

# Brain in sight : probing the neural dynamics underlying conscious vision

## Citation for published version (APA):

de Graaf, T. A. (2013). *Brain in sight : probing the neural dynamics underlying conscious vision*. Maastricht University.

## Document status and date:

Published: 01/01/2013

## Document Version:

Publisher's PDF, also known as Version of record

## Please check the document version of this publication:

- A submitted manuscript is the version of the article upon submission and before peer-review. There can be important differences between the submitted version and the official published version of record. People interested in the research are advised to contact the author for the final version of the publication, or visit the DOI to the publisher's website.
- The final author version and the galley proof are versions of the publication after peer review.
- The final published version features the final layout of the paper including the volume, issue and page numbers.

[Link to publication](#)

## General rights

Copyright and moral rights for the publications made accessible in the public portal are retained by the authors and/or other copyright owners and it is a condition of accessing publications that users recognise and abide by the legal requirements associated with these rights.

- Users may download and print one copy of any publication from the public portal for the purpose of private study or research.
- You may not further distribute the material or use it for any profit-making activity or commercial gain
- You may freely distribute the URL identifying the publication in the public portal.

If the publication is distributed under the terms of Article 25fa of the Dutch Copyright Act, indicated by the "Taverne" license above, please follow below link for the End User Agreement:

[www.umlib.nl/taverne-license](http://www.umlib.nl/taverne-license)

## Take down policy

If you believe that this document breaches copyright please contact us at:

[repository@maastrichtuniversity.nl](mailto:repository@maastrichtuniversity.nl)

providing details and we will investigate your claim.

## Summary

---

Recent debate has focused on whether or not we are our brains. Are we 'just' a bunch of neurons, firing happily away in the illusion of free will and control? Or are we more than this, and is our brain merely the executor of our wishes and commands? It is perhaps a little unfortunate that research focused on 'consciousness' implicitly gets dragged into this largely philosophical debate. After all, studies aiming to link events in our conscious world to changes in our brain are not by definition more or less scientific than studies focused on, for example, word processing or attention. Although one might argue that they are more ambitious in scope as, in the end, consciousness research aims to crack the neural code behind what we most intimately know: our own experiences. There is a reason we place much value on 'what we see with our own eyes'. What do we know best, if not the things we directly experience by our senses? In the current dissertation, this is how we defined 'consciousness': as the percepts of sensory inputs we subjectively experience.

One way to broach such an expansive topic, is to approach the problem from several directions, at several levels, using several complementary tools. Having defined 'consciousness' as subjective experience of sensory inputs, we decided to focus on visual inputs, as the visual system has by now been mapped to an impressive extent. In the Prologue (P.1), we performed a conceptual analysis of the research program focused on finding the 'neural correlates of consciousness', i.e. the brain events that change along with changes in conscious vision. We noted that conscious vision involves mechanisms 'early' in the visual system (Parts I/II), but also 'higher' regions including the frontoparietal network (Part III). In P.1, we suggested that correlational brain research can indeed uncover such 'neural correlates' of consciousness, but that this brings us only part of the way. The uncovered neural events could be neural 'prerequisites' of conscious experience, if they are necessary but not sufficient for a subjective percept, and precede or co-occur in time with the neural 'substrates' of conscious experience. These 'substrates' are in a sense the neural events we would like to identify, since they directly underlie (and/or are identical with) conscious experience. In conventional imaging paradigms, it would be difficult however to separate such neural substrates/prerequisites from neural 'consequences' of consciousness, which follow (from) conscious experience but are neither necessary nor sufficient for the experience itself. Difficult, but perhaps not impossible, which is why we outlined a multi-pronged research program to separate these various 'types' of neural correlates of consciousness.

The experimental work presented in this dissertation was divided in three parts, each approaching the problem of conscious vision in the brain in a different way, on a different level. In Part I, we presented a new visual phenomenon dubbed the 'disrupted rivalry effect' (DRE). Using psychophysics to study mechanisms in the human brain, we adapted the well-established 'binocular rivalry' paradigm to uncover this new finding. In binocular rivalry, a form of bistable vision, the left eye is presented

with one image, but the right eye is presented with an incompatible image. Rather than fusing both images into one, the brain selects one of the two images for conscious vision. However, it soon ‘changes its mind’, and the subject perceives the alternative image. This process of perceptual switching between two conscious percepts (the two images presented to the two eyes) continues indefinitely, since no true resolution of the interocular conflict is possible. Using incompatible visual images of stars versus triangles, presented in the periphery (outside of the point of fixation - where the subject gazes), we developed the disrupted rivalry paradigm. One eye is first presented with one image (e.g. triangle) for several seconds. Then the alternative image (e.g. star) is flashed briefly to the other eye, leading to brief conscious perception of this second image. After only a few hundred milliseconds however, this second image is removed, so that again only the initial (triangle) image is presented to (one eye of) the subject. Existing models of binocular rivalry and conscious vision predict that the only remaining visual image should be consciously perceived again. Yet, we found that subjects first see ‘nothing’ for up to several seconds, until the remaining image finally reappears. In the four chapters of Part I, presenting a sequential set of experiments, we quantified and investigated this visual phenomenon to evaluate its constraints and underlying neuronal mechanisms. While research continues, the interim interpretation is that binocular rivalry mechanisms do underlie this ‘disappearance effect’, which essentially comes down to continued conscious perception of the (non-)image presented to the eye that received the ‘flashed’ rivaling image. Yet, it appears that this is not the whole story, as fading and/or filling-in mechanisms may contribute to the surprisingly long duration of the effect. Finally, the phenomenon seems to point to a crucial role of not only visual transient onset signals, in defining conscious visual perception, but also visual transient offset signals, since chapter I.4 demonstrated that simply removing one of the two images during standard binocular rivalry can be sufficient to induce the disrupted rivalry effect.

In Part II, we focused again on mechanisms in early visual cortex, but using a very different approach. Here, we used transcranial magnetic stimulation (TMS) to directly manipulate brain activity in a specific anatomical location (i.e. early visual cortex) at very specific points in time. The ‘TMS masking’ paradigm traditionally consists of a single visual stimulus presented on a computer screen, followed by a TMS pulse aimed at early visual cortex with the goal of disrupting ongoing neuronal processing. If the timing of the TMS pulse is just right (conventionally around 80-100 milliseconds after the appearance of the visual image), subjects can no longer see the image. Magnetic stimulation of the brain can thus be used to determine what subjects do and do not see. Of course, this is constrained by a specific set of parameters, and requires very brief presentation of already difficult-to-see images in a controlled laboratory setting. Yet, although this TMS masking effect was first reported around 25 years ago, it has been only partially explored since then, and the parameters determining the effect remain unclear. At the same time, the effect could be used to reveal much about the role of early visual cortex in conscious vision. In a sequential series of experiments, described in four chapters of Part II, we therefore explored the TMS masking effect further. We went beyond previous work by not only asking participants to make educated guesses about properties of the visual images and then evaluating

their accuracy, but also asking them to subjectively rate their conscious perception of the images. While previous literature suggested that these two measures of visual processing (objective ‘forced-choice performance’ versus subjective ‘visibility ratings’) might diverge, i.e. might be differentially sensitive to disruption of early visual cortex by TMS, over the whole set of experiments we essentially found a strong correspondence. It thus appears on the basis of these experiments that when TMS disrupts visual processing, it does not selectively disrupt only conscious perception or potentially ‘unconscious’ guesswork. We also went beyond previous research by evaluating not only the effect of TMS disruption of ongoing neuronal processing after presentation of visual stimuli, but also measuring the effects of TMS pulses applied prior to visual stimuli. We found that TMS pulses applied several tens of milliseconds before a visual image even appears on screen can somehow mask the image from conscious perception as well. Moreover, we showed that, depending on the precise timing of pulses, this masking effect can either be global or retinotopically specific. These results (II.3/II.4), combined with methodological implementations of different types of stimuli (II.2), high effective temporal resolution (II.1), and concurrent work from colleagues in the field (II.5) suggest that the TMS masking effect can yet be used to find out more about how early visual cortex contributes to conscious, and potentially unconscious, visual processing.

While basic mechanisms in early visual cortex are undoubtedly crucial in the determination and development of perception, it is unlikely that these mechanisms by themselves can fully account for conscious vision. Indeed, conventional brain research into the neural basis of conscious perception finds activity in widespread regions of the brain, not only early visual cortex. This widespread activity likely reflects processes directly relevant for seeing, such as the knowledge of object information, processes of attention and/or working memory, or voluntary control over perception. In particular, one functional network that has repeatedly been associated with conscious vision is the frontoparietal network (P.1). In line with the postulated multi-level, multi-tool approach to studying conscious vision in the brain, in Part III we probed this frontoparietal network and its associated functions using a variety of methods. Specifically, we tested its functional relevance (III.1), connectivity (III.4), and associated role of spatiotemporal attention (III.3), in the context of conscious vision and its cognitive backdrop.

Focusing on the previously suggested role of frontoparietal regions in bistable vision (e.g. as in binocular rivalry, but in this case using a bistable rotating sphere that can be perceived as rotating clockwise or counter-clockwise), we applied TMS to manipulate the excitability (and by extension activity) of these regions in the right hemisphere in chapter III.1. We could not affirm previous suggestions that frontal (or parietal) cortex drives automatic conscious percept switches during passive bistable vision. Yet, while many participants normally have a measure of voluntary control over bistable perception (making the percept switch at will), this voluntary switching behavior was reduced after TMS over frontal cortex. Thus, frontal cortex appears functionally relevant for voluntary switching of conscious percept, but the very same region did not seem crucial for automatic percept switching. The juxtaposition of these findings was discussed more deeply in a conceptual setting in III.2. Voluntary control

over conscious perception does show that cognitive mechanisms can affect conscious perception. As mentioned, the frontoparietal network consistently appears to play a role in such influences on visual processing. Given the widespread nature of this network, this role likely involves communication between brain regions. Such communication in the brain is also called ‘connectivity’ (III.4), and likely engages oscillatory processes (III.3). In III.4 we used functional magnetic resonance imaging (fMRI) to study connectivity within the frontoparietal network in higher-order vision. More specifically, we used Granger Causality Mapping to evaluate information flows within the frontoparietal network underlying visuospatial judgments. Frontal brain regions sent information to parietal regions, during a visuospatial judgment task, but not a color judgment task. Thus showing that frontoparietal connectivity depends on the visual task at hand, future work could use this methodology to zoom in on conscious vision more specifically.

Using fMRI to study fast neuronal mechanisms of communication is difficult, due to limitations in temporal resolution. Magnetoencephalography (MEG) on the other hand can track brain activity with temporal specificity in the order of milliseconds. MEG can therefore be used to track ‘brain waves’, oscillations in activity in particular frequency bands. The frontoparietal network is not only implicated in conscious vision but also in mechanisms of spatiotemporal attention (P.1); attention and consciousness are thus difficult to separate (P.1). Given the role of oscillations in neuronal communication and selection, our last approach towards the establishment of conscious vision in the brain was to study brain oscillations in the alpha-frequency-band ( $\pm 8$ -12Hz), a frequency previously associated with both attention and conscious vision, and with parietal cortex. In chapter III.3 we attempted to manipulate neuronal alpha oscillations psychophysically, to bias conscious perception. By presenting rhythmic visual images at alpha frequency (versus several control ‘flanker’ frequencies) we hypothesized to ‘align’, or ‘phase-lock’ alpha oscillations in the brain. Following this, we presented visual targets at various latencies. In these experiments we noticed that 1) visual attention and associated task performance were specifically sensitive to preceding trains of visual cues in alpha frequency, and 2) visual task performance itself ‘oscillated’ at alpha frequency after an alpha-train of visual cues. Moreover, using MEG on a different day to identify participants’ individual specific alpha frequencies, we could link the observed alpha waves in visual task performance with the alpha waves in the brains of the same subjects.

In sum, we could show that indeed a range of processes in the human brain, such as cognitive mechanisms in frontoparietal cortex, oscillations at particular frequencies, as well as lower-level time-specific processes in early visual cortex and specific competitive mechanisms between early eye-pathways, all contribute to the conscious visual percept we experience at any point in time. It appears that further in-depth research on each of these levels of the visual system is required to identify and further outline these various contributions. Yet, a bird’s-eye view is also necessary, to link and integrate these various fields of research using the arsenal of brain research tools applied here, if we intend to eventually build a comprehensive theory of conscious vision in the human brain. Lastly, a valid future theory will undoubtedly require intense collaboration of empirical researchers on the one hand, with analytical experts in

philosophy and epistemology on the other hand. Personally I hope that, in time, the interdisciplinary efforts of the international community will lead to that theory. In time, we may truly understand how our brains give rise to our world. After all, even if we are not our brains, we sure aren't much without them.



# Samenvatting

---

Er is recent veel discussie over of wij nu wel of niet ‘ons brein zijn’. Zijn we ‘slechts’ een constellatie van vrolijk vurende neuronen, gevangen in een illusie van vrije wil en controle? Of zijn we Meer dan dat en is ons brein enkel de uitvoerder van onze wensen en opdrachten? Het is misschien een beetje onfortuinlijk dat onderzoek naar ‘bewustzijn’ soms impliciet wordt meegezogen in dit leuke maar grotendeels filosofische debat. Tenslotte zijn experimenten die gebeurtenissen in onze belevingswereld willen relateren aan veranderingen in ons brein niet per definitie meer of minder wetenschappelijk dan onderzoek naar, bijvoorbeeld, aandacht of woordverwerking. Men zou misschien wél kunnen stellen dat bewustzijnsonderzoek op een bepaalde manier ambitieuzer of grootschalser is, aangezien het uiteindelijke doel niets minder is dan het kraken van de neuronale code achter wat wij het meest intiem kennen: onze subjectieve ervaringen. Niet voor niets vertrouwen we het meest op dingen ‘die we met eigen ogen zien’. Wat kennen we beter dan onze directe subjectieve beleving? In dit proefschrift omschrijven we ‘bewustzijn’ als de percepten van sensorische inputs die we subjectief ervaren.

Eén manier om een dergelijk omvangrijk onderwerp te benaderen is door verschillende invalshoeken te nemen, op verschillende niveaus, met behulp van complementaire instrumenten. Na ‘bewustzijn’ te hebben gedefinieerd als subjectieve ervaring van sensorische inputs besloten we om ons te beperken tot visuele inputs, aangezien het visuele systeem in het brein inmiddels tot in indrukwekkend detail in kaart is gebracht. In de Proloog voerden we een conceptuele analyse uit van het onderzoeksprogramma naar de ‘neurale correlaten van bewustzijn’, ofwel de gebeurtenissen in de hersenen die samengaan met gebeurtenissen in bewuste waarneming. We merkten op dat bewuste visie geassocieerd is met processen in ‘vroeg’ visuele gebieden (Deel I/II) maar ook in ‘hogere’ gebieden van het visuele systeem, waaronder het frontoparietale netwerk (Deel III). In P.1 suggereerden we dat correlatieel hersenonderzoek dan wel zulke ‘neurale correlaten’ van bewuste waarneming kan uitwijzen, maar dat dit slechts deel van de verklaring zal zijn. De op die manier gevonden hersenprocessen kunnen neurale ‘vereisten’ zijn van bewuste waarneming, als ze wel nodig maar niet afdoende zijn voor een subjectieve ervaring en tegelijk met, of voorafgaand aan, neurale ‘substraten’ van de bewuste ervaring plaatsvinden. Deze ‘substraten’ zijn tot op zekere hoogte de processen die we werkelijk willen identificeren, aangezien zij direct ten grondslag liggen aan (of identiek zijn aan) bewuste ervaring. In conventionele imaging paradigma’s is het moeilijk om dergelijke substraten/vereisten te scheiden van neurale ‘gevolgen’ van bewuste waarneming, welke plaats hebben na (of deels tegelijk met) een bewuste ervaring, maar zelf niet nodig en ook niet voldoende zijn voor de ervaring. Moeilijk, maar wellicht niet onmogelijk: daarom schetsten we een meerdelig onderzoeksprogramma voor de nabije toekomst dat in staat kan zijn om neurale ‘vereisten’, ‘substraten’ en ‘gevolgen’ van bewuste ervaring te scheiden.



Het experimentele werk van dit proefschrift is opgedeeld in drie stukken, elk met een andere benadering tot het probleem van bewuste visie in het brein. In Deel I presenteren we een nieuw visueel fenomeen dat we het ‘onderbroken rivalry effect’ hebben genoemd. Gebruik makend van psychofysische methoden om het visuele systeem in het brein te onderzoeken, pasten we het gevestigde ‘binocular rivalry’ paradigma aan. In binocular rivalry, een vorm van bistabiele visie, wordt een plaatje gepresenteerd aan het linker oog dat niet hetzelfde en niet compatibel is met een tweede plaatje dat wordt gepresenteerd aan het rechter oog. In plaats van dat een fusie wordt waargenomen van beide plaatjes lost het brein dit op door slechts 1 van de twee plaatjes te selecteren voor bewuste waarneming. Dit duurt echter niet lang, want al snel verandert het brein van gedachten en ziet de proefpersoon het alternatieve plaatje. Dit proces van wisselende perceptie van het ene, danwel andere plaatje, duurt oneindig voort aangezien er geen voor het brein bevredigende resolutie is van het interoculaire conflict.

We maakten hier gebruik van plaatjes van sterretjes tegenover driehoekjes, die we presenteren in de periferie (het visuele veld buiten het punt van fixatie – waar de proefpersoon heen kijkt – dus lichtelijk in de ‘ooghoek’ van de waarnemer). In het onderbroken rivalry paradigma wordt eerst 1 plaatje (bijv. Driehoek) gepresenteerd aan 1 oog, voor enkele seconden. Dan wordt het 2e plaatje (dus Ster) gepresenteerd aan het 2e oog, waardoor het als ‘nieuwe’ informatie meteen waargenomen wordt. Maar na slechts een paar honderd milliseconden wordt het tweede plaatje weer weggehaald, zodat wederom enkel het eerste plaatje gepresenteerd wordt. Huidige modellen van binocular rivalry stellen dat op dit moment het eerste plaatje weer wordt waargenomen, aangezien het de enige werkelijk input van het visuele systeem vormt. Echter, wij vonden dat proefpersonen eerst ‘niets’ zien voor soms seconden lang. In de vier hoofdstukken van Deel I, waarin een serie experimenten wordt beschreven, kwantificeerden en onderzochten we dit fenomeen om de onderliggende mechanismen en neuronale processen te evalueren. Het onderzoek gaat voort, maar de interim conclusie is dat eerder gepostuleerde binocular rivalry processen een rol spelen bij dit effect, maar dat ze niet de lange duur van het ‘verdwijnen-effect’ kunnen verklaren. Andere mechanismen, zoals ‘fading’ en/of ‘filling-in’ kunnen wellicht uitkomst bieden, maar dat moet nog verder onderzocht worden. In ieder geval lijkt het er op dat nog altijd de informatie van het tweede ‘geflitste’ oog wordt geselecteerd voor bewuste visie. Het fenomeen wijst ook op een mogelijk cruciale rol voor ‘offset-signalen’ in het bepalen van wat geselecteerd wordt voor bewuste waarneming, naast ‘onset-signalen’, aangezien we in hoofdstuk I.4 aantoonde dat enkel het weghalen van een stimulus tijdens conventionele binocular rivalry al voldoende kan zijn voor het verdwijnen-effect.

In Deel II richtten we ons wederom op mechanismen in vroege visuele gebieden, maar gebruikten we een heel andere onderzoeksmethode. Hier gebruikten we transcraniale magnetische stimulatie (TMS) om hersenactiviteit op een specifieke anatomische locatie (namelijk vroege visuele cortex) op specifieke punten in tijd te beïnvloeden. Het ‘TMS masking’ paradigma begint traditioneel met een visuele stimulus (plaatje) die kort op een scherm wordt gepresenteerd. Deze wordt gevolgd door een TMS puls gericht op visuele cortex opdat de neuronale activiteit precies op dat moment verstoord wordt. Als de timing van deze verstoring precies juist is (traditioneel

rond 80-100 milliseconden na verschijnen van het visuele plaatje) zijn proefpersonen niet in staat het plaatje waar te nemen. Op deze manier kan TMS dus gebruikt worden om te bepalen wat proefpersonen wel en niet bewust zien. Natuurlijk is dit wel sterk beperkt door een specifieke set parameters en is het noodzakelijk dat het plaatje, dat hoe dan ook klein en moeilijk zichtbaar is, slechts zeer kort gepresenteerd wordt in een gecontroleerde labomgeving. Hoewel dit TMS masking effect al ongeveer 25 jaar geleden voor het eerst werd gerapporteerd is het nog altijd niet volledig onderzocht en blijven de parameters die van belang zijn voor specifieke resultaten onduidelijk. En dat terwijl het effect mogelijk veel bij kan dragen aan het begrijpen van de rol van vroege visuele cortex in het ontstaan van bewuste visie. Daarom ondernamen we een serie experimenten, beschreven in vier hoofdstukken van Deel II, waarin we dit maskeer effect verder onderzochten. We gingen verder dan voorgaand onderzoek door proefpersonen niet alleen te vragen bepaalde aspecten van het plaatje te beoordelen, maar ze ook direct te vragen om een subjectief oordeel te vellen over hun bewuste waarneming van de visuele stimulus. Hoewel eerdere rapporten suggereerden dat deze twee maten van visuele informatieverwerking (objectieve ‘forced-choice performance’ en subjectieve ‘zichtbaarheids-ratings’) uiteen kunnen lopen, ofwel eventueel niet even ontvankelijk zouden kunnen zijn voor de verstoring door de magnetische puls, vonden wij over het algemeen een sterke correspondentie tussen de twee gedragsmaten. Op basis van onze experimenten lijkt het er dus niet op dat occipitale TMS verschillende effecten heeft op bewuste visuele perceptie tegenover mogelijk ‘onbewust gokgedrag’. Een tweede manier waarop we verder gingen dan veel voorgaand TMS masking onderzoek was door TMS pulsen niet alleen toe te dienen op de eerdere bekende momenten na presentatie van de visuele stimulus, maar in andere condities ook op momenten voordat het plaatje überhaupt in beeld was. We vonden hierbij dat TMS pulsen, indien tientallen milliseconden voor presentatie van het plaatje toegediend, op een of andere manier ook kunnen zorgen voor maskering van de visuele stimulus. Dit is verwonderlijk aangezien de visuele informatie pas een behoorlijke tijd later zal ‘arriveren’ in het met TMS verstoorde gebied. Afhankelijk van de precieze timing van deze TMS pulsen bleek dit TMS masking effect danwel globaal, danwel retinotopisch specifiek te zijn. Deze resultaten (II.3/II.4), in combinatie met methodologische implementaties van verschillende soorten stimuli (II.2), hoge effectieve temporele resolutie (II.1) en in samenhang met simultaan werk van collega’s (II.5), suggereren dat het TMS masking effect nog altijd gebruikt kan worden om meer te ontdekken over hoe vroege visuele hersengebieden bijdragen aan bewuste, en mogelijk onbewuste, visuele verwerking.

Hoewel basale mechanismen in vroege visuele cortex cruciaal blijken te zijn voor het bepalen en de ontwikkeling van bewuste waarneming is het onwaarschijnlijk dat deze mechanismen de volledige verklaring van bewuste visie kunnen vormen. Zo vindt hersenonderzoek naar de neurale basis van bewuste waarneming meestal activiteit verspreid over veel gebieden in het brein, niet alleen in vroege visuele cortex. Deze activiteit is waarschijnlijk betrokken bij processen die direct van belang zijn voor visuele waarneming, zoals kennis over objecten en categorieën, allocatie van aandacht, of bijvoorbeeld moedwillige controle over perceptie. Eén functioneel netwerk in het bijzonder is vaak geassocieerd met bewuste waarneming; het frontoparietale netwerk

(P.1). In lijn met de voorgestelde multi-level, multi-methodologische benadering van bewuste visie in het brein hebben we dit frontoparietale netwerk met geassocieerde functies onderzocht op verscheidene niveaus met verschillende instrumenten, zoals gerapporteerd in Deel III. Specifieker; we onderzochten de functionele relevantie (III.1), connectiviteit (III.4), en de geassocieerde rol van spatiotemporele aandacht (III.3), in de context van bewuste visuele waarneming en haar cognitieve achtergrond.

Met een focus op de eerder voorgestelde rol van frontoparietale gebieden in bistabiele visie (waarvan binocular rivalry een voorbeeld is, hoewel we in dit geval een bistabiele roterende bol gebruikten die waargenomen kan worden als ofwel roterend met de klok mee ofwel tegen de klok in), dienden we TMS toe om de activiteit van deze gebieden in de rechter hemisfeer te beïnvloeden, in hoofdstuk III.1. We konden niet bevestigen dat frontale (of parietale) cortex automatische wisselingen in percept induceert, al was dit wel voorgesteld in de literatuur. Echter, hoewel veel proefpersonen normaal gesproken een bepaalde moedwillige controle kunnen uitoefenen op hun bistabiele waarneming (ze kunnen de bol vaker laten ‘omdraaien’ in rotatie-richting, als ze dat willen), was deze cognitieve vaardigheid verminderd na TMS over frontale cortex. Het lijkt er dus op dat frontale cortex functioneel relevant is voor moedwillige invloed op bewuste waarneming, terwijl precies datzelfde gebied niet cruciaal betrokken lijkt te zijn bij automatische wisselingen van percept. De tegenstelling van deze bevindingen werd dieper besproken in een conceptuele setting in hoofdstuk III.2. Puur het feit dat proefpersonen in staat zijn bewust hun waarneming te beïnvloeden laat al zien dat cognitieve mechanismen invloed hebben op bewuste visuele waarneming. Zoals gezegd is een hypothese dat het frontoparietale netwerk consistent een rol speelt bij dit soort invloeden op visuele waarneming. Gezien het verspreide karakter van dit netwerk, met gebieden die anatomisch aanzienlijk uit elkaar liggen, lijkt communicatie tussen gebieden binnen dit netwerk een cruciale rol te spelen. Zulke communicatie wordt ook wel omschreven als ‘connectiviteit’ (III.4), en heeft waarschijnlijk te maken met oscillaties (III.3) als communicatiemechanisme. In III.4 gebruikten we functionele magnetische resonantie imaging (fMRI) om connectiviteit binnen het frontoparietale netwerk te bekijken tijdens cognitieve visuele taken. Specifieker: we gebruikten Granger Causality Mapping om informatiestromen binnen het frontoparietale netwerk te bekijken die ten grondslag liggen aan visuospatiele oordelen. Frontale hersengebieden zonden informatie naar parietale gebieden, specifiek tijdens visuospatiele oordelen en niet tijdens het beoordelen van kleur. Dit laat zien dat frontoparietale connectiviteit afhankelijk is van de visuele taak die uitgevoerd wordt, wat de basis legt voor toekomstig onderzoek middels deze methode naar interacties tijdens specifiek bewuste visuele processen.

Het gebruik van fMRI om snelle neuronale mechanismen van communicatie te bestuderen is moeilijk wegens de beperkte temporele resolutie. Magnetoencefalografie (MEG), aan de andere kant, kan hersenactiviteit bijhouden met een temporele specificiteit van milliseconden. Hierdoor kan MEG gebruikt worden om ‘hersensgolven’ te meten: oscillaties van activiteit in bepaalde frequenties. Het frontoparietale netwerk is niet alleen geassocieerd met bewuste visie maar ook met mechanismen van spatiotemporele aandacht (P.1), wat het moeilijk maakt om aandacht en bewustzijn in het brein te onderscheiden. Gezien de rol van oscillaties in neuronale

communicatie en selectie was onze laatste benadering van bewuste waarneming en onderliggende factoren het bestuderen van oscillaties in een bepaalde frequentie. Deze alfa-frequentie ( $\pm 8-12\text{Hz}$ ) is herhaaldelijk geassocieerd met zowel aandacht als bewuste visuele waarneming en lijkt dicht verbonden met parietale cortex. In hoofdstuk III.3 manipuleerden we neuronale alfa oscillaties psychofysisch, om bewuste waarneming te beïnvloeden. Door visuele plaatjes ritmisch aan te bieden met alfa-frequentie (tegenover 'buur-frequenties' als controle) hoopten we alfa oscillaties in het brein te vangen in dat ritme, wat we 'phase-locking' van de oscillaties noemen. Na de ritmische plaatjes presenteerden we visuele targets op verschillende momenten, waarop proefpersonen een taak moesten uitvoeren. In deze experimenten zagen we dat 1) visuele aandacht en geassocieerde taakuitvoering specifiek gevoelig waren voor voorgaande plaatjes gepresenteerd in de alfa-frequentie en 2) het succes van de visuele taak oscilleerde zelf met alfa-frequentie na de alfa-trein van voorgaande plaatjes. Bovendien gebruikten we MEG op een andere dag om de individuele alfa golven in het brein van dezelfde proefpersonen te meten, en konden we vervolgens laten zien dat de individuele oscillaties in het visuele gedrag gerelateerd waren aan de oscillaties in het brein.

Samenvattend konden we beschrijven in dit proefschrift hoe een hele rits aan processen in het menselijk brein, waaronder cognitieve processen in het frontoparietale netwerk, oscillaties met bepaalde specifieke frequenties, evenals tijdspecifieke mechanismen in vroege visuele cortex en vroege competitieve mechanismen tussen de informatiestromen van de twee ogen, allemaal hun bijdrage leveren aan het uiteindelijke bewuste visuele percept dat we waarnemen. Het is duidelijk dat verder fundamenteel onderzoek op elk van deze niveaus van het visuele systeem nodig is, gebruik makend van het volledige arsenaal van hier toegepaste onderzoeksmethoden, als we uiteindelijk een volledige theorie willen ontwikkelen van bewuste waarneming in het menselijk brein. Daarnaast lijkt het onvermijdelijk dat het ontstaan van een dergelijk theorie afhankelijk zal zijn van een intense samenwerking tussen empirische onderzoekers aan de ene kant met analytische experts in filosofie en epistemologie aan de andere kant. Persoonlijk hoop ik dat dergelijke interdisciplinaire investeringen in de toekomst deze theorie mogelijk zullen maken. Ooit zullen we wellicht werkelijk begrijpen hoe ons brein leidt tot onze intieme belevingswereld. Ten slotte, of we nu onze hersenen *zijn* of niet, we zijn zeker niet veel zonder ze.