes artiklis kasutati mitut mõõtevahendit, on mõõtevahendite kasutamise osakaal toodud välja mitte teooriat toetanud artiklite koguarvust, vaid kasutatud mõõtevahendite koguarvust (pole tabelis näidatud). „Katseisiku raporteering“ tähistab juhtu, kus artiklis ei kasutatud ajutegevuse kuvamiseks eraldi mõõtevahendeid, vaid teadvustatud kogemust uuriti vaid läbi katseisiku raporteeringu. Paksus kirjas on ära märgitud neid mõõtevahendeid kasutanud artiklite arv ja osakaal, mis Fisher-Freeman-Haltoni testi järgi erinesid teooriate lõikes statistiliselt olulisel määral (usaldusnivool $p < 0,05$).

*Joonis 2.* Erinevaid mõõtevahendeid kasutanud artiklite arv teooriate lõikes.

Erinevaid teooriaid toetanud artiklites kasutatud katseparadigmade ja mõõtevahendite osakaalu analüüsi Fisher-Freeman-Haltoni täpse testiga. Analüüs hõlmas katseparadigmasid, mida kasutati kas GNTT-d või ennustava töötuse teooriat või mõlemat toetanud artiklites (IIT-d ei kaasatud analüüsi väheste andmete tõttu): maskeerimine, mitmetähenduslikud kujundid, binokulaarne võistlus, tähelepanu silmapilgutus, muutusepimedus, fosfeenid, raporteerimisvaba paradigma, ootuste mõju tajule. Fisher-Freeman-Haltoni täpne test kinnitas, et erinevaid teooriaid toetanud artiklid kasutasid erinevaid katseparadigmasid ($p < 0,001$). Statistiliselt oluline erinevus (usaldusnivool $p < 0,05$) esines maskeerimise, mitmetähenduslike kujundite, tähelepanu silmapilgutuse ja ootuste mõju tajule paradigmade puhul. Mõõtevahendite kasutamist puudutav Fisher-Freeman-Haltoni täpne test (kuhu olid hõlmatud kõik Tabelis 7 kajastatud mõõtevahendid GNTT ja ennustava töötuse kohta) ei kinnitanud, nagu oleksid erinevaid teooriaid toetanud artiklites kasutatud erinevaid mõõtevahendeid ($p = 0,056$). Statistiliselt oluline erinevus esines vaid selliste artiklite osakaalu suhtes, mis kasutasid ainsa mõõtevahendiga katseisiku raporteeringut (usaldusnivool $p < 0,05$).

Arutelu

Uurimistöös anti ülevaade levinumatest teadvuseteooriatest nagu integreeritud informatsiooni teooria (IIT), globaalse neuronaalse tööruumi teooria (GNTT) ja ennustava töötuse paradigmale põhinev teooria. Analüüsima nimetatud teooriate empiirilist tagapõhja, otsiti empiirilisi artikleid, mis kasutaksid valitud katseparadigmasid ja oleksid aluseks teooriate põhiseisukohtadele, tugineksid oma eeldustes teooria seisukohtadele või interpreteeriksid oma tulemusi teooriate valguses ja neid toetavana. IIT toetuseks leiti 4 artiklit, GNTT toetuseks leiti 41 artiklit ja ennustava töötuse toetuseks 36 artiklit. Üksnes 4 artiklit IIT puhul vaatamata selle teooria laiale tuntusele osutab teooria suhteliselt suurele spekulatiivsusele. Teooriad erinesid artiklites kasutatud katseparadigmade osas: GNTT kasutas valdavalt maskeerimise ja tähelepanu silmapilgutuse paradigmasid, ennustav töötus seevastu ootuste mõju tajule, binokulaarset võistlust (tendentsina) ja mitmetähenduslike kujundeid. Vast ehk väikese liialdusega, sealjuures arvestades silmatorkavalt ebaühtlast paradigmade jaotumist GNTT ja ennustava töötuse vahel, saab tulemuste põhjal öelda, et GNTT on pigem tähelepanu silmapilgutuse ja maskeerimise teooria teadvuse hüpoteetiliste mehhanismide valguses kui et üldine teadvuseteooria; samuti saab öelda, et ennustava töötuse teooria on pigem ootuse-efektide, binokulaarse võistluse ja mitmetähenduslike

kujundite tajumise teooria kui et üldine teadvuseteooria. IIT puhul ei saa väheste empiiriliste artiklite tõttu seaduspärasusi välja tuua.

Uurimise alla tulevate teooriate valiku käigus selgus, et IIT oli kõigist teadvuseteooriatest ülevaateartiklites enim käsitletud. Sellegipoolest leiti käesoleva töö meetodi alusel sellele empiirilist kinnitust kordades vähem kui teistele teooriatele. Oma ülevaates IIT empiirilisest tõestusest viitavad Tsuchiya jt (2016) võimalusele arvutada informatsiooni integreeritust neuronaaletest andmetest. Lisaks siin käsitletud Hauni jt (2017) tööle toovad Tsuchiya jt (2016) veel vaid üksikuid näiteid. Nii eristati Oizumi jt (2016) töös tänu Φ^* arvutamisele teadvusel olekut anesteesiaseisundist, mis küll käesolevas töös metodoloogiliste piirangute tõttu kajastatud ei ole. Lisaks põhineb neuronaalse informatsiooni integreeritusel TMS- ja EEG-põhine meetod „perturbatsiooni keerukuse indeks“ (*perturbational complexity index*, PCI). PCI abil on võimalik eristada farmakoloogiliselt tekitatud teadvuseta olekut teadvusel olekust (Sarasso jt, 2015) ning see on paljulubav hindamaks kliiniliste juhtude nagu vegetatiivses seisundis, minimaalselt teadvusel seisundis või *locked-in* sündroomiga patsientide teadvuseseisundeid (Casali jt, 2013). Sellegipoolest on IIT empiiriline alus tagasihoidlik, ehkki põhjuseks võib ka olla teooria proponentide eelistus selliste katseparadigmade suhtes, mida antud töö ei käsitlenud – näiteks on IIT uurimisel olulisel kohal olnud uni (Massimini jt, 2010; Pigorini jt, 2015; Tononi & Massimini, 2008). Üldisemalt öeldes ning lähtudes sellest, et IIT puhul on teadvuse sisu muutusi mõõtvaid paradigmasid vähe kasutatud, saame käsitleda IIT-d kui pigem teadvuse seisundi kui et teadvuse sisu teooriat.

GNTT osutus palju käsitletud ja kõige rohkem empiiriliste artiklite poolt toetust leidnud teooriaks. Küll tuleb öelda, et GNTT põhiseisukohtades väljendunud ja osaliselt ka empiirilist kinnitust leidnud vaated frontaalalade ja sündmuspotentsiaali P300 komponendi olulisusest on viimatiste uuringute valguses kahtluse alla seatud (Boly jt, 2017; Frässle jt, 2014; Pitts jt, 2012; Pitts, Metzler, jt, 2014; Pitts, Padwal, jt, 2014; Schelonka jt, 2017). Olulist rolli nende avastuste tegemisel on mänginud raporteerimisvaba paradigma kasutamine, mida GNTT-d toetanud artiklites kasutati vaid kahel juhul. Ühes nendest töödest leiavad ka Sergent jt (2021), et P300 ei ole otseselt teadvusliku kogemuse marker, vaid peegeldab raporteerimise vajadusest tulenevaid otsustusprotsesse. Autorid toovad sellest tulenevalt GNTT-sse sisse uuenduse, mille järgi selline varjatud, mitte-raporteeritud teadvustamine on osa globaalse tööruumi alajaotusest nimega „globaalne mänguväljak“ ning vaid ülesandest tingitud otsustusprotsessid teevad mänguväljakust globaalse tööruumi. Sergent jt (2021) leiavad oma tulemustele tuginedes, et

mõned frontaalpiirkonnad võivad teadvusliku kogemuse tekkel rolli mängida ka ilma ülesande või raporteerimiseta, kuid samas tunnistavad autorid, et tegemist võib olla ka mõõteveaga.

Ootuspäraselt kasutasid ennustava töötuse tööd enamasti ootuste mõju tajule uurivat paradigmat – on ju teooria üheks põhiseisukohaks aju loodud ootused ja ennustused, millega sensorset informatsiooni kõrvutatakse. Hohwy ja Seth (2020) sõnastavad teadvuseuringute ühe probleemina subjekti aktiivse tegevuse (*action*) olulisuse eiramise, mis on aga ennustavas töötuses üks oluline meetod ennustusvea minimeerimiseks. Valitud katseparadigmadega seoses uurisid seda vaid Skora jt (2021). Lisaks eristusid ennustava töötuse tööd sellega, et seostasid teadvust ja kehalisi kogemusi nagu tajutud südame löögisagedus. Võrreldes IIT ja GNNTT-ga oli ennustavat töötust toetanud artiklite hulgas rohkem selliseid töid, mis ei kasutanud ajuaktiivsuse mõõtmiseks mõõtevahendeid, vaid tuginesid katseisiku raporteeringule oma tajuelamuste kohta. See võib olla piisav vahend uurimaks ootuste mõju tajule, kuid ei aita selgitada ennustava töötuse neuronaaalseid mehhanisme, mis paistabki olevat teooria üheks puuduseks ja samas ajendab tulevastes uurimustes rohkem kombineerima puht-käitumuslikke ootuse mõju paradigmasid samaaegse ajuprotsesside skaneerimisega.

Marvan ja Havlík (2021) seavad kahtluse alla, kas ennustav töötus on üldse teadvuse uurimiseks sobilik teooria – ennustava töötuse mehhanismid võivad küll teatud teadvuslikele elamustele kaasa aidata, kuid ootuspärasus ei garanteeri stiimuli teadvustamist. Seega võivad ennustava töötuse mehhanismid olla vaid teadvuse eeltingimusteks (*prerequisites of consciousness*) ja olla ebapiisavad seletamiseks teadvusliku kogemuse teket. Sellega haakub uurimistöö leid, et ennustava töötuse uurimiseks on kasutatud (peale ootuste mõju tajule) põhiliselt mitmetähenduslikke stiimuleid ja binokulaarset võistlust, milles ei vastandata mitte teadvuslikku kogemust ja mitte-teadvuslikku sama kogemuse sisu töötlust, vaid üht teadvuslikku kogemust teisest (ühesuguse sensoorse stimulatsiooni korral).

Käesolev uurimistöö on üks kahest autorile teadaolevast tööst, mis süstemaatiliselt analüüsib teadvuseteooriate empiirilist tagapõhja. Yaron jt (2021) koondasid avalikult kättesaadavasse andmebaasi 412 eksperimentaalset tööd, mis interpreteerisid oma tulemusi GNNTT, kõrgema järgu mõtte teooria, IIT või tagasisidestatud töötuse teooria valguses. Autorid kaasasid nii teooriat kinnitavad kui ka sellega vastuolus olevad empiirilised artiklid ning eristasid oma analüüsis selle vahel, kas artiklites pelgalt mainiti teooriaid sissejuhatuses, püstitati teooriatel

põhinevad hüpoteesid või tõlgendati tulemusi teooriate valguses *post hoc*. Lisaks ei piiranud autorid erinevate katseparadigmade kaasamist.

Yaron jt (2021) leidsid, et teooriate üleselt kasutati katseparadigmadest enim stiimuli degradeerimist (*stimulus degradation*), millele järgnesid maskeerimine ja otsene stimuleerimine (nt TMS või intrakraniaalne stimuleerimine). Kõige rohkem uuritud oli sarnaselt siinsele uurimistöole GNNT, ehkki GNNT kohta leidis teistest teooriatest suhteliselt rohkem vasturääkivaid töid. GNNT-d toetanud töödes kasutati enim stiimuli degradeerimist, maskeerimist ja puhkeolekut (*resting state*). IIT kohta leiti ligi 2 korda vähem toetavaid töid, mis erineb uurimistöös leitud ligikaudu kümnekordsest vahest. Samas näidati, et valdav enamus IIT-d toetanud töid kasutasid katseparadigmasid, mida käesolev uurimistöö ei kajastanud: puhkeolek, anesteesia, teadvusehäired, uni, rahustid. Autorid tõid välja, et kui 73% GNNT-d toetanud töödest keskendus teadvuse sisule, siis 79% IIT-d toetanud töödest keskendus teadvuse seisundile. IIT leidis ka teistest töödest rohkem toetust läbi raporteerimisvaba paradigma kasutamise, mis uurimistöös tõenäoliselt otsingumeetodi eripärade tõttu ei kajastunud. Autorid leidsid, et kõikide tööde neuronaalsete leidude koondamisel ilmnes teadvusega seostatud neuronaalsetest korrelaatidest väga ebaühtlane pilt, kuid koondades iga teooriat toetanud artiklite neuronalseid leidusid eraldi, ilmnesid vastavate teooriatega hästi kooskõlas olevad ajuaktiivsuse mustrid. Käesolev uurimistöö seda ei kinnitanud – vähese tööde arvu või analüüsimeetodite puudulikkuse tõttu ei ilmnenud iga teooriat toetanud artiklite põhjal teadvuse neuronaalsetest korrelaatidest selget ja süsteemset ülevaadet, ehkki avaldusid mõned seaduspärad.

Uurimistöö tulemustega võib seostada Franckeni jt (2021) korraldatud uurimust, milles küsitleti teadvuseuuringutega aktiivselt tegelevaid teadlasi seoses teadvuseteaduse arengutega. Uurimuse järgi on teadvuseuurijate hulgas enim toetust leidnud teooria ennustav töötlus (58.7% küsitletutest pidas seda paljutõotavaks), sellele järgneb GNNT (58.0%). IIT leidis toetust 43.4% uurijate seas. Seos võib olla kaksipidiline – teadlased võivad vastavalt oma väljakujunenud eelistustele otsida kinnitust mõnele teooriale, mis seletaks vähemalt osaliselt IIT toetuseks vähem leidunud artikleid. Samas võivad aga teadlaste eelistused põhineda kättesaadaval empiirilisel tõendusmaterjalil, mida näiteks IIT toetuseks on vähem kui GNNT või ennustava töötluse toetuseks.

Käesoleval uurimistööl on ka mõned piirangud. Esiteks, uurimistöö keskendus vaid valitud katseparadigmadele, mistõttu leitud artiklid ei anna täit pilti teooriaid toetavatest empiirilistest töödest. Lisaks sisaldas valiku aluseks olnud Bachmanni jt (2011) sõnastik enamjaolt vaid teadvuse sisuga seotud eksperimentaalseid fenomene, puudutamata teadvuse seisundeid nagu uni, anesteesia, teadvusetus jm. Nagu selgus Yaroni jt (2021) tööst, leidub palju teisi katseparadigmasid, mis on teadvuseuringutes levinud ja mõni teooria ongi rohkem toetust leidnud läbi siin käsitlemata katseparadigmade. Seega saab antud uurimistöö alusel teooriaid võrrelda vaid ainult käsitletud katseparadigmade kasutamise raames. Tasub märkimist, et valitud katseparadigmadest kuue kohta ei õnnestunud leida ühtegi neid kasutanud artiklit. See võib viidata kas uuritavate katseparadigmade ebaõnnestunud valikule või sellele, et teooriad ei põhine piisavalt mitmekesistel, erinevaid meetodeid kasutanud empiirilistel andmetel.

Teiseks, empiiriliste artiklite otsingumeetod jättis ruumi subjektiivsusele. Puudub selgelt määratletav piir, mille järgi artiklite autorid kas interpreteerivad oma tulemusi mõne teadvusetooria valguses või pelgalt mainivad selliste vaadete esinemist kirjanduses. Artiklite valikule lisab ühtsust asjaolu, et töö on üks autor, kes juhendaja abiga artiklite kaasamise üle otsustas, kuid pidades silmas töö korratavust, oleks korrektne täpsustada artiklite kaasamise või väljajätmise kriteeriume. Samuti on võimalik, et tohtu artiklitemassiivi läbitöötamise käigus jäi kahe silma vahele mõni töö, mis kriteeriumide järgi oleks pidanud saama töösse kaasatud. Taaskord lisab tulemustele usaldusväärsus see, et otsingu teostajaks ja artiklite läbitöötajaks oli üks inimene.

Autor teadvustab, et ootuste mõju tajule katseparadigmat kasutanud artiklite otsinguprotsess erines teisi katseparadigmasid kasutanud artiklite otsingust ning erines ka teooriate lõikes. Seetõttu on õigustatud seda paradigmat käsitlevaid andmeid kohelda reservatsioonidega. Samuti võib kõikide võrreldud teooriate analüüsi puhul kriitikana tuua esile induktiivse meetodi põhimõttelise kitsaskoha. Kellegi olles defineerinud luige kui valget veelindu kehtib see teooria luige kohta seni, kuni märgatakse musta luige. Ka käesolevas töös on induktiivse meetodi hõngu. Sellega tahetakse öelda, et sarnase töö puhul on mõeldav teha analüüsi ka teooriale vasturääkivate artiklite valimit kasutades.

Selle töö eesmärgiks ei olnud küsimuse alla seada autorite tõlgendusi (mille puhul esineb küsitavusi isegi sellistes ajakirjades nagu *Nature* rühma ajakirjad või *Science* avaldatud tööde suhtes), vaid süstematiseerida hetkel kättesaadavat informatsiooni teooriate empiirilise

tagapõhja kohta, põhinedes autorite endi interpretatsioonile. Uurimistöös kaasas nii sellised artiklid, millele viidati kui teooriat toetavatele, kui ka artiklid, mis tuginesid oma eeldustes või seostasid tulemusi teatud teadvuseteooriaga. Seega kajastavad uurimistöös tulemused osaliselt teadlaste valmidust enda või teiste tulemusi mingi teooria valguses tõlgendada. Uurimistöös huvitav ja väärtuslik edasiarendus oleks olnud uurida, kuidas tulemused ise, mitte autorite tõlgendus, teooriate põhipostulaatidega haakuvad. Samuti, nagu sai vihjatud eelnevalt, ei kajastatud käesolevas töös artikleid, mis eksplitsiitselt tõlgendasid oma tulemusi uuritavate teooriatega vastuolus olevatena. Nimetatud teemad teeksid teemakäsitluse terviklikumaks ja võiksid olla aluseks tulevastele uurimustele. Kindlasti tuleks analoogilise uurimuse objektiks võtta hetkel vähem kõlapinda leidnud, kuid kiiresti arendatavaid uuemaid teooriaid.

Kokkuvõetult, teadvuseuringuid iseloomustab teooriate rohkus, kuid puudujääk erapooletutest ülevaadetest teooriate empiirilise tagapõhjast. Siinne uurimistöös on üks väheseid, mis seda süstemaatiliselt analüüsib. Enim empiirilist toetust leidis GNTT, sellele järgnes ennustav töötlus ja kõige vähem empiirilist toetust leidis IIT; sealjuures erinesid teooriad üksteisest katseparadigmade kasutamise osas. Tulemused on osaliselt ja üldjoontes kooskõlas Yaroni jt (2021) tööga, ehkki uurimistöös tulemused on piiratud vaid valitud katseparadigmade kasutamise tõttu. Seetõttu ei saa uurimistöös alusel teooriate empiirilist tagapõhja definiitselt võrrelda, kuid sellest hoolimata panustab uurimistöös teadvuseteooriate empiirilise tagapõhja uurimisse ja annab teadvuseteaduse huvilistele kasuliku ülevaate valdkonna hetkeseisust tema kõige tuntumate teooriate valguses.

Kirjanduse loetelu

- Alais, D. (2012). Binocular rivalry: Competition and inhibition in visual perception. *WIREs Cognitive Science*, 3(1), 87–103. <https://doi.org/10.1002/wcs.151>
- Aru, J., & Bachmann, T. (2009). *Tähelepanu ja teadvus*. Tänapäev.
- Aru, J., & Bachmann, T. (2017). Expectation creates something out of nothing: The role of attention in iconic memory reconsidered. *Consciousness and Cognition*, 53, 203–210. <https://doi.org/10.1016/j.concog.2017.06.017>
- Aru, J., Bachmann, T., Singer, W., & Melloni, L. (2012). Distilling the neural correlates of consciousness. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 36(2), 737–746. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2011.12.003>
- Aru, J., Rutiku, R., Wibral, M., Singer, W., & Melloni, L. (2016). Early effects of previous experience on conscious perception. *Neuroscience of Consciousness*, 2016(niw004). <https://doi.org/10.1093/nc/niw004>
- Aru, J., Suzuki, M., Rutiku, R., Larkum, M. E., & Bachmann, T. (2019). Coupling the State and Contents of Consciousness. *Frontiers in Systems Neuroscience*, 13. <https://doi.org/10.3389/fnsys.2019.00043>
- Aru, J., Tulver, K., & Bachmann, T. (2018). It's all in your head: Expectations create illusory perception in a dual-task setup. *Consciousness and Cognition*, 65, 197–208. <https://doi.org/10.1016/j.concog.2018.09.001>
- Avcı, B., & Boduroglu, A. (2021). Contributions of ensemble perception to outlier representation precision. *Attention, Perception, & Psychophysics*, 83(3), 1141–1151. <https://doi.org/10.3758/s13414-021-02270-9>
- Baars, B. J. (1988). *A Cognitive Theory of Consciousness*. Cambridge University Press.
- Babiloni, C., Vecchio, F., Rossi, S., De Capua, A., Bartalini, S., Ulivelli, M., & Rossini, P. M. (2007). Human Ventral Parietal Cortex Plays a Functional Role on Visuospatial

Attention and Primary Consciousness. A Repetitive Transcranial Magnetic Stimulation Study. *Cerebral Cortex*, 17(6), 1486–1492.

<https://doi.org/10.1093/cercor/bhl060>

Bachmann, T., Breitmeyer, B. G., & Ögmen, H. (2011). *The Experimental Phenomena of Consciousness: A Brief Dictionary Revised Edition*. Oxford University Press.

Bachmann, T., & Francis, G. (2014). *Visual masking: Studying perception, attention, and consciousness*. Academic Press, is an imprint of Elsevier.

Banellis, L., Sokoliuk, R., Wild, C. J., Bowman, H., & Cruse, D. (2020). Event-related potentials reflect prediction errors and pop-out during comprehension of degraded speech. *Neuroscience of Consciousness*, 2020(1), niaa022.

<https://doi.org/10.1093/nc/niaa022>

Beck, D. M., Muggleton, N., Walsh, V., & Lavie, N. (2006). Right Parietal Cortex Plays a Critical Role in Change Blindness. *Cerebral Cortex*, 16(5), 712–717.

<https://doi.org/10.1093/cercor/bhj017>

Beck, D. M., Rees, G., Frith, C. D., & Lavie, N. (2001). Neural correlates of change detection and change blindness. *Nature Neuroscience*, 4(6), 645–650.

<https://doi.org/10.1038/88477>

Berkovitch, L., Charles, L., Cul, A. D., Hamdani, N., Delavest, M., Sarrazin, S., Mangin, J.-F., Guevara, P., Ji, E., d'Albis, M.-A., Gaillard, R., Bellivier, F., Poupon, C., Leboyer, M., Tamouza, R., Dehaene, S., & Houenou, J. (2021). Disruption of Conscious Access in Psychosis Is Associated with Altered Structural Brain Connectivity.

Journal of Neuroscience, 41(3), 513–523. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.0945-20.2020>

- Berkovitch, L., Del Cul, A., Maheu, M., & Dehaene, S. (2018). Impaired conscious access and abnormal attentional amplification in schizophrenia. *NeuroImage: Clinical*, 18, 835–848. <https://doi.org/10.1016/j.nicl.2018.03.010>
- Blake, R., & Logothetis, N. K. (2002). Visual competition. *Nature Reviews Neuroscience*, 3(1), 13–21. <https://doi.org/10.1038/nrn701>
- Block, N. (2009). Comparing the major theories of consciousness. In *Ed M. S. Gazzaniga The Cognitive Neurosciences 4th Edn.* Cambridge, MA: MIT press.
- Boly, M., Massimini, M., Tsuchiya, N., Postle, B. R., Koch, C., & Tononi, G. (2017). Are the Neural Correlates of Consciousness in the Front or in the Back of the Cerebral Cortex? Clinical and Neuroimaging Evidence. *The Journal of Neuroscience*, 37(40), 9603–9613. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.3218-16.2017>
- Boly, M., Seth, A. K., Wilke, M., Ingmundson, P., Baars, B., Laureys, S., Edelman, D. B., & Tsuchiya, N. (2013). Consciousness in humans and non-human animals: Recent advances and future directions. *Frontiers in Psychology*, 4. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2013.00625>
- Boonstra, E. A., van Schouwenburg, M. R., Seth, A. K., Bauer, M., Zantvoord, J. B., Kemper, E. M., Lansink, C. S., & Slagter, H. A. (2020). Conscious perception and the modulatory role of dopamine: No effect of the dopamine D2 agonist cabergoline on visual masking, the attentional blink, and probabilistic discrimination. *Psychopharmacology*, 237(9), 2855–2872. <https://doi.org/10.1007/s00213-020-05579-9>
- Brancucci, A., & Tommasi, L. (2011). “Binaural rivalry”: Dichotic listening as a tool for the investigation of the neural correlate of consciousness. *Brain and Cognition*, 76(2), 218–224. <https://doi.org/10.1016/j.bandc.2011.02.007>

- Breitmeyer, B. G., & Öğmen, H. (2000). Recent models and findings in visual backward masking: A comparison, review, and update. *Perception & Psychophysics*, 62(8), 1572–1595. <https://doi.org/10.3758/BF03212157>
- Breitmeyer, B. G., & Öğmen, H. (2006). *Visual masking: Time slices through conscious and unconscious vision, 2nd ed* (pp. xi, 370). Oxford University Press.
<https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780198530671.001.0001>
- Brown, A. S. (1991). A review of the tip-of-the-tongue experience. *Psychological Bulletin*, 109(2), 204–223. <https://doi.org/10.1037/0033-2909.109.2.204>
- Brown, A. S. (2012). *The tip of the tongue state*. Psychology Press.
- Carmel, D., Walsh, V., Lavie, N., & Rees, G. (2010). Right parietal TMS shortens dominance durations in binocular rivalry. *Current Biology*, 20(18), R799–R800.
<https://doi.org/10.1016/j.cub.2010.07.036>
- Casali, A. G., Gosseries, O., Rosanova, M., Boly, M., Sarasso, S., Casali, K. R., Casarotto, S., Bruno, M.-A., Laureys, S., Tononi, G., & Massimini, M. (2013). A Theoretically Based Index of Consciousness Independent of Sensory Processing and Behavior. *Science Translational Medicine*. <https://doi.org/10.1126/scitranslmed.3006294>
- Chalmers, D. J. (1995). Facing up to the problem of consciousness. *Journal of Consciousness Studies*, 2(3), 200–219.
- Christensen, M. S., Ramsøy, T. Z., Lund, T. E., Madsen, K. H., & Rowe, J. B. (2006). An fMRI study of the neural correlates of graded visual perception. *NeuroImage*, 31(4), 1711–1725. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2006.02.023>
- Cohen, M. A., Cavanagh, P., Chun, M. M., & Nakayama, K. (2012). The attentional requirements of consciousness. *Trends in Cognitive Sciences*, 16(8), 411–417.
<https://doi.org/10.1016/j.tics.2012.06.013>

- Corcoran, A. W., Macefield, V. G., & Hohwy, J. (2021). Be still my heart: Cardiac regulation as a mode of uncertainty reduction. *Psychonomic Bulletin & Review*, 28(4), 1211–1223. <https://doi.org/10.3758/s13423-021-01888-y>
- Cowey, A., & Walsh, V. (2000). Magnetically induced phosphenes in sighted, blind and blindsighted observers: *NeuroReport*, 11(14), 3269–3273. <https://doi.org/10.1097/00001756-200009280-00044>
- Davidson, M. J., Graafsma, I. L., Tsuchiya, N., & van Boxtel, J. (2020). A multiple-response frequency-tagging paradigm measures graded changes in consciousness during perceptual filling-in. *Neuroscience of Consciousness*, 2020(niaa002). <https://doi.org/10.1093/nc/niaa002>
- Davidson, M. J., Graafsma, I., Tsuchiya, N., & Boxtel, J. van. (2019). Measuring graded changes in consciousness through multi-target filling-in. *BioRxiv*, 499517. <https://doi.org/10.1101/499517>
- de Lange, F. P., Heilbron, M., & Kok, P. (2018). How Do Expectations Shape Perception? *Trends in Cognitive Sciences*, 22(9), 764–779. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2018.06.002>
- Dehaene, S., Artiges, E., Naccache, L., Martelli, C., Viard, A., Schürhoff, F., Recasens, C., Martinot, M. L. P., Leboyer, M., & Martinot, J.-L. (2003). Conscious and subliminal conflicts in normal subjects and patients with schizophrenia: The role of the anterior cingulate. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 100(23), 13722–13727. <https://doi.org/10.1073/pnas.2235214100>
- Dehaene, S., & Changeux, J.-P. (2011). Experimental and Theoretical Approaches to Conscious Processing. *Neuron*, 70(2), 200–227. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2011.03.018>

Dehaene, S., & Naccache, L. (2001). Towards a cognitive neuroscience of consciousness:

Basic evidence and a workspace framework. *Cognition*, 79(1–2), 1–37.

[https://doi.org/10.1016/s0010-0277\(00\)00123-2](https://doi.org/10.1016/s0010-0277(00)00123-2)

Dehaene, S., Naccache, L., Cohen, L., Bihan, D. L., Mangin, J.-F., Poline, J.-B., & Rivière,

D. (2001). Cerebral mechanisms of word masking and unconscious repetition priming. *Nature Neuroscience*, 4(7), 752–758. <https://doi.org/10.1038/89551>

Del Cul, A., Baillet, S., & Dehaene, S. (2007). Brain Dynamics Underlying the Nonlinear

Threshold for Access to Consciousness. *PLoS Biology*, 5(10), e260.

<https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0050260>

Del Cul, A., Dehaene, S., & Leboyer, M. (2006). Preserved subliminal processing and

impaired conscious access in schizophrenia. *Archives of General Psychiatry*, 63(12), 1313–1323. <https://doi.org/10.1001/archpsyc.63.12.1313>

Del Cul, A., Dehaene, S., Reyes, P., Bravo, E., & Slachevsky, A. (2009). Causal role of

prefrontal cortex in the threshold for access to consciousness. *Brain*, 132(9), 2531–2540. <https://doi.org/10.1093/brain/awp111>

Denison, R., Piazza, E., & Silver, M. (2011). Predictive context influences perceptual

selection during binocular rivalry. *Frontiers in Human Neuroscience*, 5, 166.

<https://doi.org/10.3389/fnhum.2011.00166>

Dijkstra, N., Ambrogioni, L., Vidaurre, D., & van Gerven, M. (2020). Neural dynamics of

perceptual inference and its reversal during imagery. *ELife*, 9, e53588.

<https://doi.org/10.7554/eLife.53588>

Doerig, A., Schurger, A., & Herzog, M. H. (2021). Hard criteria for empirical theories of

consciousness. *Cognitive Neuroscience*, 12(2), 41–62.

<https://doi.org/10.1080/17588928.2020.1772214>

- Feinstein, J. S., Stein, M. B., Castillo, G. N., & Paulus, M. P. (2004). From sensory processes to conscious perception. *Consciousness and Cognition: An International Journal*, *13*(2), 323–335. <https://doi.org/10.1016/j.concog.2003.10.004>
- Finoia, P., Mitchell, D. J., Hauk, O., Beste, C., Pizzella, V., & Duncan, J. (2015). Concurrent brain responses to separate auditory and visual targets. *Journal of Neurophysiology*, *114*(2), 1239–1247. <https://doi.org/10.1152/jn.01050.2014>
- Fisch, L., Privman, E., Ramot, M., Harel, M., Nir, Y., Kipervasser, S., Andelman, F., Neufeld, M. Y., Kramer, U., Fried, I., & Malach, R. (2009). Neural “Ignition”: Enhanced Activation Linked to Perceptual Awareness in Human Ventral Stream Visual Cortex. *Neuron*, *64*(4), 562–574. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2009.11.001>
- Francken, J., Beerendonk, L., Molenaar, D., Fahrenfort, J., Kiverstein, J., Seth, A., & Gaal, S. van. (2021). *An academic survey on theoretical foundations, common assumptions and the current state of the field of consciousness science*. PsyArXiv. <https://doi.org/10.31234/osf.io/8mbsk>
- Frässle, S., Sommer, J., Jansen, A., Naber, M., & Einhäuser, W. (2014). Binocular rivalry: Frontal activity relates to introspection and action but not to perception. *The Journal of Neuroscience: The Official Journal of the Society for Neuroscience*, *34*(5), 1738–1747. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.4403-13.2014>
- Friston, K. (2010). The free-energy principle: A unified brain theory? *Nature Reviews Neuroscience*, *11*(2), 127–138. <https://doi.org/10.1038/nrn2787>
- Friston, K., Kilner, J., & Harrison, L. (2006). A free energy principle for the brain. *Journal of Physiology-Paris*, *100*(1), 70–87. <https://doi.org/10.1016/j.jphysparis.2006.10.001>
- Gaillard, R., Dehaene, S., Adam, C., Clémenceau, S., Hasboun, D., Baulac, M., Cohen, L., & Naccache, L. (2009). Converging Intracranial Markers of Conscious Access. *PLoS Biology*, *7*(3), e1000061. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1000061>

- Gallace, A., & Spence, C. (2008). The cognitive and neural correlates of “tactile consciousness”: A multisensory perspective. *Consciousness and Cognition*, *17*(1), 370–407. <https://doi.org/10.1016/j.concog.2007.01.005>
- Graziano, M. S. A., Guterstam, A., Bio, B. J., & Wilterson, A. I. (2020). Toward a standard model of consciousness: Reconciling the attention schema, global workspace, higher-order thought, and illusionist theories. *Cognitive Neuropsychology*, *37*(3–4), 155–172. <https://doi.org/10.1080/02643294.2019.1670630>
- Gross, J., Schmitz, F., Schnitzler, I., Kessler, K., Shapiro, K., Hommel, B., & Schnitzler, A. (2004). Modulation of long-range neural synchrony reflects temporal limitations of visual attention in humans. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *101*(35), 13050–13055. <https://doi.org/10.1073/pnas.0404944101>
- Han, S. W., & Marois, R. (2013). Dissociation between process-based and data-based limitations for conscious perception in the human brain. *NeuroImage*, *64*, 399–406. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2012.09.016>
- Hardstone, R., Zhu, M., Flinker, A., Melloni, L., Devore, S., Friedman, D., Dugan, P., Doyle, W. K., Devinsky, O., & He, B. J. (2021). Long-term priors influence visual perception through recruitment of long-range feedback. *Nature Communications*, *12*(1), 6288. <https://doi.org/10.1038/s41467-021-26544-w>
- Haun, A. M., Oizumi, M., Kovach, C. K., Kawasaki, H., Oya, H., Howard, M. A., Adolphs, R., & Tsuchiya, N. (2017). Conscious Perception as Integrated Information Patterns in Human Electroencephalography. *ENeuro*, *4*(5), ENEURO.0085-17.2017. <https://doi.org/10.1523/ENeuro.0085-17.2017>

- Havlík, M., Kozáková, E., & Horáček, J. (2017). Why and How. The Future of the Central Questions of Consciousness. *Frontiers in Psychology, 8*.
<https://doi.org/10.3389/fpsyg.2017.01797>
- Haynes, J.-D., Driver, J., & Rees, G. (2005). Visibility reflects dynamic changes of effective connectivity between V1 and fusiform cortex. *Neuron, 46*(5), 811–821.
<https://doi.org/10.1016/j.neuron.2005.05.012>
- Heilbron, M., Richter, D., Ekman, M., Hagoort, P., & de Lange, F. P. (2020). Word contexts enhance the neural representation of individual letters in early visual cortex. *Nature Communications, 11*(1), 321. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-13996-4>
- Hohwy, J. (2020). New directions in predictive processing. *Mind & Language, 35*(2), 209–223. <https://doi.org/10.1111/mila.12281>
- Hohwy, J., & Seth, A. (2020a). Predictive processing as a systematic basis for identifying the neural correlates of consciousness. *Philosophy and the Mind Sciences, 1*(II).
<https://doi.org/10.33735/phimisci.2020.II.64>
- Hohwy, J., & Seth, A. (2020b). Predictive processing as a systematic basis for identifying the neural correlates of consciousness. *Philosophy and the Mind Sciences, 1*(II), Article II. <https://doi.org/10.33735/phimisci.2020.II.64>
- Hutchinson, B. T. (2019). Toward a theory of consciousness: A review of the neural correlates of inattentional blindness. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews, 104*, 87–99. Scopus. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2019.06.003>
- Jackson-Nielsen, M., Cohen, M. A., & Pitts, M. A. (2017). Perception of ensemble statistics requires attention. *Consciousness and Cognition, 48*, 149–160.
<https://doi.org/10.1016/j.concog.2016.11.007>

- Jensen, M. S., Yao, R., Street, W. N., & Simons, D. J. (2011). Change blindness and inattention blindness. *WIREs Cognitive Science*, 2(5), 529–546.
<https://doi.org/10.1002/wcs.130>
- Johansson, G. (1973). Visual perception of biological motion and a model for its analysis. *Perception & Psychophysics*, 14(2), 201–211. <https://doi.org/10.3758/BF03212378>
- Kihara, K., Ikeda, T., Matsuyoshi, D., Hirose, N., Mima, T., Fukuyama, H., & Osaka, N. (2011). Differential Contributions of the Intraparietal Sulcus and the Inferior Parietal Lobe to Attentional Blink: Evidence from Transcranial Magnetic Stimulation. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 23(1), 247–256. <https://doi.org/10.1162/jocn.2010.21426>
- Kim, C.-Y., & Blake, R. (2005). Psychophysical magic: Rendering the visible “invisible.” *Trends in Cognitive Sciences*, 9(8), 381–388.
<https://doi.org/10.1016/j.tics.2005.06.012>
- Koch, C., & Crick, F. (1990). Towards a Neurobiological Theory of Consciousness. *Seminars in the Neurosciences*, 2, 263–275.
- Koch, C., Massimini, M., Boly, M., & Tononi, G. (2016). Neural correlates of consciousness: Progress and problems. *Nature Reviews Neuroscience*, 17(5), 307–321.
<https://doi.org/10.1038/nrn.2016.22>
- Kok, P., Rait, L. I., & Turk-Browne, N. B. (2020). Content-based Dissociation of Hippocampal Involvement in Prediction. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 32(3), 527–545. https://doi.org/10.1162/jocn_a_01509
- Kornmeier, J., & Bach, M. (2012). Ambiguous Figures – What Happens in the Brain When Perception Changes But Not the Stimulus. *Frontiers in Human Neuroscience*, 6.
<https://doi.org/10.3389/fnhum.2012.00051>

- Krancioch, C., Debener, S., Schwarzbach, J., Goebel, R., & Engel, A. K. (2005). Neural correlates of conscious perception in the attentional blink. *NeuroImage*, *24*(3), 704–714. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2004.09.024>
- Lamy, D., Carmel, T., & Peremen, Z. (2017). Prior conscious experience enhances conscious perception but does not affect response priming☆. *Cognition*, *160*, 62–81. <https://doi.org/10.1016/j.cognition.2016.12.009>
- Lamy, D., Salti, M., & Bar-Haim, Y. (2009). Neural Correlates of Subjective Awareness and Unconscious Processing: An ERP Study. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *21*(7), 1435–1446. <https://doi.org/10.1162/jocn.2009.21064>
- Lasaponara, S., Dragone, A., Lecce, F., Di Russo, F., & Doricchi, F. (2015). The “serendipitous brain”: Low expectancy and timing uncertainty of conscious events improve awareness of unconscious ones (evidence from the Attentional Blink). *Cortex*, *71*, 15–33. <https://doi.org/10.1016/j.cortex.2015.05.029>
- Lasaponara, S., Pinto, M., Pellegrino, M., Caratelli, L., Rossi-Arnaud, C., Cestari, V., Costanzi, M., & Doricchi, F. (2020). Spatial uncertainty improves the distribution of visual attention and the availability of sensory information for conscious report. *Experimental Brain Research*, *238*(9), 2031–2040. <https://doi.org/10.1007/s00221-020-05862-3>
- Lau, H., & Michel, M. (2019). *A socio-historical take on the meta-problem of consciousness* [Preprint]. PsyArXiv. <https://doi.org/10.31234/osf.io/ut8zq>
- LeDoux, J. E., Michel, M., & Lau, H. (2020). A little history goes a long way toward understanding why we study consciousness the way we do today. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *117*(13), 6976–6984. <https://doi.org/10.1073/pnas.1921623117>

- Leopold, D. A., & Logothetis, N. K. (1996). Activity changes in early visual cortex reflect monkeys' percepts during binocular rivalry. *Nature*, *379*(6565), 549–553.
<https://doi.org/10.1038/379549a0>
- Leopold, D. A., & Logothetis, N. K. (1999). Multistable phenomena: Changing views in perception. *Trends in Cognitive Sciences*, *3*(7), 254–264.
[https://doi.org/10.1016/S1364-6613\(99\)01332-7](https://doi.org/10.1016/S1364-6613(99)01332-7)
- Levine, J. (1983). Materialism and Qualia: The Explanatory Gap. *Pacific Philosophical Quarterly*, *64*(4), 354–361. <https://doi.org/10.1111/j.1468-0114.1983.tb00207.x>
- Long, G. M., & Toppino, T. C. (2004). Enduring Interest in Perceptual Ambiguity: Alternating Views of Reversible Figures. *Psychological Bulletin*, *130*(5), 748–768.
<https://doi.org/10.1037/0033-2909.130.5.748>
- Loued-Khenissi, L., Pfeuffer, A., Einhäuser, W., & Preussner, K. (2020). Anterior insula reflects surprise in value-based decision-making and perception. *NeuroImage*, *210*, 116549. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2020.116549>
- Luo, C., VanRullen, R., & Alamia, A. (2021). Conscious perception and perceptual echoes: A binocular rivalry study. *Neuroscience of Consciousness*, *2021*(1), niab007.
<https://doi.org/10.1093/nc/niab007>
- MacLean, M. H., & Arnell, K. M. (2012). A conceptual and methodological framework for measuring and modulating the attentional blink. *Attention, Perception, & Psychophysics*, *74*(6), 1080–1097. <https://doi.org/10.3758/s13414-012-0338-4>
- Malekshahi, R., Seth, A., Papanikolaou, A., Mathews, Z., Birbaumer, N., Verschure, P. F. M. J., & Caria, A. (2016). Differential neural mechanisms for early and late prediction error detection. *Scientific Reports*, *6*(1), 24350. <https://doi.org/10.1038/srep24350>

- Marois, R., Yi, D.-J., & Chun, M. M. (2004). The Neural Fate of Consciously Perceived and Missed Events in the Attentional Blink. *Neuron*, *41*(3), 465–472.
[https://doi.org/10.1016/S0896-6273\(04\)00012-1](https://doi.org/10.1016/S0896-6273(04)00012-1)
- Marti, S., Sigman, M., & Dehaene, S. (2012). A shared cortical bottleneck underlying Attentional Blink and Psychological Refractory Period. *NeuroImage*, *59*(3), 2883–2898. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2011.09.063>
- Marvan, T., & Havlík, M. (2021). Is predictive processing a theory of perceptual consciousness? *New Ideas in Psychology*, *61*, 100837.
<https://doi.org/10.1016/j.newideapsych.2020.100837>
- Mashour, G. A., Roelfsema, P., Changeux, J.-P., & Dehaene, S. (2020). Conscious Processing and the Global Neuronal Workspace Hypothesis. *Neuron*, *105*(5), 776–798. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2020.01.026>
- Massimini, M., Ferrarelli, F., Murphy, M., Huber, R., Riedner, B., Casarotto, S., & Tononi, G. (2010). Cortical reactivity and effective connectivity during REM sleep in humans. *Cognitive Neuroscience*, *1*(3), 176–183. <https://doi.org/10.1080/17588921003731578>
- Mazzi, C., Mancini, F., & Savazzi, S. (2014). Can IPS reach visual awareness without V1? Evidence from TMS in healthy subjects and hemianopic patients. *Neuropsychologia*, *64*, 134–144. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2014.09.026>
- Megumi, F., Bahrami, B., Kanai, R., & Rees, G. (2015). Brain activity dynamics in human parietal regions during spontaneous switches in bistable perception. *NeuroImage*, *107*, 190–197. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2014.12.018>
- Meijs, E. L., Slagter, H. A., de Lange, F. P., & van Gaal, S. (2018). Dynamic Interactions between Top–Down Expectations and Conscious Awareness. *The Journal of Neuroscience*, *38*(9), 2318–2327. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1952-17.2017>

Melloni, L., Schwiedrzik, C. M., Muller, N., Rodriguez, E., & Singer, W. (2011).

Expectations Change the Signatures and Timing of Electrophysiological Correlates of Perceptual Awareness. *Journal of Neuroscience*, *31*(4), 1386–1396.

<https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.4570-10.2011>

Michel, M., Beck, D., Block, N., Blumenfeld, H., Brown, R., Carmel, D., Carrasco, M.,

Chirimuuta, M., Chun, M., Cleeremans, A., Dehaene, S., Fleming, S. M., Frith, C.,

Haggard, P., He, B. J., Heyes, C., Goodale, M. A., Irvine, L., Kawato, M., ...

Yoshida, M. (2019). Opportunities and challenges for a maturing science of consciousness. *Nature Human Behaviour*, *3*(2), 104–107.

<https://doi.org/10.1038/s41562-019-0531-8>

Modolo, J., Hassan, M., Ruffini, G., & Legros, A. (2020). Probing the circuits of conscious perception with magnetophosphenes. *Journal of Neural Engineering*, *17*(3), 036034.

<https://doi.org/10.1088/1741-2552/ab97f7>

Neri, P., Morrone, M. C., & Burr, D. C. (1998). Seeing biological motion. *Nature*, *395*(6705),

894–896. <https://doi.org/10.1038/27661>

Oizumi, M., Amari, S., Yanagawa, T., Fujii, N., & Tsuchiya, N. (2016). Measuring Integrated

Information from the Decoding Perspective. *PLOS Computational Biology*, *12*(1),

e1004654. <https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1004654>

Panagiotaropoulos, T. I., Deco, G., Kapoor, V., & Logothetis, N. K. (2012). Neuronal

Discharges and Gamma Oscillations Explicitly Reflect Visual Consciousness in the Lateral Prefrontal Cortex. *Neuron*, *74*(5), 924–935.

<https://doi.org/10.1016/j.neuron.2012.04.013>

Pápai, M. S., & Soto-Faraco, S. (2017). Sounds can boost the awareness of visual events through attention without cross-modal integration. *Scientific Reports*, *7*(1), 41684.

<https://doi.org/10.1038/srep41684>

- Pessoa, L., & Ungerleider, L. G. (2004). Neural Correlates of Change Detection and Change Blindness in a Working Memory Task. *Cerebral Cortex*, *14*(5), 511–520.
<https://doi.org/10.1093/cercor/bhh013>
- Pigorini, A., Sarasso, S., Proserpio, P., Szymanski, C., Arnulfo, G., Casarotto, S., Fecchio, M., Rosanova, M., Mariotti, M., Lo Russo, G., Palva, J. M., Nobili, L., & Massimini, M. (2015). Bistability breaks-off deterministic responses to intracortical stimulation during non-REM sleep. *NeuroImage*, *112*, 105–113.
<https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2015.02.056>
- Pitts, M. A., Martínez, A., & Hillyard, S. A. (2012). Visual processing of contour patterns under conditions of inattention blindness. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *24*(2), 287–303. https://doi.org/10.1162/jocn_a_00111
- Pitts, M. A., Metzler, S., & Hillyard, S. A. (2014). Isolating neural correlates of conscious perception from neural correlates of reporting one's perception. *Frontiers in Psychology*, *5*. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2014.01078>
- Pitts, M. A., Padwal, J., Fennelly, D., Martínez, A., & Hillyard, S. A. (2014). Gamma band activity and the P3 reflect post-perceptual processes, not visual awareness. *NeuroImage*, *101*, 337–350. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2014.07.024>
- Ramsøy, T. Z., & Overgaard, M. (2004). Introspection and subliminal perception. *Phenomenology and the Cognitive Sciences*, *3*(1), 1–23.
<https://doi.org/10.1023/B:PHEN.0000041900.30172.e8>
- Rao, R. P. N., & Ballard, D. H. (1999). Predictive coding in the visual cortex: A functional interpretation of some extra-classical receptive-field effects. *Nature Neuroscience*, *2*(1), 79–87. <https://doi.org/10.1038/4580>
- Rassi, E., Wutz, A., Müller-Voggel, N., & Weisz, N. (2019). Prestimulus feedback connectivity biases the content of visual experiences. *Proceedings of the National*

Academy of Sciences, 116(32), 16056–16061.

<https://doi.org/10.1073/pnas.1817317116>

- Reichert, C., Fendrich, R., Bernarding, J., Tempelmann, C., Hinrichs, H., & Rieger, J. W. (2014). Online tracking of the contents of conscious perception using real-time fMRI. *Frontiers in Neuroscience*, 8, 116. <https://doi.org/10.3389/fnins.2014.00116>
- Reuter, F., Del Cul, A., Audoin, B., Malikova, I., Naccache, L., Ranjeva, J. P., Lyon-Caen, O., Ali Chérif, A., Cohen, L., Dehaene, S., & Pelletier, J. (2007). Intact subliminal processing and delayed conscious access in multiple sclerosis. *Neuropsychologia*, 45(12), 2683–2691. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2007.04.010>
- Reuter, F., Del Cul, A., Malikova, I., Naccache, L., Confort-Gouny, S., Cohen, L., Cherif, A. A., Cozzone, P. J., Pelletier, J., Ranjeva, J.-P., Dehaene, S., & Audoin, B. (2009). White matter damage impairs access to consciousness in multiple sclerosis. *NeuroImage*, 44(2), 590–599. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2008.08.024>
- Russo, E., & De Pascalis, V. (2016). Individual variability in perceptual switching behaviour is associated with reversal-related EEG modulations. *Clinical Neurophysiology*, 127(1), 479–489. <https://doi.org/10.1016/j.clinph.2015.06.003>
- Salomon, R., Ronchi, R., Dönz, J., Bello-Ruiz, J., Herbelin, B., Faivre, N., Schaller, K., & Blanke, O. (2018). Insula mediates heartbeat related effects on visual consciousness. *Cortex*, 101, 87–95. <https://doi.org/10.1016/j.cortex.2018.01.005>
- Salomon, R., Ronchi, R., Dönz, J., Bello-Ruiz, J., Herbelin, B., Martet, R., Faivre, N., Schaller, K., & Blanke, O. (2016). The Insula Mediates Access to Awareness of Visual Stimuli Presented Synchronously to the Heartbeat. *Journal of Neuroscience*, 36(18), 5115–5127. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.4262-15.2016>

- Salti, M., Monto, S., Charles, L., King, J.-R., Parkkonen, L., & Dehaene, S. (2015). Distinct cortical codes and temporal dynamics for conscious and unconscious percepts. *ELife*, 4. <https://doi.org/10.7554/eLife.05652>
- Sandberg, K., Barnes, G. R., Bahrami, B., Kanai, R., Overgaard, M., & Rees, G. (2014). Distinct MEG correlates of conscious experience, perceptual reversals and stabilization during binocular rivalry. *NeuroImage*, 100, 161–175. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2014.06.023>
- Sarasso, S., Boly, M., Napolitani, M., Gosseries, O., Charland-Verville, V., Casarotto, S., Rosanova, M., Casali, A. G., Brichant, J.-F., Boveroux, P., Rex, S., Tononi, G., Laureys, S., & Massimini, M. (2015). Consciousness and Complexity during Unresponsiveness Induced by Propofol, Xenon, and Ketamine. *Current Biology*, 25(23), 3099–3105. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2015.10.014>
- Schelonka, K., Grauly, C., Canseco-Gonzalez, E., & Pitts, M. A. (2017). ERP signatures of conscious and unconscious word and letter perception in an inattention blindness paradigm. *Consciousness and Cognition*, 54, 56–71. <https://doi.org/10.1016/j.concog.2017.04.009>
- Schmack, K., Schnack, A., Priller, J., & Sterzer, P. (2015). Perceptual instability in schizophrenia: Probing predictive coding accounts of delusions with ambiguous stimuli. *Schizophrenia Research: Cognition*, 2(2), 72–77. <https://doi.org/10.1016/j.scog.2015.03.005>
- Sergent, C., Baillet, S., & Dehaene, S. (2005). Timing of the brain events underlying access to consciousness during the attentional blink. *Nature Neuroscience*, 8(10), 1391–1400. <https://doi.org/10.1038/nn1549>
- Sergent, C., Corazzol, M., Labouret, G., Stockart, F., Wexler, M., King, J.-R., Meyniel, F., & Pressnitzer, D. (2021). Bifurcation in brain dynamics reveals a signature of conscious

- processing independent of report. *Nature Communications*, *12*(1), 1149.
<https://doi.org/10.1038/s41467-021-21393-z>
- Sergent, C., & Dehaene, S. (2004). Is Consciousness a Gradual Phenomenon?: Evidence for an All-or-None Bifurcation During the Attentional Blink. *Psychological Science*, *15*(11), 720–728. <https://doi.org/10.1111/j.0956-7976.2004.00748.x>
- Seth, A. K. (2018). Consciousness: The last 50 years (and the next). *Brain and Neuroscience Advances*, *2*, 2398212818816019. <https://doi.org/10.1177/2398212818816019>
- Seth, A. K., & Hohwy, J. (2021). Predictive processing as an empirical theory for consciousness science. *Cognitive Neuroscience*, *12*(2), 89–90.
<https://doi.org/10.1080/17588928.2020.1838467>
- Sheinberg, D. L., & Logothetis, N. K. (1997). The role of temporal cortical areas in perceptual organization. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *94*(7), 3408–3413. <https://doi.org/10.1073/pnas.94.7.3408>
- Shen, L., Han, B., Chen, L., & Chen, Q. (2019). Perceptual inference employs intrinsic alpha frequency to resolve perceptual ambiguity. *PLOS Biology*, *17*(3), e3000025.
<https://doi.org/10.1371/journal.pbio.3000025>
- Siclari, F., Baird, B., Perogamvros, L., Bernardi, G., LaRocque, J. J., Riedner, B., Boly, M., Postle, B. R., & Tononi, G. (2017). The neural correlates of dreaming. *Nature Neuroscience*, *20*(6), 872–878. <https://doi.org/10.1038/nn.4545>
- Skora, L. I., Seth, A. K., & Scott, R. B. (2021). Sensorimotor predictions shape reported conscious visual experience in a breaking continuous flash suppression task. *Neuroscience of Consciousness*, *2021*(1). <https://doi.org/10.1093/nc/niab003>
- Stein, T., & Peelen, M. V. (2015). Content-specific expectations enhance stimulus detectability by increasing perceptual sensitivity. *Journal of Experimental Psychology: General*, *144*(6), 1089–1104. <https://doi.org/10.1037/xge0000109>

- Taal, T., & Bachmann, T. (2020). Suggestibility is not correlated with normal perceptual hallucinations, but is negatively correlated with perceptual discrimination. *Trames*, 24(4), 505–518. *Trames Journal of the Humanities and Social Sciences*, 24, 505–518. <https://doi.org/10.3176/tr.2020.4.02>
- Taylor, P. C. J., Walsh, V., & Eimer, M. (2010). The neural signature of phosphene perception. *Human Brain Mapping*, 31(9), 1408–1417. <https://doi.org/10.1002/hbm.20941>
- Thompson, J., & Parasuraman, R. (2012). Attention, biological motion, and action recognition. *NeuroImage*, 59(1), 4–13. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2011.05.044>
- Tononi, G. (2004). An information integration theory of consciousness. *BMC Neuroscience*, 5(1), 42. <https://doi.org/10.1186/1471-2202-5-42>
- Tononi, G., Boly, M., Massimini, M., & Koch, C. (2016). Integrated information theory: From consciousness to its physical substrate. *Nature Reviews Neuroscience*, 17(7), 450–461. <https://doi.org/10.1038/nrn.2016.44>
- Tononi, G., & Koch, C. (2015). Consciousness: Here, there and everywhere? *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 370(1668). <https://doi.org/10.1098/rstb.2014.0167>
- Tononi, G., & Massimini, M. (2008). Why does consciousness fade in early sleep? *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1129, 330–334. <https://doi.org/10.1196/annals.1417.024>
- Tsuchiya, N., Haun, A., Cohen, D., & Oizumi, M. (2016). Empirical tests of the integrated information theory of consciousness. In *The return of consciousness: A new science on old questions* (pp. 349–374). Axel and Margaret Ax:son Johnson Foundation.

- Tsuchiya, N., & Koch, C. (2005). Continuous flash suppression reduces negative afterimages. *Nature Neuroscience*, 8(8), 1096–1101. <https://doi.org/10.1038/nm1500>
- Tulver, K., Aru, J., Rutiku, R., & Bachmann, T. (2019). Individual differences in the effects of priors on perception: A multi-paradigm approach. *Cognition*, 187, 167–177. <https://doi.org/10.1016/j.cognition.2019.03.008>
- Vetik, S., Tulver, K., Lints, D., & Bachmann, T. (2020). Among the Two Kinds of Metacognitive Evaluation, Only One Is Predictive of Illusory Object Perception. *Perception*, 49(10), 1043–1056. <https://doi.org/10.1177/0301006620954322>
- Vetter, P., Grosbras, M.-H., & Muckli, L. (2015). TMS Over V5 Disrupts Motion Prediction. *Cerebral Cortex*, 25(4), 1052–1059. <https://doi.org/10.1093/cercor/bht297>
- Vetter, P., Sanders, L. L. O., & Muckli, L. (2014). Dissociation of Prediction from Conscious Perception. *Perception*, 43(10), 1107–1113. <https://doi.org/10.1068/p7766>
- Vogel, E. K., Luck, S. J., & Shapiro, K. L. (1998). Electrophysiological evidence for a postperceptual locus of suppression during the attentional blink. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 24(6), 1656–1674. <https://doi.org/10.1037/0096-1523.24.6.1656>
- Vugt, B. van, Dagnino, B., Vartak, D., Safaai, H., Panzeri, S., Dehaene, S., & Roelfsema, P. R. (2018). The threshold for conscious report: Signal loss and response bias in visual and frontal cortex. *Science*, 360(6388), 537–542. <https://doi.org/10.1126/science.aar7186>
- Walsh, K. S., McGovern, D. P., Clark, A., & O'Connell, R. G. (2020). Evaluating the neurophysiological evidence for predictive processing as a model of perception. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1464(1), 242–268. <https://doi.org/10.1111/nyas.14321>

- Wang, M., Arteaga, D., & He, B. J. (2013). Brain mechanisms for simple perception and bistable perception. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *110*(35), E3350–E3359. <https://doi.org/10.1073/pnas.1221945110>
- Ward, E. J., Bear, A., & Scholl, B. J. (2016). Can you perceive ensembles without perceiving individuals?: The role of statistical perception in determining whether awareness overflows access. *Cognition*, *152*, 78–86. <https://doi.org/10.1016/j.cognition.2016.01.010>
- Weil, R. S., Kilner, J. M., Haynes, J. D., & Rees, G. (2007). Neural correlates of perceptual filling-in of an artificial scotoma in humans. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *104*(12), 5211–5216. <https://doi.org/10.1073/pnas.0609294104>
- Weil, R. S., & Rees, G. (2011). A new taxonomy for perceptual filling-in. *Brain Research Reviews*, *67*(1), 40–55. <https://doi.org/10.1016/j.brainresrev.2010.10.004>
- Weilhammer, V. A., Sterzer, P., & Hesselmann, G. (2016). Perceptual Stability of the Lissajous Figure Is Modulated by the Speed of Illusory Rotation. *PLOS ONE*, *11*(8), e0160772. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0160772>
- Weilhammer, V., Chikermane, M., & Sterzer, P. (2021). Bistable perception alternates between internal and external modes of sensory processing. *IScience*, *24*(3), 102234. <https://doi.org/10.1016/j.isci.2021.102234>
- Weilhammer, V., Fritsch, M., Chikermane, M., Eckert, A.-L., Kanthak, K., Stuke, H., Kaminski, J., & Sterzer, P. (2021). An active role of inferior frontal cortex in conscious experience. *Current Biology: CB*, *31*(13), 2868-2880.e8. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2021.04.043>
- Weilhammer, V., Stuke, H., Hesselmann, G., Sterzer, P., & Schmack, K. (2017). A predictive coding account of bistable perception—A model-based fMRI study. *PLOS*

Computational Biology, 13(5), e1005536.

<https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1005536>

Whitney, D., & Yamanashi Leib, A. (2018). Ensemble Perception. *Annual Review of Psychology*, 69(1), 105–129. <https://doi.org/10.1146/annurev-psych-010416-044232>

Wiese, W., & Metzinger, T. K. (2017). Vanilla PP for Philosophers: A Primer on Predictive Processing. *PPP*.

<https://doi.org/10.15502/9783958573024>

Wilbertz, G., van Slooten, J., & Sterzer, P. (2014). Reinforcement of perceptual inference: Reward and punishment alter conscious visual perception during binocular rivalry.

Frontiers in Psychology, 5, 1377. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2014.01377>

Wilcke, J. C., O'Shea, R. P., & Watts, R. (2009). Frontoparietal activity and its structural connectivity in binocular rivalry. *Brain Research*, 1305, 96–107.

<https://doi.org/10.1016/j.brainres.2009.09.080>

Wilke, M., Logothetis, N. K., & Leopold, D. A. (2006). Local field potential reflects perceptual suppression in monkey visual cortex. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103(46), 17507–17512.

<https://doi.org/10.1073/pnas.0604673103>

Wyart, V., Dehaene, S., & Tallon-Baudry, C. (2012). Early dissociation between neural signatures of endogenous spatial attention and perceptual awareness during visual masking. *Frontiers in Human Neuroscience*, 6, 16.

<https://doi.org/10.3389/fnhum.2012.00016>

Yaron, I., Melloni, L., Pitts, M., & Mudrik, L. (2021). *The Consciousness Theories Studies (ConTraSt) database: Analyzing and comparing empirical studies of consciousness theories* [Preprint]. Neuroscience. <https://doi.org/10.1101/2021.06.10.447863>

- Yu, Y., Zhang, B., Niu, R., Li, Y., & Liu, Y. (2019). The Relationship between Biological Motion-Based Visual Consciousness and Attention: An Electroencephalograph Study. *Neuroscience*, *415*, 230–240. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2019.06.040>
- Yurgil, K. A., & Golob, E. J. (2010). Neural activity before and after conscious perception in dichotic listening. *Neuropsychologia*, *48*(10), 2952–2958. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2010.06.004>

Käesolevaga kinnitan, et olen korrektselt viidanud kõigile oma töös kasutatud teiste autorite poolt loodud kirjalikele töödele, lausetele, mõtetele, ideedele või andmetele.

Olen nõus oma töö avaldamisega Tartu Ülikooli digitaalarhiivis DSpace.

Liisi Promet