

意识的神经相关性：进展和问题

Christof Koch, Marcello Massimini, Melanie Boly 和 Giulio Tononi

摘要 | 在寻找意识的神经相关性方面已经取得了许多进展——意识的神经机制足以满足任何一种特定的有意识感知。在这篇综述中，我们描述了最近的发现，表明意识的解剖神经相关性主要定位于包括感觉区在内的后皮层热区，而不是涉及任务监测和报告的额顶叶网络。我们还讨论了一些候选的意识神经生理学标志物，这些标志物具有

被证明是虚幻的，而神经活动的分化和整合的测量提供了更有希望的意识定量指标。

意识的神经相关性

(NCC) 的。对于任何一种特定的意识体验来说，最低限度的神经机制共同足够。

1 艾伦脑科学研究所，西雅图，华盛顿 98109，美国。2 意大利米兰米兰大学生物医学和临床科学系 'Luigi Sacco'，3 Istituto Di Ricovero e Cura a Carattere Scientifico, Fondazione Don Carlo Gnocchi, 米兰，意大利。4 威斯康星大学神经病学系，美国威斯康星州麦迪逊 53719。5 威斯康星大学精神病学系，美国威斯康星州麦迪逊 53719。

有意识意味着一个人正在经历——看到图像、听到声音、思考或感受情感的主观、现象性的“感觉”。虽然我们的清醒经历通常是指外部世界，但我们在做白日梦时和在睡眠期间做梦时仍然保持清醒。意识只有在无梦睡眠或全身麻醉时才会消失，此时，从我们自己的内在角度来看，一切都消失了，我们什么也体验不到。了解意识的起源、它如何融入宇宙的物理描述以及它与身体的关系是哲学、心理学和脑科学中长期存在的问题。

长期以来，人们都知道，有意识需要大脑中线结构的正常运作，并且体验的特定内容由大脑皮层部分神经元的活动支持。确定

tify 意识的神经相关性 (NCC) 涉及

将意识的行为相关性与其背后的神经机制联系起来。自从本期刊上次审查该主题以来，该领域已经取得了相当大的进展。在这篇综述中，我们首先概述了一些用于描述 NCC 的现代方法，包括无报告范式。这项工作导致我们对 NCC 位置的理解发生了转变，从宽阔的额顶叶网络转向更受限的后皮层区。我们讨论了意识的两个流行的候选生理标志物—— γ 活性和 P3b 波——如何没有显示出任何预测能力，以及其他有前途的意识定量指标是如何开发的。我们概述了这种实证研究计划的内在局限性。

本综述侧重于视觉和听觉研究；有关 NCC 对元认知、身体、触觉和嗅觉体验的描述，请参阅。

意识的行为相关性

虽然体验是私人的，但我们通常可以推断出，如果人们是清醒的并且有目的地行动，特别是如果他们能够报告他们所经历的，并且该报告是否与他人的经历相符，那么他们是有意识的。在临床环境中，通常使用简单的行为标准来推断意识，例如对命令做出反应的能力（例如，如果患者感到疼痛，可能会要求他们挤压观察者的手两次）。意识水平通常是通过使用标准化量表（例如参考文献 9）。然而，即使没有可靠的行为反应，意识也可能存在。例如，如果不进行仔细和重复的评估，最低意识的患者可能会被错误地归类为处于无意识的植物人状态，从而产生严重的临床、实践和情感后果。

在实验环境中，意识的内容通常通过口头报告或参与者在回答是或否问题（例如“你看到脸了吗？”但是，由于关于该个体参与者所看到的内容的标准发生变化，此类报告可能会有所不同，尤其是当内容处于或接近感知阈值时。在此类报告任务中，强制选择程序可以确定参与者是否检测到或区分高于机会水平的刺激，从而确定他们是否客观地意识到它。例如，视觉皮层有病变的患者可能会报告他们

通信

G.T. 和 C.K.

gtononi@wisc.edu; christofk@all
enstitute.org

doi: 10.1038/nrn.2016.22 2016 年 4
月 20 日在线发表 2016 年 5 月 6 日在
线更正

没有意识到视觉刺激（一种主观测量），同时在需要刺激检测（一种客观测量）的测试中执行高于机会的现象，这种现象称为盲视。

描述体验的一种更精细的方法是使用知觉意识量表，范围从“没有经验”到“短暂的一瞥”、“几乎清晰的图像”和“绝对清晰的图像”。参与者还可以使用从“完全猜测”到“完全自信”的量表来评估其判断的置信度，或者在每次回答后做出经济判断（称为决策后投注）。当这种报告协议被明智地实施时，意识的主观和客观测量是相互一致的。包括此类置信度测量的范式的使用已扩展到非人类物种。

无报告范例

一种范式，其中有明确报告的试验与没有明确报告的试验一起包括，在此期间使用间接生理测量来推断参与者所感知的内容。这种范式允许将意识的神经相关性与与意识体验相关、之前或之后的事件或过程区分开来。

热区

大脑后皮层的顶-枕区，人脑中意识的完整和内容特异性神经相关性的当前最佳候选区位于这里。意识的特定内容神经相关性可以是这个热区内支持特定现象学的任何特定神经元集

意识的神经相关性

NCC 被定义为共同足以满足任何一种特定意识感知的最小神经元机制。这个定义有两种可能的解释，这取决于我们指的是意识的具体内容还是有意识的整体状态。

内容特定的 NCC 是神经元（或者更一般地说，神经元机制），其活动决定了体验中的特定现象差异。例如，体验面孔特定内容的 NCC 是神经元，每当一个人观察、想象或梦到一张面孔时，它们就会以一次又一次的试验方式发射，而在其他情况下是沉默的。当此示例中内容特异性的 NCC 神经元被人工激活时（例如，通过

区别，例如 faces。

植物人状态

一种发生在一些脑损伤患者中的意识障碍。患者仍然没有反应，没有表现出有目的的行为，但保留了自发睁开眼睛并保持自主神经反射的能力。

特定内容的 NCC

（意识的特定内容神经相关性），支持特定体验内容（例如，面孔）的神经基质，无论是看到的、梦到的还是想象的。

经颅磁刺激

（TMS）的 S Package。一种方法非侵入性脑刺激，其中磁场由放置在颅骨上的线圈中的电流感应，以诱导皮质层的神经活动。

完整的 NCC

（意识的完全神经相关性），一般支持体验的神经基质，无论其具体内容如何。

面部花瓶测试和 Mooney 面部测试）和各种视觉遮蔽技术（例如前向和后向遮蔽以及元对比度遮蔽）。这种基于报告的范式表明，在视觉运动任务中，一个广泛的额顶叶网络被激活，将感知的刺激与不可见的刺激进行对比。

然而，很明显，与对特定意识内容的感知相关的神经活动至少有一部分反映了体验之前或之后的过程——例如选择性注意、期望、自我监控、无意识刺激处理、任务规划和报告——而不是体验本身。最近的实验范式旨在解决这些问题。为了区分真正的、特定于内容的 NCC 与仅仅是意识先决条件的神经活动，改变意识阈值的因素（如刺激期望、适应、工作记忆或注意力分配）是系统地变化的。这可以通过匹配绩效、操纵任务相关性或使用无报告范式来实现，在此期间，参与者不会做出任何公开的报告，例如说话或按下按钮。例如，最近一项使用双眼竞争的研究表明，眼球运动和瞳孔放大与使用标准按钮按下范式的感知优势的有意识报告密切相关。单独的眼球运动和瞳孔放大随后在会议期间充当参与者报告的代理，其中 NCC 是通过功能性 MRI（fMRI）识别的，而参与者则被动地观看刺激。这种无报告范式确定了一种更受限制的内容特异性 NCC，它通常包括后皮层区域，但不包括前额叶皮层。

确定完整的 NCC。无论经验的具体内容如何，共同足以在广义上具有意识的神经机制通常是通过基于状态的方法来识别的。这些涉及意识存在时的大脑活动，通常是清醒的健康参与者不执行任何任务，与意识严重减弱时的大脑活动形成对比——例如，在无梦睡眠期间，全身麻醉或意识障碍，例如植物人状态（也称为无反应的觉醒综合征）。与内容特异性 NCC 的研究结果类似，此类对完整 NCC 的研究经常发现，当一个人有意识时，额顶叶网络会被激活。然而，重要的是要注意，大脑生理状态的重大变化不仅会改变意识，还会改变其他几种大脑功能，例如警觉和注意力，这些功能取决于促进唤醒的神经调节剂的水平。

解决这些混淆的一种方法是使用状态内、无任务的范式，利用意识的自发波动。例如，在睡眠期间，参与者与环境断开连接，并且不会执行任务。如果从相同的行行为定义状态中醒来，例如非快速眼动（NREM）睡眠，参与者有时会报告他们有意识体验（梦），有时他们是无意识的。脑电图（EEG）看到的活动

经颅磁刺激（TMS），电刺激-

tion 或光遗传学刺激——即使没有人脸，参与者也应该看到一张脸，而如果他们的活动被阻断，即使有人脸，参与者也应该看不到一张脸。

，如此处所定义，是支持整个意识体验的神经基质，无论其具体内容如何。这是针对所有可能的经验内容的特定于内容的 NCC 集的联合。从概念和实证上区分 NCC 和有意识的背景条件也很重要。这些因素使意识成为可能，但不直接影响其内容，例如适当的葡萄糖和氧气水平、适当的神经调节环境和确保足够皮层兴奋性的传入输入。

确定特定于内容的 NCC。为了识别内容特定的 NCC，将感知到特定刺激（例如面部）时的神经活动与未感知到该刺激时的神经活动进行比较，在这两种情况下，感觉刺激和参与者的整体状态保持不变。用于识别内容特异性 NCC 的经典基于报告的视觉范式包括双眼竞争、眼间抑制、双稳态感知（如 Necker cube 测试

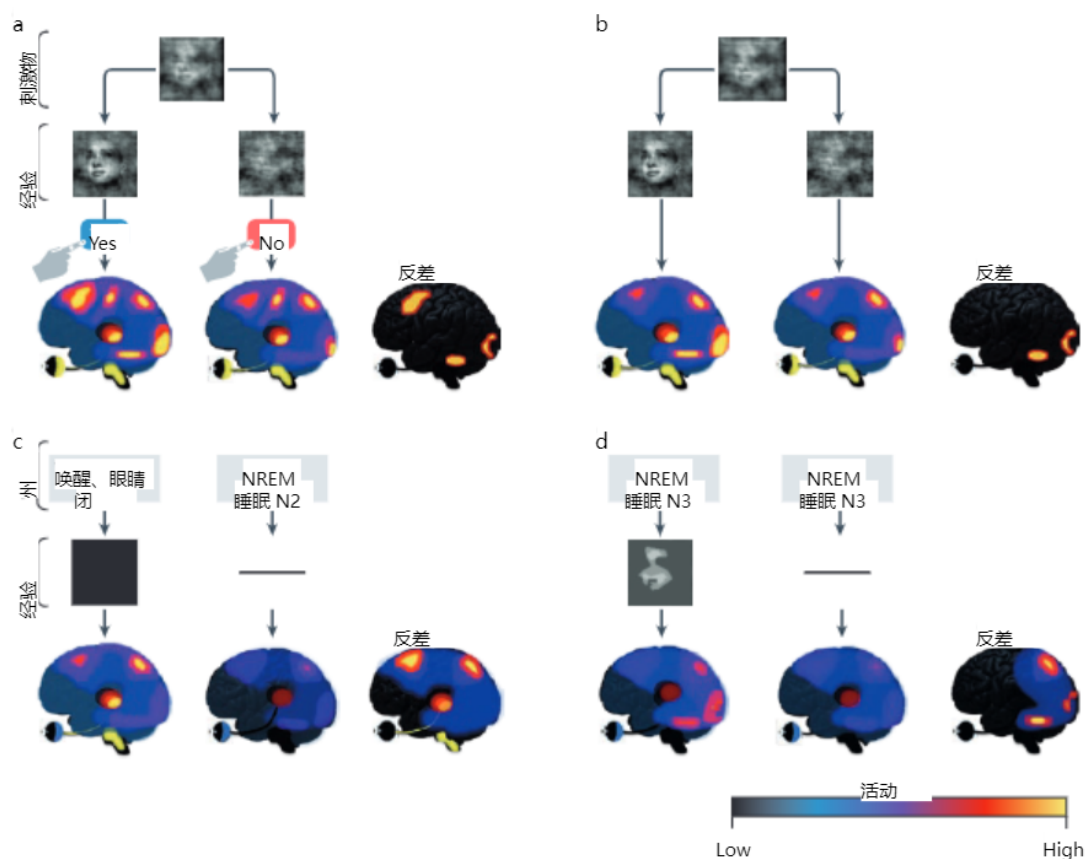


图 1 | 识别意识的神经相关性。此示意图说明了绝对的

不同条件下的大脑活动水平，旨在识别意识的神经相关性（NCC）。一个 | 基于报告的范式中的血流动力学活动，其中看到人脸或其他刺激操作（如向后掩蔽）的体验与由于图像噪声而看不到它形成对比。参与者按下按钮报告看到（是）或未看到（否）面部。这隔离了参与有意识人脸识别（一种特定于内容的 NCC）的大脑区域，但也隔离了参与维护工作记忆中的人脸和访问概念“面孔”以进行决策的区域。请注意，这种对比消除了意识的背景条件，例如主动的网状激活系统。乙 | 无报告、可见/不可见范式中的血流动力学活动，类似于 a 部分，其中参与者在试验期间不报告他们的感知。相反，使用回顾性报告或生理指标（例如眼球运动或瞳孔放大）来避免与报告行为相关的混淆。这允许隔离特定于内容的 NCC。所有此类特定内容的 NCC 的联合构成了完整的 NCC。c | 在状态间范式中，与清醒时看到任何东西的体验（这里是看到纯黑色的体验）相关的血流动力学活动与在无梦睡眠期间发生的与没有体验的情况相关的活动形成对比。该分析确定了参与任何有意识体验的大脑区域，但也确定了介导清醒而不是睡眠的区域。

背景条件

使意识成为可能，但不直接影响经验内容的因素。

双眼竞争

一种用于唤起双稳态感知的实验范式。其中一个图像呈现给参与者的左眼，另一个图像呈现给右眼。参与者不是看到两个图像的并置或融合，而是交替看到一个或另一个对象。

Coma

一些脑损伤患者发生的意识障碍，患者保持持久的、类似睡眠的状态，不动和反应迟钝。闭着眼睛，无法从中觉醒。

d | 在状态内、无任务范式中，参与者在睡眠期间随机醒来（N2 阶段）并被要求

在他们被唤醒之前，他们是否在做梦，如果是的话，关于什么。该范式确定了与醒来前 20 秒内有梦境体验相关的大脑活动——这是梦境意识完全 NCC 的候选者——并避免了与任务执行和状态变化相关的混淆。NREM，非快速眼球运动。

在睡眠期间（NREM 或 REM 睡眠），可以在相同的生理状态下对比先前的意识和无意识回顾性报告。这样的实验表明，在 NREM 和 REM 睡眠中，完整的 NCC 似乎局限于与知觉体验相关的颞顶枕区域和与思想样体验相关的额叶区域。后皮质区域的高频活动可预测做梦时经历的感知类别，例如面部、空间设置、运动和言语。通过此 in-state 确定的后皮质区

无任务范式在很大程度上与清醒期间内容特异性 NCC 研究中确定的皮层区域的联合以及神经心理学证据重叠。由于这些收敛的证据，后皮质区域可以被认为是 NCC 的热区。

神经解剖学

皮质下结构。尽管许多大脑区域拥有大量的神经元、错综复杂的架构和丰富的输入和输出，但并不能直接影响我们的体验内容。例如，小脑的神经元数量是

皮层，与大脑的其他部分紧密相连，接收来自多种模式的映射输入，并大量参与输入和输出控制。然而，小脑病变对意识及其内容物几乎没有影响。最近的一份报告描述了一名患有完全小脑发育不全且认知功能基本保留的女性。

相比之下，脑干病变通常会导致立即昏迷，损害网状激活系统及其相关的神经调节系统。然而，皮层严重受损但脑干功能相对较少的神经系统患者通常仍处于植物人状态。这表明脑干活动不足以维持临床意义上的意识

（但见）。相反，脑干、下丘脑和基底前脑内异质神经元群的活动很可能弥漫性地投射到丘脑和皮层神经元并促进其去极化，通过促进皮质区域之间的有效相互作用为启用意识提供了重要的背景条件。尽管如此，如果适当的皮层区域子集具有足够的内在激活，则皮层下神经调节系统的活动对于意识可能不是绝对必要的。事实上，当从 NREM 睡眠中醒来时，当大多数神经调节系统的活动减少时，参与者报告说在超过三分之一的情况下在被唤醒之前是有意识的。

基底神经节的单侧或双侧病变可产生运动性缄默症，这是一种与视觉刺激的保留跟踪相关的无情感状态，很难在体验内容方面进行评估。在这些患者中，基底节萎缩与警觉性丧失相关，但与反应程度无关。众所周知，大的双侧基底神经节出血性病变可以发生，但意识水平没有显著改变。例如，受家族性双侧基底神经节坏死影响的儿童可能无法说话，但能够对感觉刺激做出反应并以其他方式与父母交流。同样，患有晚发性家族性肌张力障碍和整个基底节病变的成人可能会出现认知问题，其中可能包括额叶综合征，但仍然有明显的意识。因此，尽管有许多环连接皮层、基底神经节和丘脑，然后回到皮层，并且这些环参与认知、边缘、运动和动眼神经功能，但目前尚不清楚基底神经节是直接或间接地促进意识（作为促成因素或通过实现无意识功能）。

幽闭是岛叶皮层下方和壳核上方的一层薄细胞，与大多数皮层区域双向连接，据推测在导致意识的信息整合中起关键作用。一名患者植入电极进行补救手术以治疗癫痫发作的单一病例报告描述了对幽闭下方白质束的电刺激如何导致患者茫然地凝视前方，似乎没有知觉，直到刺激停止

没有后续召回，也没有引起任何癫痫发作活动。然而，另一份病例报告描述了一名患者，尽管幽闭和邻近的边缘结构（包括岛叶皮层）因单纯疱疹性脑炎而双侧被破坏，但患者仍有意识。

丘脑在意识中的作用仍然存在争议。丘脑椎板内核中的小双侧病变可导致昏迷，慢性丘脑电刺激可促进一些意识障碍患者的恢复。尽管初级丘脑核中所谓的核心神经元具有集中的连接性，但几个高阶丘脑核富含广泛投射的基质细胞，这可能促进远处皮层区域之间的相互作用。因此，一些丘脑细胞可能代表意识的关键使能因素。尽管如此，啮齿动物丘脑的广泛病变发现对清醒时脑电图记录、行为测量或 FOS 皮层的表达几乎没有影响。此外，对 143 名严重脑损伤和意识障碍患者的结构成像显示，觉醒水平与丘脑萎缩之间没有相关性，但确实发现运动功能下降和/或沟通能力与丘脑萎缩之间存在相关性。丘脑中继核的活性与植物人状态患者的意识水平相关性差。关于丘脑在内容特异性 NCC 中的作用，猕猴的电生理记录表明，丘脑外侧膝状核中神经元的活动与动物报告的感知无关，而丘脑（一种高级丘脑核）中神经元的活动确实相关。然而，高阶丘脑对意识的贡献受到了其他发现的挑战。在人类中，麻醉引起的无意识与皮质功能受损的相关性比与丘脑活动更密切相关。当参与者经历生动的入睡幻觉时，丘脑已经失活。

大脑皮层：原发区域与高级区域。初级视觉皮层

(V1) 是直接对视觉意识做出贡献，还是仅具有间接作用——就像视网膜在视觉意识中的作用一样——是持续争论的主题。已知影响 V1 神经元活动的几种视觉刺激不会引起相应的视觉体验。同样，可以在刺激呈现时从参与者 V1 的血流动力学活动中解码蒙面刺激的方向，尽管参与者无法正确猜测方向。在双眼竞争等范式期间进行的猴子单神经元记录表明，大多数 V1 神经元的活动与物理刺激的身份有关，而不是与感知有关。这与视觉层次结构中较高位置的神经元的活动形成鲜明对比，后者与感知相关，而不是刺激。尽管几项 fMRI 研究发现，人类 V1 中的活动可能与

双眼竞争或工作记忆任务，对于运动诱发的失明来说，情况并非如此。V1 的病变导致无意识视力或失明的显著现象，即受影响的参与者报告没有看到任何物品，但仍在强制选择任务中执行高于机会的任务。他们的主观失明可能是由于高级视觉区域的前馈激活不足，或者缺乏对 V1 的反馈，在这种情况下，V1 对于有意识的视觉是必要的。然而，横纹外视野受损且 V1 完整的患者可能患有象限视（即四分之一视野失明），这表明单独的 V1 完整不足以实现有意识的视力。相反，在视力失明和 V1 受损但横纹外区域完整的患者中，可以通过使用 TMS 刺激顶叶皮层来诱导一样感知。综上所述，此处讨论的证据支持以下假设：对于迄今为止已测试的属性，V1 不是特定于内容的 NCC 的一部分。目前尚不清楚这一结论是否适用于其他视觉属性，例如精确的空间地形、亮度和详细的轮廓。其他主要区域，例如初级体感和听觉皮层，是否属于内容特异性 NCC 的一部分仍有待确定（例如，参见）。

已经有理由区分用于感知的腹侧皮质流和用于行动的背侧流。根据这种观点，腹侧流中的活动涉及有意识、稳定的视觉对象识别和场景形成，而背侧流则处理无意识的、对熟练动作的即时视觉控制。然而，腹侧和背侧流在视觉刺激的身份与位置方面的二分法受到质疑，这表明背侧和腹侧流对于视觉体验都很重要。

将清醒期间的大脑活动与植物人状态、全身麻醉或深度睡眠期间的大脑活动进行对比的人类神经影像学研究表明，在意识丧失期间，额顶叶皮层的活动减少。大脑活动减少与意识丧失之间相关性最强的区域是后内侧皮层。这些发现表明额顶叶皮层是完全 NCC 的潜在候选者。然而，其他发现与这种解释相矛盾，包括观察到在患者失去意识的全面性癫痫发作期间，额顶区的血流量增加。与基于报告的范式的发现不同，无报告范式表明，额叶激活对于任务准备和执行比有意识感知本身更重要（但见）。

在刺激呈现期间匹配期望和表现时，当将意识与任务相关性进行对比时，以及在许多其他最近的脑电图、脑磁图和皮层电图实验中，可以看到后皮层主要参与内容特定意识。如前所述，使用 notask 的实验

NREM 和 REM 睡眠期间的状态内范式也突出了后皮质热区。事实上，在 REM 睡眠期间，当参与者做生动的梦时，与清醒状态相比，前额叶皮层的活动通常较低。此外，fMRI 数据的多变量模式分析可以从枕骨内侧和外侧区域的活动中解码视觉刺激的身份，但不能从前额叶皮层和顶内沟中解码视觉刺激的身份，尽管这些区域显示出与任务相关的激活。横纹外视觉皮层的解码强度与刺激的视觉工作记忆的精度相关，而额叶皮层和顶内沟活动的解码与任务的类型和难度以及注意力背景相关。

一个多世纪以来描述神经外科手术期间进行的脑电刺激的报告表明，很难从额叶部位的刺激中直接引发体验，而通过刺激后皮层更容易触发特定体验，例如对面部的感知或想要移动肢体的感觉。最重要的是，人们普遍认为意识的内容与额顶叶激活有关，而忽略了从病变研究获得的充分证据，即意识不需要完整的前额叶皮层。例如，双侧额叶完全切除术和双侧前额叶切除术不会损害意识。同样，前额叶切开术和白细胞切开术（前额叶皮层与丘脑输入切断）不会损害意识。此外，接受前额叶区域广泛双侧切除术（称为 topectomy，一种有时与脑叶切开术相结合的手术）的参与者没有表现出明显的行为变化，并且肯定保持了意识。最近，一名病因不明的广泛双侧前额叶损伤的年轻女性被发现额叶功能测试中评分严重不足，但感知能力完整，并且明显有意识（另见）。综上所述，数据表明，曾经普遍认为是意识所必需的广泛的额顶叶网络的额叶部分可能在认知任务的控制和执行中发挥比支持经验本身更突出的作用。

皮层神经对视觉刺激（如自然场景和面部）的反应可以迅速发生（在 120-140 毫秒内），并且可能是通过通过 V1 进入横纹外皮层和下颞叶皮层的前馈凌空抽射介导的。有人认为，刺激诱发的前馈扫描只有在与从高级皮层返回视觉皮层的凹入扫描加入时才会产生有意识的感知。在经过训练以发出信号是否看到嵌入在背景图像中的突出人物的猴子中，V1 神经元的早期前馈反应是相同的。相比之下，只有当猴子看不到图形时，才会抑制后来的反馈成分，并且这个后来的成分（但不是早期的成分）被光麻醉消除。人类和小鼠的定向连接研究表明，当感知到 somato 感觉刺激时，自上而下的连接比不感知时更强。

图

一种视觉体验，特别是以闪光为特征的视觉体验，它是对视觉皮层的直接机械、电或磁刺激的反应。

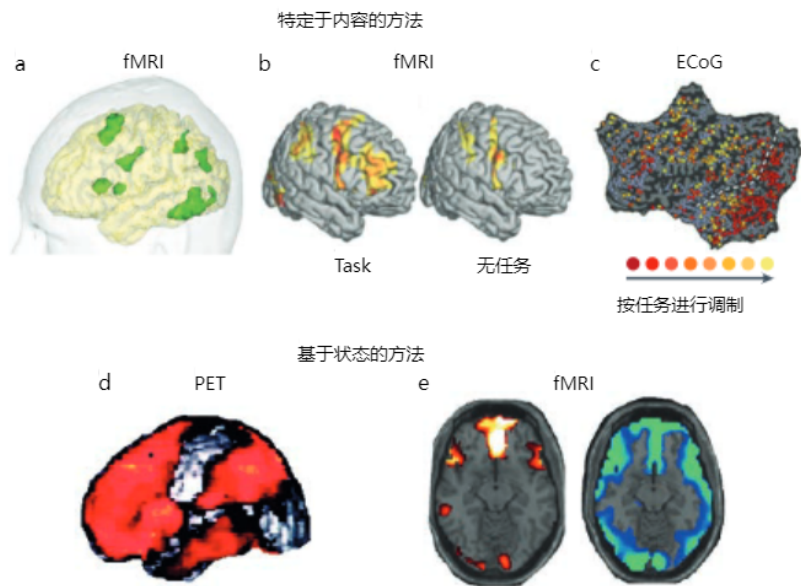


图2 | 识别意识的内容特异性和完全神经相关性。

一个寻找意识内容特异性神经相关性 (NCC) 的功能性 MRI (fMRI) 实验的结果。该实验将视觉单词呈现期间的活动与相同单词被掩盖因此不可见时的活动进行对比。此任务涉及通过按下按钮的显式报告。此类研究表明, 额顶叶网络和横纹枕外区域的活动构成了 NCC。乙 | 在双眼竞争范式中发现了类似的额顶活动模式, 其中志愿者主动报告他们的感知 (任务)。然而, 当志愿者在没有明确报告知觉变化 (无任务) 的情况下经历竞争时, 额叶区域的神经活动不存在, 而枕骨和顶叶区域的激活仍然存在。c | 来自

在以下患者中使用视觉单回范式的皮层电图 (ECoG) 研究

植入硬膜下电极阵列的癫痫。当两张连续图片相同时, 参与者按下按钮 (目标试验)。颜色表示在所有显著响应的电极上 (在非目标或目标试验期间), 运动任务 (红色代表低调制, 黄色代表高调制) 对神经活动的调制强度。枕颞视觉皮层区域 (如白色虚线右侧所示) 对看到的刺激做出快速反应

与任务类型无关 (红色), 而额叶区域则由任务类型 (黄色) 调制。d | 一项使用状态间范式的正电子发射断层扫描 (PET) 研究结果显示, 在深度非快速眼动 (NREM) 睡眠期间与清醒睡眠期间的大脑活动进行对比, 结果表明, 睡眠期间顶叶和额叶皮层的绝对脑血流量水平降低。这表明额顶叶网络中的活动可能对意识至关重要。e | 失神发作期间 fMRI 信号平均百分比变化的体素逐体素图: 额顶叶活动在意识丧失期间增加 (暖色), 在随后的意识恢复期间减少 (冷色)。a 部分经 Elsevier 许可改编。b 部分改编自, 经神经科学学会许可转载, 来自双眼竞争: 额叶活动与内省和行动有关, 但与感知无关, Frässle, S., Sommer, J., Jansen, A., Naber, M. & Einhäuser, W., 34, 5, 2014; 通过 Copyright Clearance Center, Inc. 传达的许可。c 部分经 Elsevier 许可改编。d 部分改编自 REF. 110, 经神经科学学会许可转载, 来自人类非快速眼动睡眠进行过程中中脑网状形成和新皮层的活动, Kajimura, N., Uchiyama, M., Takayama, Y., Uchida, S., Uema, T., Kato, M., Sekimoto, M., Watanabe, T., Nakajima, T., Horikoshi, S., Ogawa, K., Nishikawa, M., Hiroki, M., Kudo, Y., Matsuda, H., Okawa, M. & Takahashi, K., 19, 22, 1999; 通过 Copyright Clearance Center, Inc. 传达的许可。e 部分改编自 REF. 112, 经神经科学学会许可转载, 摘自典型儿童失神发作的动态时间过程: 脑电图、行为和功能磁共振成像, Bai, X., Vestal, M., Berman, R., Negishi, M., Spann, M., Vega, C.,

使用动态因果建模和其他连接指数的脑损伤患者和镇静患者的神经影像学研究也支持保留的反馈连接对于意识所必需的假设。

细胞类型特异性。一个悬而未决的问题是, 不同的皮质细胞类型——例如在具有大而复杂的大脑的物种的额叶第 5 层中发现的纺锤体神经元 (也称为 von Economo 神经元)——是否与意识的特定方面有关。对猫的放射自体影像学研究表明, 在慢波睡眠期间, 视觉皮层的下颗粒层活动减少。在第 5B 层的各种物种中发现的大而厚的簇状锥体神经元似乎有能力通过其远端顶端簇集成局部和远距离输入, 这些簇状神经元接收来自更高级别皮层区域的大量反馈。然而, 这些厚簇状细胞主要投射到皮层下结构, 它们在皮层内的有限连接表明它们可能更适合实施介导无意识功能和行为的皮层-皮层下-皮层环。相比之下, 仅在第 5A 层形成皮质-皮质连接的薄簇状锥体神经元的互连性更强, 第 6 层中的一些细胞也是如此。

颗粒上锥体细胞比 5A 层神经元连接得更密集。来自这些神经元的前馈投射和反馈投射都起源于皮层的表层, 并且比起源于下颗粒层的神经元表现出更高的地形精度。颗粒上锥体细胞的顶端树突——以及位于浅层的不同类型的抑制性中间神经元——也是反馈连接和弥漫性投射丘脑基底细胞的目标。此外, 尽管下层和上层是相互关联的, 但它们可能会因注意力过程和睡眠而解耦。从功能上讲, 颗粒上皮层中的兴奋性神经元的放电特性比颗粒下神经元更具体。神经元雪崩——自发活动的时空模式, 反映了有利于信息集成的网络兴奋性临界状态——仅发生在超颗粒层中。在许多物种中, 颗粒上层的神经活动通常与意识相关。例如, 只有当感知到接近阈值的刺激时, 可能源自超颗粒层的负慢电位才会出现在刺激开始和行为反应之间。在异丙酚麻醉下, 缓慢皮质电位的这种晚期负向变化消失, 而早期阳性成分被保留。再举一个例子, 在清醒猴子的体感皮层中, 有意识的检测与兴奋性输入到颗粒上层 (最有可能是源自较高皮层的反馈连接) 产生的 N1 事件相关电位 (ERP) 的大小和潜伏期之间存在相关性。值得注意的是, N1 在全身麻醉和慢波睡眠期间被消除。

神经生理学

Gamma synchrony.当开始系统地寻找 NCC 时,在麻醉和清醒的猫中发现视觉皮层响应伽马范围 (30-70 Hz) 中两个共同移动的视觉刺激而同步的神经元放电,这引起了极大的兴奋。这导致了意识需要通过 γ 范围内的有节奏放电来同步神经元群的提议,这可能解释了单次体验中多个刺激特征的结合。猫视觉皮层中的刺激特异性伽马范围同步是通过注意力和对网状形成的刺激来促进的。伽马同步性反映了双眼竞争期间的感知优势,尽管发射速率可能不会改变。人类脑电图和脑磁图研究还表明,长距离伽马同步可能与视觉意识相关。

然而,其中许多研究并没有仔细地将有意识的能见度与选择性注意力区分开来(见补充信息 S1(框))。完成此操作后,高范围 gamma 同步与注意力相关,与参与者是否看到刺激无关,而中范围 gamma 同步与刺激的可见性相关(另见)。 γ 同步性可以在早期 NREM 睡眠期间、癫痫发作期间的麻醉期间持续甚至增加,并且可以在暴露于诱导无意识情绪反应的刺激时出现,这表明 γ 同步性可以在没有意识的情况下发生。人类视觉皮层的皮层电图研究表明,窄带伽马振荡是由某些空间模式(例如亮度光栅)可靠地引起的,但不是由其他空间模式(例如观察者容易看到和识别的噪声模式和自然图像)引起的。这导致了一个结论,即 γ 带振荡对于看到不是必需的。

第 3b 页。另一个经过充分研究的意识电生理候选标志物是由视觉或听觉刺激诱发的晚期(刺激开始后 >300 毫秒)阳性额顶叶 ERP,称为 P3b,它于 50 年前首次被描述。使用掩蔽、注意力眨眼和刺激强度操纵的特定内容、基于任务的范式的研究表明,ERP 的 P3b 组件与刺激检测的主观报告具有稳健的相关性。因此,使用听觉古怪范式测量的 P3b 已被提议作为意识的特征,揭示了通过涉及额顶叶区域的分布式网络对皮层活动的非线性放大(也称为点燃)。

然而,这种解释与几个实验结果相矛盾。例如,即使参与者清楚地意识到它们,与任务无关的刺激也不会触发 P3b,而没有被有意识检测到的刺激可以触发 P3b。当参与者在工作记忆中已经有目标刺激时,P3b 不会发出有意识感知的信号。

状态间范式的发现也对使用 P3b 点火作为意识的可靠特征提出了质疑,因为由整体违反听觉规律(例如,相同-不同音调的序列)引起的 P3b 并不区分植物人(可能是无意识的)和最低意识的患者。事实上,大多数脑损伤患者不存在 P3b,他们保持明显的意识,并且在识别最低意识患者时具有最低敏感性(0.14)。P3b 信号的多元解码可以提高响应听觉规律的全局违规的灵敏度。然而,当应用这种分析时,有可能在 40% 的昏迷患者中发现类似 P3b 的成分没有反应、镇静和体温过低。

因此,P3b 不是意识的标志。

视觉意识消极性,即早在刺激开始后 100 毫秒就开始的 ERP 偏转,在 200-250 毫秒左右达到峰值,并局限于后皮层(枕叶、颞叶和后顶叶),可能与有意识感知更相关。甚至更早的顶叶和颞叶诱发反应(在刺激开始后约 70 毫秒)分别与顶叶和枕叶 TMS 引起的磷脂感知相关。

激活的脑电图。在专注清醒期间进行的脑电图记录观察到的低电压快速活动,也称为激活或不同步的脑电图,是最早的候选意识电生理指标之一,并且仍然是可用的最敏感和有用的标志物之一。在过去的 30 年里,来自猫皮层和丘脑神经元的细胞内记录揭示了从表征清醒的低压快速活动转变为表征深度慢波睡眠和某些形式的麻醉的高压、慢速活动的基础机制。当丘脑神经元超极化时,它们从强直模式切换到爆发放电模式,导致脑电图在纺锤体(12-14 Hz)和 θ (5-8 Hz) 范围内同步。当皮层神经元开始每秒左右在去极化上行状态和超极化下行状态之间同步时,脑电图中会出现 delta 范围(<4 Hz;也称为慢波)的较大振荡

(图 3g)。这一系列生理事件伴随着生理、药理和病理条件下的意识丧失。一般来说,慢波可以由皮层下激活系统的放电速率降低、苍白球对丘脑施加的过度抑制以及昏迷患者中常见的皮质传入神经脱退的临界水平引发。

在脑电图中检测重复的高振幅慢波(>75 μV)是评估人类意识丧失的有效方法,并且比大多数可用的替代方案都要好。例如,慢波在深夜的深度睡眠中很突出,如果参与者被唤醒,通常会声称他们根本没有经历任何事情。同样,慢波功率的突然增加与行为意识丧失相吻合

听觉古怪范式

一系列听觉刺激,其中最后一个刺激与前一个刺激不同;例如,一系列低频音调后跟一个高频调

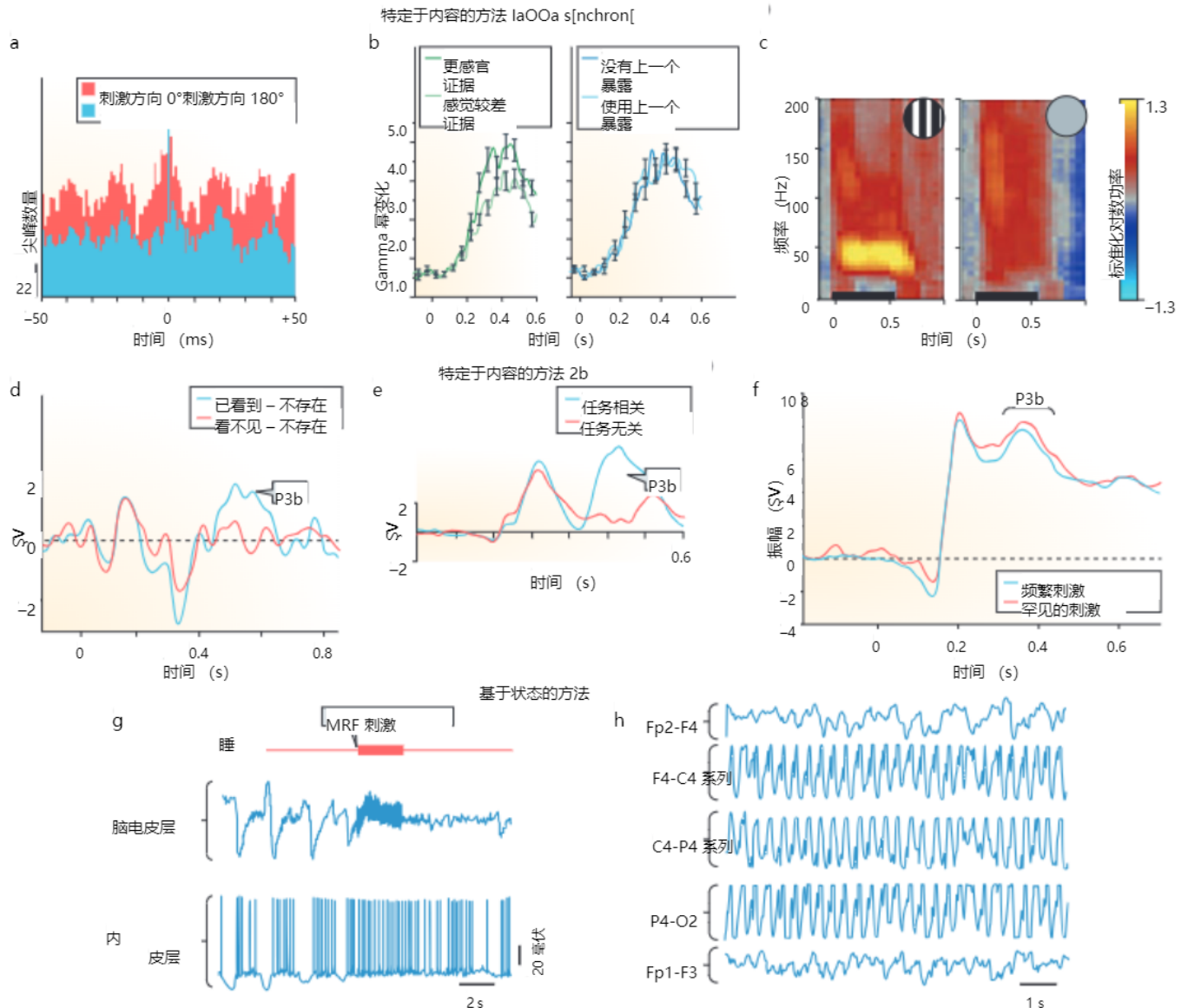


图 3 |意识的候选神经生理学标志物。一个 |Gamma 同步性已被提议为意识的相关性。根据相距 7 mm 的两个单元的射击响应计算的交叉相关图。当移动的条刺激两个神经元的感受野时，猫的视觉皮层显示出强烈的伽马波段同步。乙 |然而，在人类的高级视觉皮层中，当通过增加感觉证据使降解的刺激可见时，颅内伽马波段反应会增加，但当先前的暴露将能见度提高到相同程度时，颅内伽马波段反应不会增加。c |可见光栅刺激在人类视觉皮层中引起强烈的伽马振荡（30-80 Hz），而同样可见的噪声模式或自然图像则不会，这表明伽马活动对于视觉意识不是必需的。d |事件相关电位的晚期积极成分（称为 P3b）也被提议作为意识的特征。在注意眨眼范式中，P3b 是刺激可见性的稳健相关性。e |然而，当视觉意识和任务相关性被独立操纵时，无论参与者是否意识到它们，任务无关的刺激的 P3b 都是不存在的。未被有意识地检测到的刺激会触发重要的 P3b 成分。克 |脑电图（EEG）活动从低频向高频的转变已被提议作为意识的相关性。中脑网状结构（MRF）的电刺激会引起猫的脑电图激活和行为觉醒；脑电图慢波被低电压快速活动和皮层中稳定的膜电位所取代。h |在一些非惊厥性癫痫持续状态病例中，在清醒、清醒的患者中观察到高振幅的双侧慢波。a 部分来自 Nature Publishing Group。B 部分改编自，神经科学学会，来自视觉皮层中的局部类别特定伽马波段反应并不反映有意识的感知，Aru, J., Axmacher, N., Do Lam, A. T., Fell, J., Elger, C. E., Singer, W. & Melloni, L., 32, 43, 2012; 通过版权清算中心, Inc. 传达的许可。部分改编自, Hermes, D., Miller, K. J., Wandell, B. A. & Winawer, J. 人类视觉皮层中伽马振荡的刺激依赖性。大脑。Cortex, 2015, 25, 9, 2951-2959, 经牛津大学出版社许可。d 部分来自 Nature Publishing Group。e 部分改编自。f 部分经 Elsevier 许可可改编。g 部分经美国科学促进会许可可改编。h 部分经 John Wiley & Sons 许可可改编。

使用异丙酚诱导全身麻醉。在临床环境中,从 delta 到 theta 再到 alpha 范围频率优势的波的变化模式对应于从植物人状态或昏迷到最低意识状态再到行为意识的进展。

然而,根据整体脑电图模式区分有意识和无意识参与者并不总是可靠的。例如,在严重缺氧后昏迷的患者中记录了广泛的 α 节律。相反,在一些罕见的癫痫持续状态下,脑电图可以在有意识的参与者中显示持续的大慢波。在此类患者中,慢波活动可能仅涉及某些皮质区域。颅内电记录显示,在睡眠期间,一些皮质区域可能会被激活,而头皮脑电图仍以慢波为主。源模型显示,当参与者报告视觉梦时,在从慢波睡眠中醒来之前,顶枕区域的这种局部激活的脑电图会发生,即使其他皮质区域此时显示低频活动。因此,局部而不是全局 EEG 激活对意识很重要,尤其是在后皮质热区。

而 EEG 分化测量(例如双频指数和频谱熵)仅在组级别有用,因为参与者之间存在很大差异。

使用 TMS 和 EEG 记录的组合获得的扰动复杂性指数(PCI)根据有意识需要皮层活动的分化和整合的概念来评估意识水平。与自发活动分化的测量不同,PCI 评估皮层对扰动的确定性反应,因此在很大程度上对随机过程或未真正整合的局部生成的模式不敏感。与依赖于广泛神经同步的整合测量不同,当神经激活在空间上扩展但未区分时,PCI 较低,这在麻醉和全身性癫痫发作期间经常出现。当参与者与感觉输入和运动输出断开连接时,例如在 REM 睡眠和氯胺酮麻醉期间,TMS 也可用于评估意识,因为它绕过了感觉通路。PCI 是成功评估不同条件下(例如,在不同的睡眠阶段、暴露于麻醉剂期间和意识障碍期间)和单个参与者水平的意识水平的第一个指标。

神经分化和整合

脑电图仍然是区分有意识和无意识患者的基本临床工具。这种评估通常包括自发性脑电图的定性特征(例如激活)以及脑电图活动如何响应捕捉大脑中电活动的时空分化程度的扰动(例如当患者睁开眼睛时)。这种激活脑电图的经典概念,在寻找 NCC 时经常被忽视,它表明大量的神经活动模式对意识很重要;最近的研究支持这一观点。例如,在大鼠中,独特的 fMRI 血氧水平依赖性(BOLD)模式的数量随着地氟醚麻醉意识的恢复而增加。猴子清醒时 fMRI 功能连接配置的库比在异丙酚麻醉期间更大。同样,皮层电动力学在意识丧失时变得更加稳定,而不管麻醉剂对活动的特定影响如何。在人类中,测量大脑活动的熵用于评估麻醉深度,并为植物人状态下的患者提供意识恢复的有用预后指数。

人们普遍认为,意识也需要一个集成的神经基质。为了支持这一观点,全脑功能连接的 fMRI 研究表明,当在睡眠、麻醉和昏迷期间失去意识时,整合度会降低,模块化会增加。在更精细的时间尺度上,通过使用 EEG 测量功能连接已经获得了类似的结论,尤其是在 alpha 和 theta 范围内。然而,在意识丧失的情况下,例如在异丙酚麻醉或全面性癫痫发作期间,皮层整合指标(例如 EEG 相干性和 Granger 因果关系)可以增加

结论

自 1990 年开始对 NCC 的现代探索以来,已经取得了很大进展。哲学家和科学家的概念工作阐明了研究特定意识内容和整体意识的神经相关性的重要性。目的是避免因任务执行和行为状态变化而导致的混淆,以便 NCC 本身可以与导致和随后成为意识的神经事件隔离开来。根据 NCC 的定义,不仅要考虑来自神经影像学研究和单位记录的相关证据,还要考虑来自脑刺激和病变研究的因果证据,这一点也很重要。

完整 NCC 和内容特异性 NCC 的解剖基础不包括过去研究中强调的宽额顶叶网络,而是主要定位于更受限的额顶叶枕热区,并有来自一些前部区域的额外贡献。至少这个后特权区的一些皮质区域,尤其是高级感觉区域,接近于符合内容特异性 NCC 的条件。例如,在人类中,面部区域的激活与看到的面孔密切相关,而刺激同一区域(右侧)可以诱导或改变对面孔的感知,至关重要,面孔区域的病变使参与者无法识别熟悉的面孔(面盲症)。

体验与后热区活动相关的特定内容不需要放大额顶网络活动。相反,额叶皮层参与分配注意力和任务执行、监控和报告。这说明了过于依赖神经影像学研究的相关证据来识别 NCC 的危险:结果

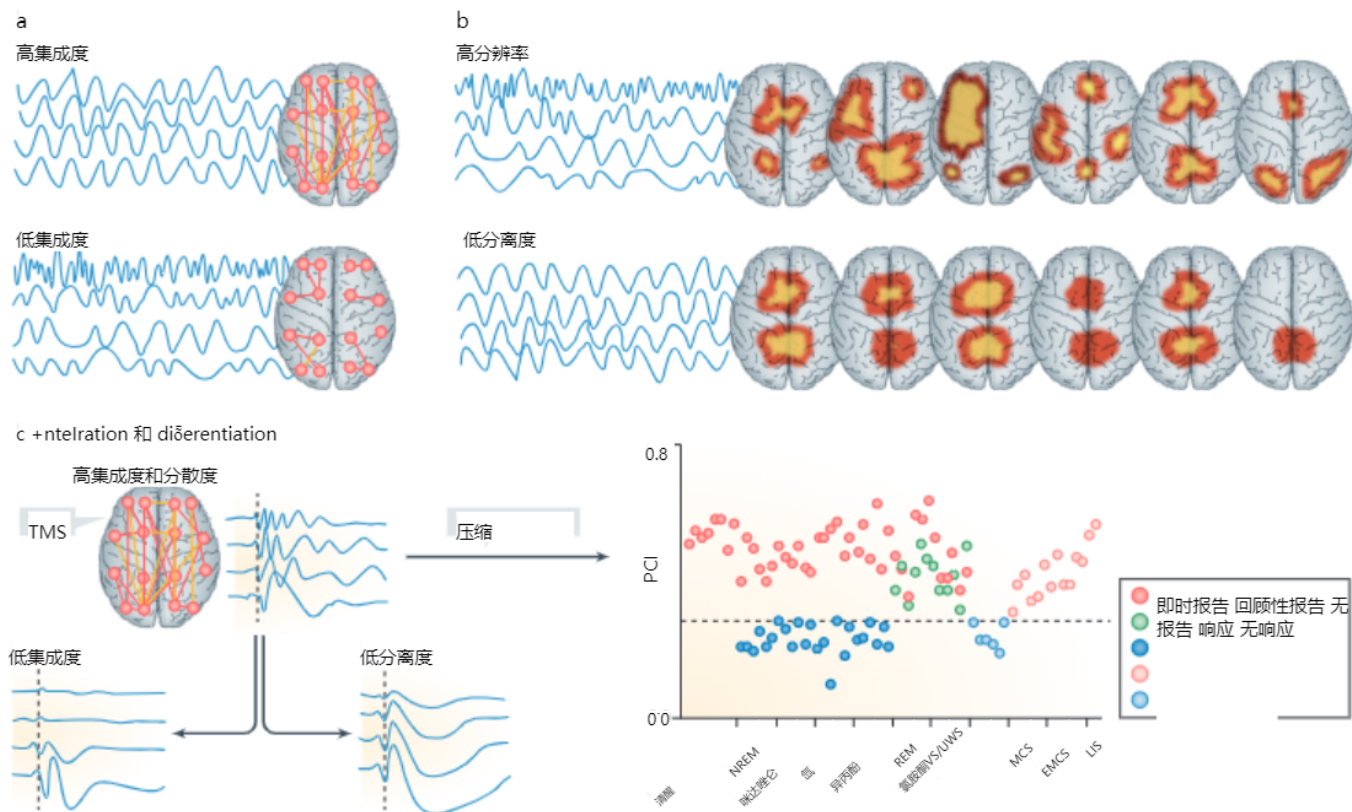


图 4 | 神经分化和整合作为意识的神经相关性。a 示意图
自发性大脑活动的两个理想化时间序列（脑电图（EEG））和相应的映射
皮质连接。通过功能连接指数衡量的集成度，当时间序列高度相关时（上图）往往很高，而当时间序列不高度相关时（下图）往往很低。b 相同的两个时间序列与大脑活动时空变化的相应地图一起显示。当时间序列不高度相关时（随机时间序列最大），差异性反映在皮层活动的后续图之间的差异中，往往是高（上图），而当它们高度相关时，分化往往是低（下图）。

c | 扰动复杂性指数（PCI）同时量化积分和微分。计算 PCI 包括用经颅磁刺激（TMS）扰动大脑，记录脑电图的结果以检测 TMS 扰动（整合）所参与的因果皮层相互作用模式，并压缩该模式以使用算法复杂性测量（分化）计算其时空变异性。整合响应和差分响应的可压缩性较低，从而导致 PCI 值较高。相比之下，对 TMS 的局部（低整合）或刻板（低分化）EEG 反应可以被有效压缩，从而产生低 PCI 值。如右侧面板（真实数据）所示，与 PCI 联合测量整合和差异化建立了一个通用的测量量表，该量表在意识-意识光谱的许多不同条件下都有效，并且在单个参与者的水平上是可靠的，包括：那些清醒并能够立即报告他们有意识的人（红色圆圈）；快速眼动（REM）睡眠和氯胺酮麻醉的参与者没有反应，但能够回顾性报告他们有意识（绿色圆圈）；非快速眼动（NREM）睡眠或全身麻醉（咪达唑仑、异丙酚和氯胺酮）的参与者，他们没有提供觉醒的意识报告（深蓝色圆圈）；植物人状态/无反应觉醒综合征（VS/UWS）患者（浅蓝色圆圈）；以及处于最低意识状态（MCS）、从 MCS（EMCS）或闭锁综合征（LIS）（浅红色圆圈）出现的反应性脑损伤患者。c 部分经美国科学促进会许可可改编。

在大脑错综复杂的连接中，前额叶皮层、基底神经节甚至小脑的活动可以与有意识的感知系统性地共同变化，而无需对此负责。

一些前额叶区域可能针对特定类型的体验介导内容特定的 NCC，例如反思和内省的感觉、评估和情感，而其他前额叶区域对意识体验没有直接贡献，与基底神经节和小脑没有什么不同。

目前尚不清楚初级感觉区域内的神经元是否为意识贡献了特定内容——例如，V1 中的神经元是否负责视觉空间中的感知位置。

脑干网状结构、旁正中丘脑以及后内侧皮层的一部分可能为完全意识提供背景条件。通过充当激活影响和皮层枢纽，它们实现了直接贡献有意识内容的皮层区域之间的有效互动。

框 1 | Hard Case 和 Hard Call

在一些因脑损伤而行为无反应的患者中，可以搜索意识的完全或内容特异性神经相关性（来自健康对照受试者的实验）。例如，一名处于植物人状态的患者，当被告知

想象一下打网球或在她们的房子里精神导航，在特定皮质区域表现出增加的血流动力学活动

以类似于健康对照受试者的方式。然而，许多患者

有行为意识的人未通过此测试。此外，对于大脑严重受损和非活动的患者，除了一个或几个显示出代谢和电生理激活迹象的孤立皮质区域外，尚不清楚应该得出什么结论。

这些孤立的功能组织岛能支持一种有限的意识吗？拥有这样一个大脑孤岛是什么感觉

活动，如果相关患者确实有任何感觉？

在研究异态睡眠时也会出现类似的问题。梦游者经常表现出复杂的行为，但很难唤醒他们，而且他们通常不记得任何梦。梦游发作期间的神经影像学检查显示局部睡眠和觉醒状态的混合特征。在癫痫发作期间（例如，部分性癫痫发作伴自动症和许多全身性癫痫发作的情况，例如失神）也很难评估意识，这些发作并不总是与完全意识丧失有关。同样，用氯胺酮等解离性麻醉剂麻醉的患者对大脑有复杂的影响，完全没有反应，但是，在醒来时，报告了麻醉期的漫长而生动的梦境。对保持不动的患者的意识评估——例如，由于极端的帕金森样状态或紧张症——甚至更成问题。

同样，新生儿的意识体验程度尚不清楚，新生儿的大脑不成熟，皮质结构之间的连接受限。据报道，出现了类似于 P300 的海浪

在 6-16 个月大的婴儿中，虽然它更虚弱，但变化更大并且比成人晚。然而，正如正文中提到的，

昏迷患者可出现 P3b 样波

和体温过低，但在一些有意识的成年人中不存在。

因此，诉诸 P3b 波来推断婴儿存在意识，而新生儿和早产儿没有意识是有问题的。

在非人类中评估意识甚至更成问题

动物。哺乳动物很可能与人类有许多共同的行为特征，并且大脑的组织方式与人类相似

大脑，是有意识的。事实上，在用于研究

人类意识的神经相关性，猕猴的行为与人类非常相似，包括在它们看不到

盲视条件下的刺激。然而，在

从进化和神经的角度来看，他们与人类的距离越远，他们是否有意识的问题变得更加困难。鸟类、鱼类、头足类动物和昆虫能够做出复杂的、习得的、非刻板的行为，这些行为通常与人类的意识有关。尽管他们的神经系统可能更小且组织方式不同，但他们仍然非常复杂。例如，蜜蜂的大脑包含近 100 万个神经细胞，这些神经细胞的密度是新皮层的十倍，并组装在

非线性反馈电路。然而，人类可以以看似无意识的方式执行复杂的行为，例如检测单词的含义、进行简单的算术或快速打字，而人脑中高度复杂的结构（例如小脑）对意识没有贡献。因此，当蜜蜂在迷宫中选择一个标有红色的分支点时，我们不知道它是有意识地这样做，就像人类在这种情况下所做的那样，还是通过遵循无意识的程序。

简而言之，意识似乎不需要单个大脑区域，但一些区域，尤其是后皮层热区，是完全和特定内容 NCC 的良好候选者。

关于意识的神经生理学标志物，伽马活动或同步性或 ERP P3b 可能是意识特征的希望已被证明是虚幻的。激活的脑电图是最古老的意识电生理指标之一，是比这些指标更好的意识标志，只要考虑到重要的是局部而不是整体脑电图激活，尤其是在后皮层热区内。

新的意识指数评估神经活动的分化（不同射击模式的大量库的可用性）及其整合

（神经系统是否表现为单个实体）。其中最有可能的是分化和整合的同时因果评估——例如，TMS 脉冲后脑电图反应的复杂性。

大脑中因果相互作用的绝对数量，以及许多经历的转瞬即逝的性质，甚至对 NCC 的复杂实验方法也构成了挑战。NCC 本身只能提供有关严重脑损伤患者、婴儿、胎儿、非人类物种或智能机器意识的少量信息。除了实证工作之外，这一领域的进一步发展还需要可检验的理论，这些理论以原则性的方式解决意识是什么以及其物理基础的要求是什么。

1. 托尔尼, G. 意识信息论
consciousness: 更新的帐户. Arch. Ital. Biol.
150, 56–90 (2012).
2. 波斯纳, J. B., 萨根, C. B., 格夫, N. D. & Plum, F.
Plum 和 Posner 对昏迷和昏迷的诊断 (牛津大学出版社, 2007
年).
描述意识障碍的规范临床测试.
3. Rees, G., Kreiman, G. & Koch, C. 人类意识的神经相关
性. Nat. Rev. 神经科学, 3, 261–270 (2002).
4. Faivre, N., Salomon, R. & Blanke, O. 视觉意识和
身体自我意识.
电流. 意见. 神经学 28, 23–28 (2015).
5. Merrick, C., Godwin, C., Geisler, M. & Morsella, E. 视觉
系统是最佳意识神经相关性的门户. 前脑, 心理学 4, 1011
(2014).
6. Gallace, A. & Spence, C. “触觉意识”的认知和神经相关性: 多
感官
意识. 认知 17, 370–407 (2008).
7. 弗莱明, S. M. & 多兰, R. J. 先认知能力的神经基础. Phil.
Trans. R. Soc. B 367, 1338–1349 (2012).
8. 劳里斯 (非) 意识的神经相关性: 植物人状态的教训. Trends Cogn.
Sci. 9, 556–559 (2005).
9. Giacino, J. T., Kalmar, K. & Whyte, J. 昏迷昏迷意识量表——
修订版: 测量特性和诊断效用. Arch. Phys. Med.
康复, 85, 2020–2029 (2004).
10. Schnakers, C. 等人. 植物人和最低意识状态的诊断准确性: 临床共识
与标准化神经行为评估. BMC 神经,
9, 35 (2009).
11. Owen, A.M. 等人. 在植物人状态下检测意识. 科学 313,
1402 (2006).
第一项使用 fMRI 推断植物人状态下行为无反应患者的意识的研
究.
12. Kunimoto, C., Miller, J. & Pashler, H. 近阈辨别反应的置信
度和准确性.
意识. 认知 10, 294–340 (2001).
13. Reingold, E. M. & Merikle, P. M. 使用直接和间接的措施来研
究感知, 而无需
意识. 感知. 心理学, 44, 563–575 (1988).
14. 魏斯曼, L. 失明只是正常视力下降吗? Exp. Brain Res. 192,
413–416 (2009). 15. Snodgrass, M., Bernat, E. & Shevrin, H.
无意识感知: 一种基于模型的方法和
证据. 感知. 心理学, 66, 846–867 (2004).

16. Sandberg, K., Timmermans, B., Overgaard, M. & Cleeremans, A. 测量意识：是测量得比另一个更好？意识。认知 19, 1069–1078 (2010)。
- 一项比较不同意识行为测量的研究。
17. Del Cul, A., Baillet, S. & Dehaene, S. 大脑动力学是获得意识的非线性阈值的基础。PLOS Biol. 5, e260 (2007)。18. Cowey, A. & Stoerig, P. 猴子的盲视。自然 373, 247–249 (1995)。
19. Kepecs, A., Uchida, N., Zariwala, H. A. & Mainen, Z. F. 神经相关性、计算和行为决策重度的影响。自然 455, 227–231 (2008)。
20. Leopold, D. A. 初级视觉皮层：意识和盲视。神经科学教师, 35, 91–109 (2012)。
- 意识。模糊。神经科学, 2, 263–275 (1990)。
- 引发当代对 NCC 的探索的主要出版物之一。22. 科赫, C. 追求意识：一种神经生物学方法 (罗伯茨, 2004 年)。
23. Baars, B. A. 《意识的认知理论》(剑桥大学出版社, 1988 年)。
- 介绍意识的全局工作空间理论。
24. Blake, R. & Logothetis, N. K. 视觉竞争。Nat. Rev. 神经科学, 3, 13–21 (2002)。
25. Tsuchiya, N. & Koch, C. 连续闪光抑制减少负侧。Nat. 神经科学, 8, 1096–1101 (2005)。
- 报告发现了一种广泛使用的持久视觉适应技术。
26. Imamoglu, F., Kahnt, T., Koch, C. & Haynes, J. D. 功能连接的变化支持意识。对意识。神经科学 63, 1909–1917 (2012)。
27. Breitmeyer, B. G. & Ögmen, H. 视觉向后掩蔽的最新模型和发现：比较。review and update. 感知, 心理物理学, 62, 1572–1595 (2000)。
28. Francis, G. 光对视觉掩蔽的强度理论。心理学修订版 107, 768–785 (2000)。29. Koivisto, M. & Revonsuo, A. 视觉意识的事件相关脑电位相关性。神经科学, 生物行为, Rev. 34, 922–934 (2010)。30. Miller, S. M. 接近意识的构成。前面。心理学 5, 1293 (2014)。
31. Aru, J., Bachmann, T., Singer, W. & Melloni, L. 视觉意识的神经相关性。神经科学, 生物行为, Rev. 36, 737–746 (2012)。32. de Graaf, T. A., 谢, P. J. & 萨克, A. T. 意识的神经相关性中的“相关性”。神经科学, 生物行为, Rev. 36, 191–197 (2012)。
33. Aru, J. 等人。视觉皮层中局部神经细胞群的 gamma 波反应并不反映意识的感知。J. 神经科学, 32, 14909–14914 (2012)。34. Pitts, M. A., Metzler, S. & Hillyard, S. A. 从神经中分离意识感知的神经相关性。神经科学, 生物行为, Rev. 36, 191–197 (2012)。
- 报告一个人的盲视的相关性。前面。心理学, 5, 1078 (2014)。
35. Tsuchiya, N., Wilke, M., Frässle, S. & Lamme, V. A. 无报告范式：提取真正的神经意识的相关性。趋势认知科学 19, 757–770 (2015)。
36. Frässle, S., Sommer, J., Jansen, A., Naber, M. & Einhäuser, W. 双眼竞争：眼球运动与内容和行动有关，但与感知无关。J. 神经科学, 34, 1738–1747 (2014)。
- 开创性地应用无报告范式来研究双眼竞争。
37. Maquet, P. 等人。人类睡眠期间的功能神经解剖学。J. 神经科学, 17, 2807–2812 (1997)。38. Massimini, M. 等人。睡眠期间皮层有效连接中断。科学 309, 2228–2232 (2005)。
- 第一项使用 TMS 和 EEG 测量睡眠期间回同步化和分化分解的研究。
39. Alkire, M. T., Hudetz, A. G. & Tononi, G. 意识和麻醉。科学 322, 876–880 (2008)。40. Brown, E. N., Lydic, R. & Schiff, N. D. 全身麻醉、睡眠和昏迷。N. Engl. J. Med. 363, 2638–2650 (2010)。
41. Laureys, S., Owen, A. M. & Schiff, N. D. 昏迷、植物人状态和昏迷的大脑功能。柳叶刀神经学 3, 537–546 (2004)。
42. Gosseries, O., Di, H., Laureys, S. & Boly, M. 测量严重昏迷的大脑的意识。安眠。昏迷。神经科学, 37, 457–478 (2014)。
- 意识障碍的临床和神经影像学方面的全面回顾。
43. 霍伊, J. 意识的神经相关性：更新后的实验方法吗？意识。认知, 18, 428–438 (2009)。
44. Siclari, F., LaRocque, J. J., Bernardi, G., Postle, B. R. & Tononi, G. 意识的神经相关性 sleep：一种无任务的、状态内的范式。http://biorxiv.org/content/early/2014/12/30/012443 预印本 (2014 年)。
45. 赫德里希-胡德里希非凡但并非非凡的人脑作为放大的具长轴动物大脑及其相关成本。Proc. Natl Acad. Sci. USA 109 (增刊 1), 10661–10668 (2012)。
46. Baumann, O. 等人。共识论文：小鼠在感知过程中的作用。小鼠 14, 197–220 (2015)。
47. Lemon, R. N. & Edgley, S. A. 没有小鼠的生活。大脑 133, 652–654 (2010)。
48. 于芳, 江, Q. J., 孙, X. Y. & 张, R. W. 一例完全性原发性小鼠发育不全的新病例：临床以及液体生物标志物学检查。大脑 138, e353 (2015)。
- 一个出生时没有小鼠但过着正常生活的患者的病例研究。
49. Moruzzi, G. & Magoun, H. W. 脑干网状形成和脑电图的激活。脑电图。克林。神经生理学, 1, 455–473 (1949)。
50. Parvizi, J. & Damasio, A. R. 脑干昏迷的神经解剖学相关性。大脑 126, 1524–1536 (2003)。51. Parvizi, J. & Damasio, A. 意识和脑干。认知 79, 135–160 (2001)。
- 当前对脑干在意识中的作用的理解。
52. Nir, Y. 等人。人类睡眠中的区域慢波和纺锤体。神经元 70, 153–169 (2011)。53. 布朗, R. E., 巴塞尔, R., 麦肯纳, J. T., 斯特罗克, R. E. & 麦卡利, R. W. 睡眠控制。和清醒。生理学修订版 92, 1087–1187 (2012)。
54. Siclari, F., LaRocque, J. J., Postle, B. R. & Tononi, G. 使用评估意识内的睡眠意识。一个连续范式。前面。心理学 4, 542 (2013)。
55. Bhatia, K. P. & Marsden, C. D. 人类基底神经节慢性病变的行为和运动后果。大脑 117, 859–876 (1994)。56. Wijidicks, E. F. & Cranford, R. E. 成人长期意识障碍状态的临床诊断。梅奥克林。Proc. 80, 1037–1046 (2005)。
57. Lutkenhoff, E. S. 等人。严重脑损伤后丘脑和丘脑外意识机制。Ann. Neurol. 78, 68–76 (2015)。
58. Jain, S. K. 等人。清醒成人双侧大脑前基底神经节出血：罕见病例报告。脑性杂志 27, 500–503 (2013)。
59. Straussberg, R. 等人。家族性婴儿双侧纹状体坏死：临床特征和对生物标志物的反应。神经科学 59, 983–989 (2002)。60. Caparros-Lefebvre, D., Destee, A. & Petit, H. 迟发性家族性肌张力障碍：可能是线粒体缺陷。诱导整个基底的弥漫性病变以醒。神经病学系统？神经外科杂志。精神病学 63, 196–203 (1997)。
61. Alexander, G. E., DeLong, M. R. & Strick, P. L. 功能分离电路连接的并行组织。基底神经节和皮层。安眠。神经科学教师, 9, 357–381 (1986)。
62. McHaffie, J. G., Stanford, T. R., Stein, B. E., Colziet, V. & Redgrave, P. 皮质下环状。基底神经节。趋势神经科学, 28, 401–407 (2005)。63. Torgerson, C. M., Irimia, A., Goh, S. Y. & Van Horn, J. D. 人类脑内的 DTI 连接。时。大脑 Mapp. 36, 827–838 (2015)。64. Crick, F. C. & Koch, C. 意识的用途是什么？Phil. Trans. R. Soc. B 360, 1271–1279 (2005)。65. Koubelissi, M. Z., Bartolomei, F., Belgyar, A. & Picard, F. 对小脑区域的电刺激会可逆地破坏意识。意识行为, 37, 32–35 (2014)。66. Damasio, A., Damasio, H. & Tranel, D. 双侧颞叶损伤后意识和感知的持续性。大脑, 皮质 23, 833–846 (2013)。
67. 博根, J. E. 关于意识的神经生理学：I. 概述。意识。认知 4, 52–62 (1995)。
- 丘脑的性核和中核。参与意识和意识过程的解剖学和功能证据。Brain Res. Rev. 39, 107–140 (2002)。
69. Schiff, N. D. 等人。严重脑损伤后丘脑刺激的行为改善。自然 448, 600–603 (2007)。70. 塔斯, E. 特异性和非特异性丘脑皮层连接的新观点。神经学 77, 49–71 (1998)。71. Theyel, B. B., Llano, D. A. & Sherman, S. M. 皮质丘脑皮质回路驱动感知。mouse 的皮层。Nat. 神经科学, 13, 84–88 (2010)。
72. Fuller, P. M., Sherman, D., Pedersen, N. P., Saper, C. B. & Lu, J. 重新评估其结构基础。上升系统。神经科学杂志 519, 933–956 (2011)。
73. Laureys, S. 等人。持续植物人状态不意味着感知加工的。神经科学 17, 732–741 (2002)。74. Lehky, S. R. & Maunsell, J. H. 在视觉的腹侧的 LGN 中没有双极竞争。Vision Res. 36, 1225–1234 (1996 年)。75. Wilke, M., Mueller, K. M. & Leopold, D. A. 视觉丘脑中的神经活动反映了知觉抑制。英国皇家科学期刊 106, 9465–9470 (2009)。
76. Panagiotaropoulos, T. I., Kapoor, V. & Logothetis, N. K. 主观视觉感知：从局部处理到大脑活动的神经现象。Phil. 译。R. Soc. B 369, 20130534 (2014 年)。
77. Boly, M. 等人。异侧抑制的意识丧失期间存在的 EEG 变化的连接变化。J. 神经科学, 32, 7082–7090 (2012)。78. Velly, L. J. 等人。麻醉剂皮质和皮质下结构的作用动力学差异。在麻醉期间。麻醉学 107, 202–212 (2007)。
79. Magnin, M. 等人。在人类中，入睡时的丘脑活动先于大脑皮层的关闭。英国皇家科学期刊 107, 3829–3833 (2010)。
80. Crick, F. & Koch, C. 我们是否意识到初级视觉皮层中的神经活动？自然 375, 121–123 (1995)。
- 提出 V1 中的神经元不是视觉意识的神经细胞。
81. 西尔万托, J. 初级视觉皮层是视觉意识所必需的吗？趋势神经科学, 37, 618–619 (2014)。82. 江, Y., 周, K. & He, S. 人类视觉皮层对不可见的色度闪烁做出反应。Nat. 神经科学, 10, 657–662 (2007)。
83. He, S. & MacLeod, D. I. 来自无形式模式的方向选择性适应和倾斜后效应。自然 411, 473–476 (2001)。
84. Haynes, J. D. & Rees, G. 预测人类初级视觉皮层活动中不可见刺激的方向。Nat. 神经科学, 8, 686–691 (2005)。
- 一项研究表明，人类 V1 中的血流动力学反应包含意识者在视觉掩蔽任务期间无法访问的信息。
85. Logothetis, N. K. 单个单元和有意识的视觉。Phil. Trans. R. Soc. Lond. B 353, 1801–1818 (1998 年)。
- 对 Logothetis 在进行双眼竞争的猴子视觉皮层中的经典单神经元研究的回顾。
86. Leopold, D. A. & Logothetis, N. K. 多重稳态现象：感知中的观点变化。趋势认知科学 3, 254–264 (1999)。
87. Polonsky, A., Blake, R., Braun, J. & Heeger, D. J. 人类初级视觉皮层中的神经活动与双眼竞争期间的感知相关。Nat. 神经科学, 3, 1153–1159 (2000)。
88. Lee, S. H., Blake, R. & Heeger, D. J. 双眼竞争期间初级视觉皮层的活动性进展。Nat. 神经科学, 8, 22–23 (2005)。89. Harrison, S. A. & Tong, F. 解码提示了早期视觉区域视觉工作记忆的内容。自然 458, 632–635 (2009)。
90. Donner, T. H., Sagi, D., Bonneh, Y. S. & Heeger, D. J. 人类侧向和腹侧视觉皮层活动诱导视觉失明的相反神经特征。J. 神经科学, 28, 10298–10310 (2008)。
91. Weiskrantz, L. 重新审视盲视。电流。意见。神经生物学, 6, 215–220 (1996)。
92. Horton, J. C. & Hoyt, W. F. 最外侧野视。纹状体外 (V2/V3) 皮质视觉的标志。大脑 114, 1703–1718 (1991)。

163. Singer, W. 时间作为编码空间? 电流, 意见, 神经生物学, 9, 189–194 (1999).
164. Roelfsema, P.R., Engel, A.K., Konig, P. & Singer, W. 视觉运动耦合与时间有关-皮层区域之间的滞后同步, 自然 385, 157–161 (1997).
165. Munk, M.H., Roelfsema, P.R., Konig, P., Engel, A.K. & Singer, W. 网状激活在其中的作用-皮层内同步的调节, 科学 272, 271–274 (1996).
166. Herculano-Houzel, S., Munk, M.H., Neuenschwander, S. & Singer, W. 精确同步的振荡放电模式需要电耦合, J. 神经科学, 19, 3992–4010 (1999).
167. Fries, P., Roelfsema, P.R., Engel, A.K., Konig, P. & Singer, W. 振荡反应的同步-视觉皮层与颞叶感知相关-竞争, 美国国家科学院院刊 94, 12699–12704 (1997).
168. Rodriguez, E. 等人, 感知的影子: 人脑活动的长距离同步, 自然 397, 430–433 (1999), 169. Melloni, L. 等人, 跨皮层区域的神经活动同步与-有意识的感知, J. 神经科学, 27, 2858–2865 (2007).
170. Wyart, V. & Tallon-Baudry, C. 视觉感知和空间注意力之间的神经分离, J. 神经科学, 28, 2667–2679 (2008).
- 最近的几篇论文之一, 认为视觉注意力可以独立于视觉感知运作。
171. Imas, O.A., Ropella, K.M., Ward, B.D., Wood, J.D. & Hudetz, A.G. 诱发性麻醉会破坏额叶-大量 γ 频率的向后循环信息传递, 神经科学, Lett. 387, 145–150 (2005).
172. Murphy, M.J. 等人, 鼻丙酮麻醉和睡眠: 一项高密度脑电图研究, 睡眠 34, 283–91A (2011), 173. Pockett, S. & Holmes, M.D. 意识期间的颅内电功率谱和相位同步-无意识, 意识, 认知 18, 1049–1055 (2009).
174. Luo, Q. 等人, 视觉感知、情感和 γ 波段同步, 大脑, 皮质 19, 1896–1904 (2009).
175. Hermes, D., Miller, K.J., Wandell, B.A. & Winawer, J. 人类视觉皮层中伽马振荡的刺激依赖性, 大脑, 皮质 25, 2951–2959 (2015).
- 一项研究表明, 许多感知到的图像不会引起癫痫患者视觉皮层上方的振荡下电极所评估的伽马波段活动。
176. Ray, S. & Maunsell, J.H. 网络节量影响尖端触发的局部场之间的关系-潜伏和同步连续, J. 神经科学, 31, 12674–12682 (2011).
177. Sutton, S., Braren, M., Zubin, J. & John, E.R. 刺激不稳定性诱发电位相关性, 科学 150, 1187–1188 (1965), 178. Sergent, C., Baillet, S. & Dehaene, S. 获得意识的大脑事件的时间-在注意的睡眠期间, Nat. 神经科学, 8, 1391–1400 (2005).
179. Pitts, M.A., Martinez, A. & Hillyard, S.A. 在以下条件下对刺激量进行视觉处理-注意力不集中的失明, J. Cogn. 神经科学, 24, 287–303 (2012).
180. Silverstein, B.H., Snodgrass, M., Shevrin, H. & Kushwaha, R. P3b, 意识和整合性-无意识处理, 皮质 73, 216–227 (2015), 证据无意识刺激可以触发 P3b.
181. Sitt, J.D. 等人, 植物人患者意识神经特征的大规模筛查-或最低意识状态, 大脑 137, 2258–2270 (2014).
182. Kotchoubey, B. 与事件相关的潜在意识测量: 两个方程式有三个未知数-大脑研究 150, 427–444 (2005).
183. Fischer, C., Luaute, J. & Morlet, D. 永久植物人或最低意识状态下的事件相关电位 (MMN 和新奇性 P3), 克林, 神经生理学, 121, 1032–1042 (2010).
184. Holler, Y. 等人, 在意识-意识, 克林, 神经生理学, 122, 1744–1754 (2011).
185. Faugeras, F. 等人, 在植物人状态下用事件相关电位探测意识, 神经科学 77, 264–268 (2011).
186. King, J.R. 等人, 听觉新奇反应的单次试验解码有助于检测意识, 神经科学 83, 726–738 (2013), 187. Tzovara, A., Simonini, A., Oddo, M., Rossetti, A.O. & De Lucia, M. 复杂声音的神经延迟-序列, 大脑 138, 1160–1166 (2015).
188. Rallo, H., Koivisto, M. & Revonsuo, A. 追踪意识感知背后的过程-概述-视觉感知的事件相关性在相关性, 意识, 认知 20, 972–983 (2011).
- 对视觉感知积极性的开创性描述, 这是视觉皮层中最具体的诱发电位相关性之一。
189. Steriade, M. 皮质丘脑共振, 警觉和清醒状态, 神经科学 101, 243–276 (2000), 190. Steriade, M., Timofeev, I. & Grenier, F. 自然清醒和睡眠状态: 从新皮层神经元起, J. 神经生理学, 85, 1969–1985 (2001).
191. McCormick, D.A., Wang, Z. & Huguenard, J. 神经递质对新皮层神经元的兴奋性的控制, 大脑, 皮质 3, 387–399 (1993), 192. Schiff, N.D. 平衡度在大脑中的中央丘脑底部刺激: 基本原理和提出的作用机制, 纽约科学杂志 1157, 101–116 (2009).
193. Timofeev, I., Grenier, F., Bazhenov, M., Sejnowski, T.J. & Steriade, M. 连续皮层振荡的起源-在传入神经分离的皮质板中, 大脑, 皮质 10, 1185–1199 (2000).
194. Fernandez-Espejo, D. 等人, 弥散加权成像区分植物人状态和最低意识状态, 神经影像 54, 103–112 (2011), 195. Kertai, M.D., Whitlock, E.L. & Avidan, M.S. 脑电图监测和大脑监测-心脏手术期间脑电图衍生的双频指数, 阿内斯, 镇痛, 114, 533–546 (2012). 196. Purdon, P.L. 等人, 丙泊酚意识丧失和恢复的脑电图特征, 美国国家科学院院刊 110, E1142–E1151 (2013).
197. Schiff, N.D., Nauev, T. & Victor, J.D. 意识障碍中的大规模脑动力学, 电流, 意见, 神经生物学, 25, 7–14 (2014).
198. Westmoreland, B.F., Klass, D.W., Sharbrough, F.W. & Reagan, T.J. Alpha-coma 脑电图、临床、病理和病因相关性, Arch. Neurol. 32, 713–718 (1975).
199. Gökçüoğlu, A. & Calışkan, A. 持续 9 年的弥漫性慢波状态, 无行为改变或智力下降, 癫痫 36, 210–213 (1995), 200. Vuilleumier, P., Assal, F., Blanke, O. & Jallon, P. 缺席时意识丧失的不同行为和脑电图地形相关性, 癫痫 41, 687–693 (2000), 201. Nobili, L. 等人, 睡眠的尾部方面: 从人类脑内记录观察, 大脑研究 199, 219–232 (2012), 202. Forgacs, P.B. 等人, 保留意识受损和基于影像学的命令跟随证据, Ann. Neurol. 76, 869–879 (2014), 203. Synek, V.M. 预后重要的脑电图昏迷-美国国家科学院院刊 110, E1142–E1151 (2013).
204. Hudetz, A.G., Liu, X. & Pillay, S. 鼻丙酮中在大脑状态的动态变化-诱导的昏迷, 大脑连续, 5, 10–22 (2015).
205. Barttfeld, P. 等人, 静息态大脑活动动力学中的意识特征, 美国国家科学院院刊 112, 887–892 (2015), 206. Solovey, G. 等人, 意识丧失与皮质活动的稳定性有关, J. 神经科学, 35, 10866–10877 (2015). 207. Sigl, J.C. & Chamoun, N.G. 脑电图的双频分析简介, 21, 502–506 (2012).
230. Blumenfeld, H. 癫痫中的意识障碍, 柳叶刀神经学 11, 814–826 (2012).
231. 兰斯顿, J.W. & 帕尔森斯, J. The Case of the Frozen Addicts (万神殿, 1995 年), 232. Northoff, G. 等人, 运动性紧张症中的右前额顶叶皮层功能障碍: 联合-神经心理学和区域脑血流研究, 心理学医学 30, 583–596 (2000).
233. Lagercrantz, H. & Changeux, J.P. 人类意识的出现: 从胎儿到新生儿的发育, 儿科, Res. 65, 255–260 (2009).
- 解决了新生儿何时第一次经历任何事件的问题, 以及在此期间发育中的大脑中发生的神经事件, 234. Kouider, S. 等人, 婴儿知觉意识的神经标志物, 科学 340, 376–380 (2013).
235. 霍金斯, M.S. 仅通过我们的眼睛? (牛津大学, Press on Demand, 1998 年).
236. Griffin, D.R. 动物心智 (芝加哥大学出版社, 2001 年).
211. Achard, S. 等人, 在昏迷患者中, 大脑功能网络的枢纽发生了根本性的重组, 美国国家科学院院刊 109, 20608–20613 (2012), 212. Monti, M.M. 等人, 鼻丙酮诱导性昏迷中金属和金属离子处理的动态变化-以及意识恢复, PLoS 计算, 生物学 9, e1003271 (2013).
213. King, J.R. 等人, 大脑中的信息共享索引到非交流意识的意识, 电流, 生物学 23, 1914–1919 (2013).
214. Marinazzo, D. 等人, 头皮脑电图记录中的定向信息传递: 对-意识障碍, 克林, 脑电图科学, 45, 33–39 (2014).
215. Chennu, S. 等人, 意识障碍中最低大脑网络的振荡特征, PLoS 计算, 生物学 10, e1003887 (2014).
216. Supp, G.G., Siegel, M., Hipp, J.F. & Engel, A.K. 皮层同步性预测了意识丧失期间视觉处理的精度, 电流, 生物学 21, 1988–1993 (2011).
217. Arthuis, M. 等人, 额叶癫痫发作期间的意识障碍与长时间-距离皮层-皮层同步, 大脑 132, 2091–2101 (2009).
218. Kaskinoro, K. 等人, 双频指数和损失时光谱的个体差异性大-右前额叶、鼻丙酮和七氟烷浓度增加时的意识, Br. J. Anaesth. 107, 573–580 (2011).
219. Casali, A.G. 等人, 一种基于理论的意识指数, 独立于感觉处理和行为, Sci. Transl. Med. 5, 198ra105 (2013).
- 第一项使用 TMS 和 EEG 联合范式来量化各种条件下个体意识水平的意识水平的研究。
220. Sarasso, S. 等人, 鼻丙酮、氧气和二氧化碳诱导的无反应期间的意识和复杂性, 电流, 生物学 25, 3099–3105 (2015).
221. Miller, S. (ed.) 现象意识的构成: 迈向科学与理论 (John Benjamins Publishing, 2015).
- 一本讨论与 NCC 相关的概念和实证问题的最新著作。
222. Revonsuo, A. 在意识的神经相关性中, (Metzinger, T. 编辑) 57–76 (麻省理工学院出版社, 2000 年).
223. Coltheart, V. 睡眠期间的记忆: 对短暂时记忆的认知, (麻省理工学院出版社, 1999 年).
224. Tononi, G., Boly, M., Massimini, M. & Koch, C. 整合信息论: 从意识到它的物理基础, Nat. Rev. 神经科学, (新闻稿) 225.Monti, M.M. 等人, 意识障碍中大脑活动的动态变化, N. Engl. J. Med. 362, 579–589 (2010), 226. Schiff, N. 等人, 地壳的大脑活动和行为片段可以保留在持续的植物人脑中, 大脑 125, 1210–1234 (2002), 227. Zadra, A., Desautels, A., Petit, D. & Montplaisir, J. 梦游: 临床方面和病理生理, 柳叶刀神经学 12, 285–294 (2013), 228. Bassetti, C., Vella, S., Donati, F., Wielepp, P. & Weder, B. 梦游时的 SPECT, 柳叶刀 356, 484–485 (2000), 229. Terzaghi, M. 等人, 非快速眼动睡眠性意识丧失基本临床特征背后的分离意识状态: 一项脑内立体脑电图研究, J. 睡眠研究,

237. Edelman, D. & Seth, A. K. 动物意识：一种综合方法。趋势神经科学, 32, 476–484 (2009)。238. Koch, C. & Laurent, G. 意识和神经网络。科学, 284, 96–98 (1999)。
239. 柏林, H.A. 动物意识的神经基础。神经精神分析, 13, 1–68 (2011)。
240. 哈辛, R.R. 是的, 它可以：关于人类无意识的功能能力。Persp.心理学科学, 8, 195–207 (2013)。
- 一本经过编辑的书, 描述了一系列实验, 这些实验展示了在各种实验和现实生活条件下的无意识处理。
241. 哈辛, R. R., 乌利曼, J. S. & 巴格, J. A. The New Unconscious (牛津大学出版社, 2005 年), 242. Sklar, A.Y. 等人, 无意识地观察和算术。美国国家科学院院刊, 109, 19614–19619 (2012)。
243. Koulider, S. & Dehaene, S. 无意识感知过程中的处理层次：视觉的批判性评论。梅耶, Phil. Trans. R. Soc. B, 362, 857–875 (2007)。
244. Mudrik, L., Breska, A., Lamy, D. & Deouell, L. Y. 无意识的整合：扩大其界限。无意识处理。心理学科学, 22, 764–770 (2011)。
245. Giurfa, M., Zhang, S., Jenett, A., Menzel, R. & Srinivasan, M. V. “组网”的概念和昆虫的 ‘difference’。自然, 410, 930–933 (2001)。
246. Tononi, G. & Koch, C. 意识：这里, 那里, 和任何地方? Phil. Trans. R. Soc. B, http://dx.doi.org/10.1098/rstb.2014.0167 (2015)。
247. Steriade, M., Amzica, F. & Contreras, D. 大脑刺激过程中快速 (30–40 Hz) 自发皮质节律的同步。J. 神经科学, 16, 392–417 (1996)。
248. Steriade, M. 综述：重新审视网状激活系统。科学, 272, 225–226 (1996)。

确认

作者感谢实验室成员和同事对本文工作的各种贡献。这项工作得到了邓普顿世界慈善基金会、麦克唐纳基金会和意识科学杰出主席（威斯康星大学）对 GT 的支持, 并得到了欧盟项目 “Luminous” 的支持。该项目 686764 M.M. C.K. 感谢文化神经科学研究所创始人 PG Allen 和 J. Allen 的意见、鼓励和支持。

利益冲突声明

作者声明没有利益冲突。

补充信息

请参阅在线文章: S1 (box)

所有数据在线 PDF 中均处于活动状态

勘误表

意识的神经相关性：进展和问题

Christof Koch, Marcello Massimini, Melanie Boly & Giulio Tononi

自然评论神经科学 17, 307–321 (2016)

图 3 面板 e 中的迹线颜色编码不正确。颜色编码已在文章的在线版本中更正。