

综述

自身运动感知中视觉-前庭整合的研究进展

张莹莹¹, 蒋丹青¹, 李莎莎¹, 梁培基^{2,*}, 陈爱华^{1,*}

¹华东师范大学生命科学学院脑功能基因组学教育部重点实验室, 上海 200062; ²上海交通大学生物医学工程学院, 上海 200240

摘要: 日常生活中, 机体利用自己的感官, 以不同的感觉通路(视觉、听觉、味觉、嗅觉、触觉、前庭觉和本体觉等)获取环境中的信息以及自身相对于环境的信息, 输入大脑进行加工处理, 并作出反应。这些不同模态的感觉输入信息在大脑中存在跨模态(cross-modal, 如视觉和听觉、听觉和嗅觉, 甚至跨越三种或更多感觉模态信息)相互整合, 从而对动物的感知、运动、学习记忆和决策等起着非常重要的作用。在过去的十几年里, 多感觉整合研究领域吸引了一批学科交叉的科学研究人员, 极大地推进了这一研究领域的发展。本文着重介绍自身运动感知过程中视觉和前庭信息整合机制的研究进展, 分别从多感觉整合发生的脑区、神经元对多感觉信息的编码特性以及神经元活动与行为的关系三个方面进行综述, 并对未来的研究方向进行展望。

关键词: 自身运动; 多感觉整合; 前庭; 整合规律; 参考系

中图分类号: Q424

Progress in multisensory integration during self motion processing

ZHANG Ying-Ying¹, JIANG Dan-Qing¹, LI Sha-Sha¹, LIANG Pei-Ji^{2,*}, CHEN Ai-Hua^{1,*}

¹Key Laboratory of Brain Functional Genomics (Ministry of Education & Science and Technology Commission of Shanghai Municipality), School of Life Sciences, East China Normal University, Shanghai 200062, China; ²School of Biomedical Engineering, Shanghai Jiao Tong University, Shanghai 200240, China

Abstract: In the daily life, we perceive the world around us by integrating multiple sensory cues (visual, auditory, olfactory, gustatory, tactile, vestibular and proprioceptive) to create a coherent, reliable representation that allows us to interact meaningfully with the environment. The integration of different sensory information is necessary for our perception, motor transformation, decision making, learning and memory. In the past decades, many interdisciplinary researchers have been attracted to the field of multisensory research, and tremendous advances have been made in this field. We review the researches on multisensory integration during self-motion perception in the past decades from the candidate areas, the integration principles and the neural correlation of the behaviors, with the intention to provide a comprehensive source for those interested in understanding the neural substrates for multisensory integration. Meanwhile, we also provide a prospect for the future research in this field.

Key words: self-motion perception; multisensory integration; vestibular; integration principles; reference frame

我们的生活环境包含多种形式的物理和化学信号, 如温度、压力、光波、声波、气味分子等, 这些信号通过不同的感觉通道(如嗅觉、听觉、视觉、味觉、触觉、前庭觉和本体感觉)被我们所感知。

而要形成对环境或生物事件稳定统一的知觉则依赖于大脑对来自不同感觉通道的多种感觉信息线索的整合能力。大脑对多感觉信息进行整合的例子不胜枚举。譬如, 我们在开车时, 依靠光流、声音、加

Received 2017-05-03 Accepted 2017-07-28

*Corresponding authors. CHEN Ai-Hua, Tel: +86-21-62237102; Fax: +86-21-62601953; E-mail: ahchen@brain.ecnu.edu.cn; LIANG Pei-Ji, Tel: +86-21-34204015; Fax: +86-21-34204016; E-mail: pjliang@sjtu.edu.cn

速度等来判断和控制与前后车之间的距离；在行驶的火车上利用视差、透视、遮挡等多种视觉线索的整合来判断窗外物体的远近。这种将不同通道的感觉信息或同一感官通道内的不同线索和信息有效地合并为统一连贯的知觉的过程，即为多感觉整合^[1,2]。对多感觉整合的研究，早期主要集中在观察和记录一些错觉相关的心理学效应，如著名的 McGurk 效应、腹语术效应、双闪光错觉、橡皮手效应、身体转移错觉等。随着研究的深入，研究者开始关注多感觉整合的统计学规律和内在的神经机制，但大多集中在视听整合的研究，一个重要的原因是视觉和听觉刺激在实验中易于实现和解析。近年来随着实验手段的进步和虚拟现实技术的发展，以及航空航天医学的发展和无人驾驶技术的研发需求，涉及前庭系统的多感觉整合研究开始受到更多关注，尤以前庭-视觉整合的自身运动感知研究最为突出。

而所谓自身运动感知即观察者在三维环境中自由活动，对自己运动状态的感知。举例来说，当开车或坐过山车时，我们对加速、减速、转弯等状态的感觉就是一种自身运动感知。自身运动感知的形成机制非常复杂，需要多种感觉的共同参与，包括视觉、前庭、本体感觉等^[3,4]。视网膜上的光流信息对自身运动感知起着非常重要的作用^[5,6]。而前庭系统时时刻刻都在检测头部位置和运动状态，也能提供自身运动信号^[7]。人类行为学实验证实被试者能够整合视觉和前庭信号，从而提高对自身运动的判断^[8]，但是这两种信号究竟在大脑的什么部位并以什么样的方式进行整合呢？在过去的十几年里，这一领域取得了一系列令人瞩目的进展。本文将从整合发生的脑区、神经元对多感觉信息的编码特性以及神经元活动与行为的关系三个方面介绍近年来自身运动感知中大脑对视觉和前庭信息整合机制的研究进展。

1 视觉和前庭信号发生整合的脑区

为了找到可能参与视觉-前庭整合的脑区，一个可能的方案是从传统的视觉区域考虑对光流敏感的脑区，并考察其对前庭反应的特性；另一个方案是从前庭系统出发寻找可能参与视觉和前庭整合的位点(图1)。在视觉通路中，从颞中区(middle temporal, MT)开始对光流有方向调谐反应^[9]，其后的V6区^[10]、背侧颞上沟区MSTd^[11]、顶内沟腹侧区VIP^[12-14]和后顶叶皮层7a^[15]也都对光流有反应。

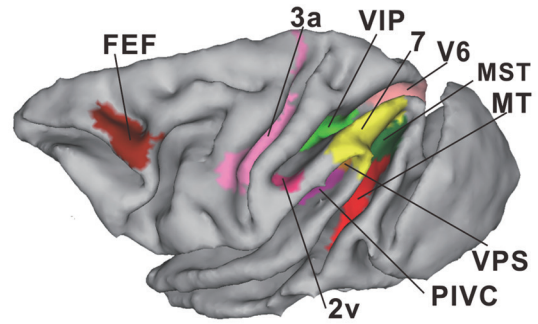


图 1. 具有前庭反应的皮层区域

Fig. 1. Cortical areas that respond to vestibular stimuli. MT: middle temporal area; MST: medial superior temporal area; VIP: ventral intraparietal area; PIVC: parieto-insular vestibular cortex; VPS: visual posterior sylvian area; FEF: frontal eye field.

而在前庭信号的处理通路中，可能参与光流整合的脑区主要存在于前庭信号经丘脑向大脑高级皮层传输用于空间定向这一通路中，大脑皮层中接收和处理前庭信息的脑区包括顶岛前庭皮层PIVC^[16,17]、2v^[18]、3a^[19]、7^[20]和VPS^[21]。

在这些脑区中，已被证实对光流和前庭信号都有反应的区域包括MSTd^[22-25]、VIP^[26]、VPS^[21]和7a^[27]。在传统视觉和前庭通路之外，与丘脑和多感觉皮层相互连接的FEF也有一定的视觉和前庭反应^[28]。因此这些区域都可能参与视觉-前庭信息的整合。而视觉通路上游的MT和V6仅对光流方向有调谐反应^[9,10]，前庭通路上游的PIVC和丘脑则对光流没有明显的反应^[29,30]，因而不大可能参与前庭和光流的信息整合。

2 多感觉整合脑区神经元对视觉、前庭信息编码的特性

2.1 神经元在视觉和前庭刺激下的朝向选择性

Duffy对MSTd区中视觉和前庭相互作用进行了一些开创性的研究工作^[31]，在此基础上，Angelaki和DeAngelis等人^[26]采用自制的虚拟现实系统(图2所示)，将视觉和前庭刺激进行精确匹配，对皮层多个区域(包括丘脑、MT、V6、MSTd、VIP、VPS、FEF、PIVC)神经元的3维空间朝向调谐特性进行了深入而系统的考察和研究。在视觉(仅有光流)、前庭(仅有惯性运动)、以及视觉-前庭联合刺激这三种不同的刺激条件下记录神经元的朝向调谐，结果显示大部分MSTd、VIP和VPS的神经元对视觉和前庭都有反应，而且这些区域神经元对

视觉和前庭的朝向选择性分布很广泛，单个神经元的偏好遍布整个 3D 空间。这些多感觉神经元根据对视觉和前庭的反应偏好方向可以分成两类。一种是“一致性”细胞（‘congruent’ cell），视觉和前庭的偏好方向非常接近，如图 3A 所示细胞，其在视觉

和前庭刺激条件下都偏好向右上方的运动。另一种是“相反性”细胞（‘opposite’ cell），对视觉和前庭的偏好反应完全相反，如图 3B 和 C 所示。在联合刺激条件下，MSTd 的反应与光流刺激下的反应非常相似（视觉占主导，详见^[25]）；VPS 神经元的反

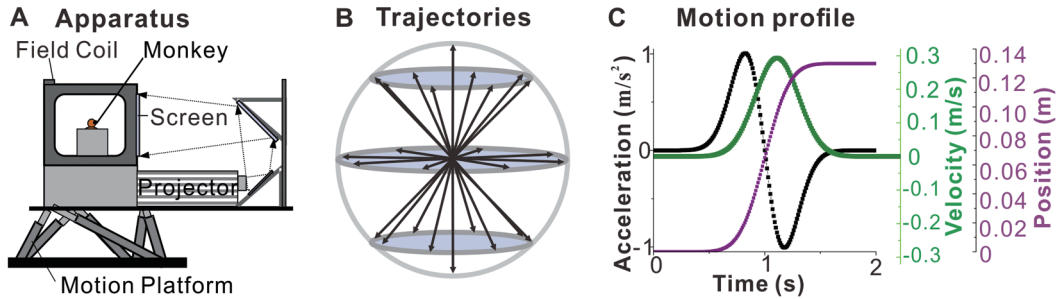


图 2. 在恒河猴中检测视觉-前庭相互作用所用的仪器以及刺激图示

Fig. 2. Experimental setup and heading stimuli for investigating visual-vestibular interaction (adapted from^[26]). *A*: Schematic illustration of the ‘virtual reality’ apparatus. *B*: Schematic of the 26 movement trajectories evenly spaced in 3D, 45° apart in both azimuth and elevation. *C*: Stimulus velocity (green), acceleration (black), and position (magenta) profiles.

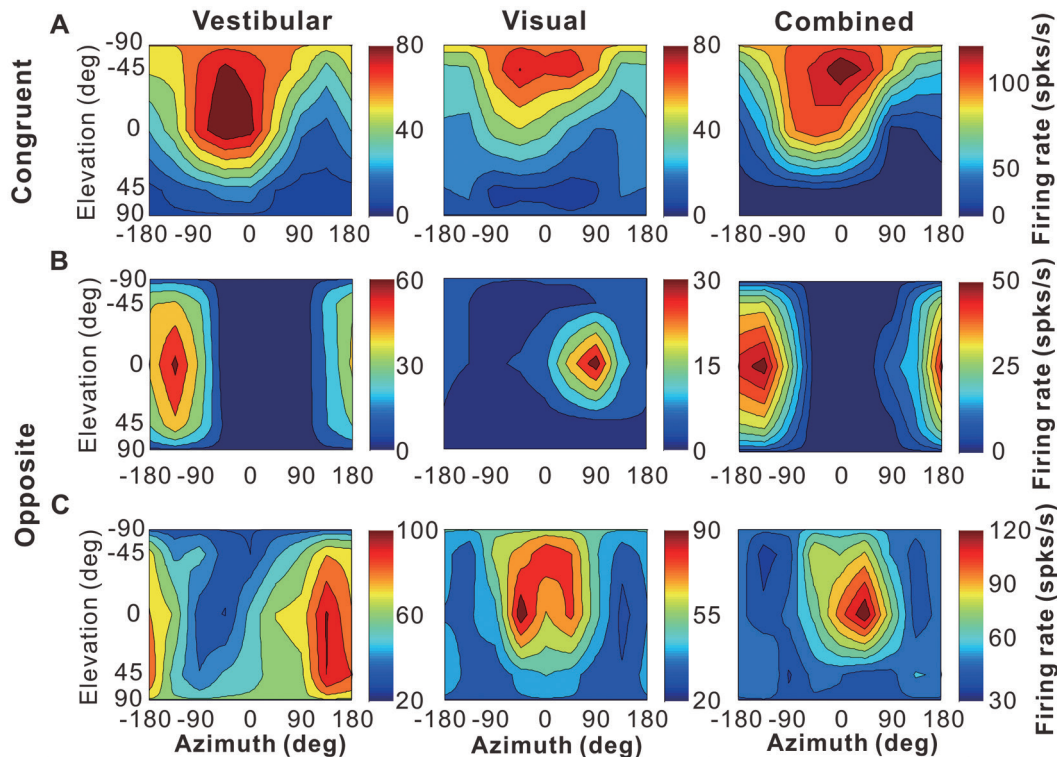


图 3. 三个示例VIP神经元的3D朝向调谐函数

Fig. 3. Examples of 3D translation tuning for three VIP neurons tested in the vestibular (left), visual (middle) and combined (right) conditions (adapted from^[26]). *A*: Tuning of a ‘congruent’ multisensory neuron. The direction preferences are nearly the same under vestibular, visual and combined conditions. *B*: Tuning of an ‘opposite’ multisensory neuron for which the combined direction preference was dominated by the vestibular input. *C*: Tuning of an ‘opposite’ multisensory neuron for which the combined preference was dominated by the visual input.

应往往与前庭反应类似(前庭占主导, 详见^[21]); 而VIP神经元则两种情况都有^[26]。当然, 这些结果是基于视觉信息的可靠性较高的情况下得到的, 当视觉的可靠性降低(如在随机点视觉刺激中降低一致运动的百分比), 结果则所有不同^[32]。

为了比较神经元对视觉和前庭刺激的方向选择性, 他们定义了一个方向辨别指标(direction discrimination index, DDI, 具体定义参见^[33])来量化神经元对不同方向的调谐强度, 0表示没有调谐, 即在各个方向上发放频率接近, 1表示有很强的调谐, 即在某个或某些方向上的发放远强于其他方向。由于Angelaki等人在这一系列研究中所采用的实验方法和数据分析手段均保持一致, 因此可以将各个脑区对视觉和前庭的调谐强度进行比较。他们观察到视觉DDI从MSTd经由VIP至VPS后逐渐减弱, 而前庭DDI则呈现相反的特性, 表现为逐渐增强^[34], 说明不同脑区对视觉和前庭的表征有一定的差异性。

2.2 多感觉整合的参考系

多感觉领域另一个比较令人关注的问题是参考系问题。因为从起源上来说, 来自前庭器官的前庭信息以头中心为参考系, 而视觉信息起源于以视网膜为中心的参考系。如果视觉和前庭信号进行整合, 形成强烈的朝向知觉, 一部分人认为, 这两种信号需要转化成共同的参考系^[35], 而另外一些学者认为不需要同一个参考系, 而可以是眼中心、头中心或者是两者之间的参考系^[36, 37]。

MSTd中的神经元对视觉和前庭都有方向调谐, 那么这些信号究竟是基于什么样的空间参考系进行多感觉整合的呢? 为了研究这个问题, Fetsch等人在猕猴注视三个不同的位点时测量MSTd神经元的视觉和前庭的方向调谐, 以区分头中心和眼中心^[38]。如果朝向是以眼中心为参考系, 那么神经元的偏好方向将随着注视点的变化而漂移; 如果是头中心为参考系, 那么神经元的偏好方向将不随注视点的变化而变化。结果显示, MSTd中视觉朝向接近于眼中心, 而前庭朝向接近于头中心, 说明MSTd中视觉和前庭信号的编码并不是采用同一个参考系。进一步检测联合刺激条件下的神经元活动的参考系, 并与单模态条件下的参考系进行比较, 结果显示在视觉和前庭条件下, 神经元信息编码所采用的参考系与视觉和前庭反应的强度比(visual/vestibular ratio, VVR)不相关, 说明单模态刺激下的反应是相互独立的, 而在联合刺激条件下, 神经元信息编码

所采用的参考系随VVR的变化而变化, 在VVR低的情况下是头中心, 而在VVR高的情况下是眼中心。因此, 多模态刺激下的反应与VVR有关。这对理解多感觉反应解码有着重要的意义, 值得进一步深入研究。

在另一视觉-前庭多感觉整合脑区VIP也尚未发现视觉-前庭一致的参考系。VIP神经元对光流的调谐随眼睛位置的变化而变化, 表明以眼中心为参考系, 与MSTd中视觉朝向的参考系一致; 但其前庭朝向调谐既不随眼睛注视位置变动, 也不随头部位置的变化而变化, 提示以躯体中心为参考系^[39], 与MSTd的前庭参考系不一致, 提示顶叶神经元的参考系依赖于感觉刺激类型^[40]。他们还观察到大多数VIP神经元的视觉感受野是眼中心参考系, 只有很少一部分的神经元介于眼中心和头中心之间。这些结果提示VIP中视觉反应的空间参考系依赖于视觉刺激条件, 可能受到注意力如何分配的影响^[41]。

2.3 多感觉整合的动态时空特性

耳石器官感受的是头部运动引起的耳石和半规管中的内淋巴流动, 编码的是加速度信号^[42], 而视觉运动被认为主要编码速度信号^[43, 44]。两者要进行整合, 视觉和前庭信号必须以类似的动态特征进行编码。为了对视觉-前庭信号整合过程中的动态时程特性进行分析, Angelaki等人^[29]采用动态变化的刺激(如图2C所示), 其速度模式按高斯函数进行变化, 而相应的加速度变化模式呈双相变化。

然而, 与外周前庭对加速度的线性编码不同, 皮层神经元由于自发放电较低, 其对加速度的编码是以时空动态的特征进行的^[29]。如图4A所示, 该PIVC的神经元在水平面的0度附近有较强的放电, 红色虚线表示最大峰值所对应的时刻。在该时刻下将26个方向的放电频率用热图表示(图4B), 则可以明显看到该时刻神经元的偏好方向为0度左右。但是仔细观察图4A, 可以看到在稍后的时刻(绿色虚线所示)在相反的方向有一个稍微小的峰反应, 对应的热图如图4C所示, 神经元此刻的偏好方向为180度左右, 与图4B中的偏好方向刚好相反。进一步对时程进行分析, 结果显示这两个峰分别与加速度而非速度的动态变化模式比较接近(详见^[29])。类似的反应也出现于皮层其他部位如VIP、MSTd^[45], 以及VPS^[26]中。

研究者进一步采用模型拟合的方法(详见^[45]), 发现PIVC、VPS、VIP、MSTd区对前庭反应的时

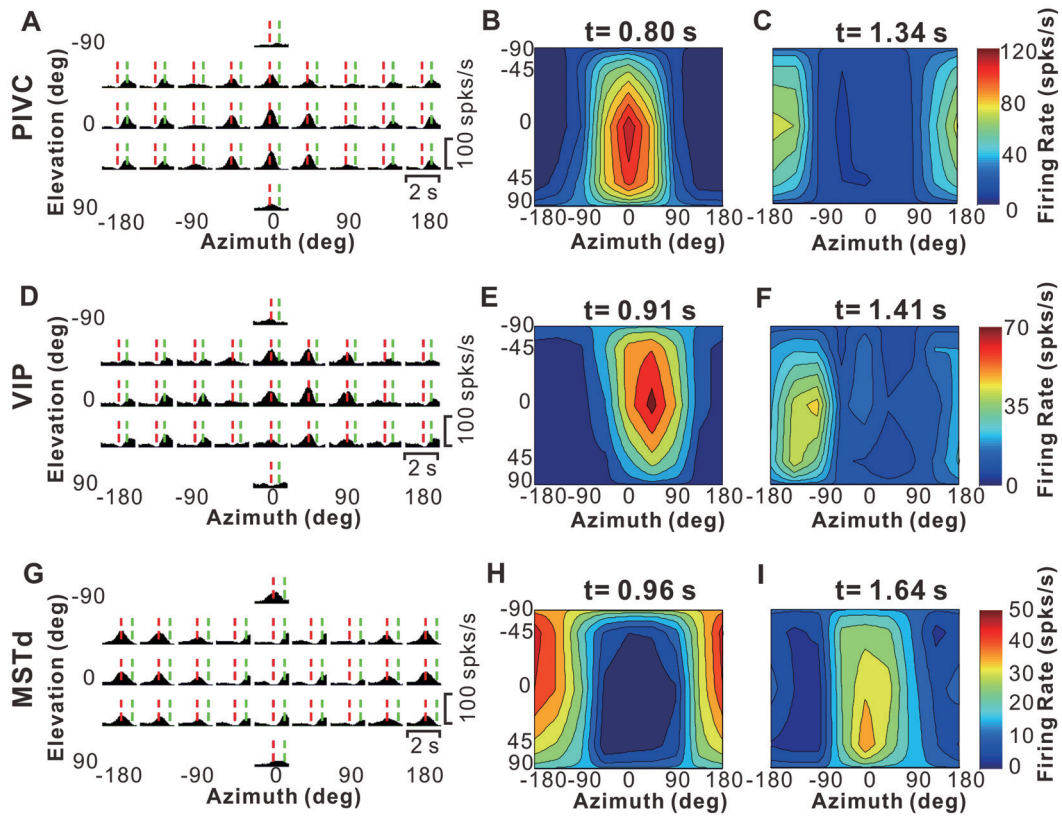


图 4. 双峰神经元的在时间和空间上的动态特性

Fig. 4. Example responses from double-peaked neurons. *A*, *B* and *C* are for an example neuron from PIVC (adapted from [45]). Peri-stimulus time histograms (PSTHs) under stimuli of different direction are shown in *A*, with the vertical dashed red and green lines illustrating the two peak times for the cell. *B* and *C* give the color contour maps showing 3D direction tuning profiles (Lambert cylindrical projection) at the two peak times (*t*) for the cell in *A*. *D*, *E* and *F* are for an example neuron from VIP, while *G*, *H* and *I* are for an example neuron from VPS. The formats are same as that of the example neuron from PIVC.

空动力学特性非常类似(图4),但前庭信号在皮层中的处理有一定的先后等级次序(如图5所示)。PIVC和VPS对前庭反应较早,反应成分也以加速度为主;而MSTd的前庭反应延迟,明显晚于VIP和VPS,MSTd对前庭的反应较晚,而反应以速度为主,从而有利于与以速度模式主导的视觉信号进行整合。

2.4 多感觉整合的统计学规律

Gu等人2006年的工作显示,在联合刺激条件下,MSTd的反应与光流刺激下的反应非常相似,表现为以视觉为主导(详见[25])。在他们的实验中,光流的一致性均为100%。Morgan等人在这一工作基础上,进一步改变光流刺激的一致性,探索MSTd神经元的双模态反应是采用线性加权的方式还是采用非线性的方式进行视觉和前庭信息的整合,以及整合规律是否随着视觉前庭输入的相对可

靠性而变化[32]。他们的实验结果显示,对于MSTd中的“一致性”细胞,当光流的一致性为100%,并与前庭方向一致时,双模态反应为视觉主导;当光流的一致性降低至50%,双模态反应表现为对视觉和前庭输入呈均等性,说明了双模态反应受到视觉和前庭输入的共同影响;当光流的一致性减弱到25%时,单模态视觉调谐的幅度显著降低,而双模态反应变为前庭输入为主导。因此,随着视觉和前庭输入的相对强弱变化,MSTd的双模态反应从视觉主导变为前庭主导。

为了确定MSTd神经元的整合规律,Morgan等人尝试根据单模态调谐曲线来预测双模态反应。结果显示,双模态反应可以较好地用线性加权的方式进行拟合[32]。这个线性模型能够解释90%的双模态反应变化,加入非线性成分后仅增加1%~2%的成分。

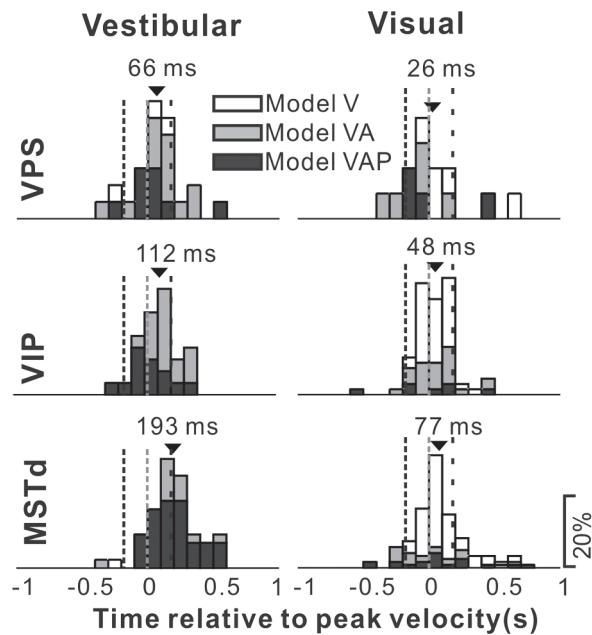


图 5. 从模型拟合得到的前庭和视觉反应延迟

Fig. 5. Distributions of response latency, derived from model fits, for neurons in area VPS (top), VIP (middle), and MSTd (bottom). Data shown are from the best-fitting model. Open bars, cells better fit with model V; gray bars, cells better fit with model VA; black bars, cells better fit with model VAP. Arrows indicate mean values of response latency. Vertical dashed lines indicate the time of peak acceleration/deceleration and peak velocity.

MSTd 整合的线性加权模型如何依赖于朝向线索的可靠性呢？当视觉的可靠性随运动一致性变化时，双模态反应明显发生变化。对此，有两个可能的解释。一种可能是双模态反应的变化只是简单地跟随视觉反应的变弱而变弱。这种情况下，每个神经元对视觉和前庭输入的权值仍然保持不变，双模态反应中的视觉影响的降低只是视觉反应的降低。由此引出的是，每个神经元的整合规律独立于线索可靠性。另一种可能是前庭和视觉输入的权值能够随着两个线索的相对可靠性变化而变化，那么由此导致的整合规律并不是不变的，而是随着线索可靠性的变化而变化。随着线索可靠性改变权值只能轻微地改善模型拟合的效果^[32]，但是，这些权值是否对群体反应有影响尚有待于进一步探索。

3 神经元活动与行为的关系

为了真正了解多感觉整合的神经机制，则有必要将神经元活动和行为学表现关联起来。为此，实验者设计了一种多感觉整合的自身运动朝向判别任务，并在猕猴执行任务的同时，对多感觉皮层的神经元活动进行记录（如图 6A 所示，详见^[48]）。根据贝叶斯最优整合理论，通过调整光流运动的一致性

改变其可靠性，使视觉和前庭刺激下被试者对自身运动朝向判别的心理物理阈值大致相当，以获得最明显的整合效果^[16, 18]。自身运动朝向判别心理物理阈值的定义参见图 6B，即拟合后的 S 型心理曲线上 84% 的正确率所对应的朝向角度^[46]。实验结果证实联合刺激条件下心理物理阈值显著地比单独的视觉或单独的前庭刺激下的阈值更小，并且与贝叶斯最优整合理论推导得到的最佳预期值相近（图 6C）^[24]，说明猕猴能够以近似最优化的方式对视觉和前庭刺激进行整合，从而提高对朝向判别的能力。人类行为学实验也表现出类似的结果^[46]。

在猕猴执行实验任务的同时，分别对 MSTd、VIP 这两个多感觉区域进行神经元放电活动的记录^[24, 48]。首先根据神经元对水平面上不同方向视觉和前庭刺激的调谐特性，将神经元归为“一致性”细胞或“相反性”细胞。再采用 ROC 分析方法（详^[49, 50]）计算猕猴执行朝向选择任务时神经元反应的阈值，并与动物行为阈值进行比较。结果显示，MSTd 和 VIP 区“一致性”细胞的阈值在联合刺激条件下为最小，意味着当两种刺激都存在时，神经元能够鉴别更小的朝向变化，而且其阈值分布规律与猕猴行为学上的分布规律相似；而“相反性”细

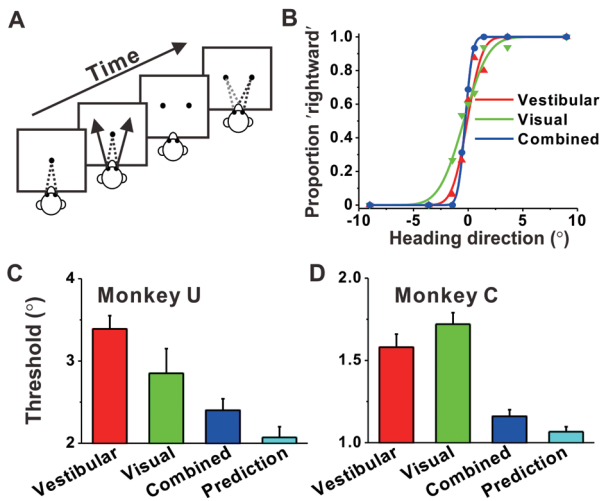


图 6. 朝向鉴别任务及行为学表现

Fig. 6. Heading task and behavioral performance (adapted from^[48]). *A*: Monkeys were seated on a motion platform as shown in Fig. 2*A* and translated within the horizontal plane. After fixating a visual target, the monkey experienced forward motion with a small leftward or rightward (arrow) component, and subsequently reported his perceived heading ('left' vs. 'right') by making a saccadic eye movement to one of two targets. *B*: Example psychometric functions from one session. The proportion of 'rightward' decisions is plotted as a function of heading direction. Smooth curves are best fitting cumulative Gaussian functions. Red, green and blue symbols represent data from the vestibular, visual and combined conditions, respectively. *C* and *D*: Average psychophysical thresholds from two monkeys (Monkey U, $n = 31$; Monkey C, $n = 64$) for each of the three stimulus conditions, and predicted thresholds computed from optimal cue integration theory (blue bars). Error bars: SEM.

胞在两个刺激同时存在时，神经元的敏感性反而降低了。进一步将神经元的放电根据猕猴的选择（而不是刺激方向）进行分类，量化神经元放电活动的变化和猕猴的知觉决策之间的关系，结果显示 VIP 和 MSTd 一样，很可能参与提高刺激联合下的知觉鉴别；与 MSTd 不同的是，只有极少 VIP 神经元对视觉和前庭的调谐相反，并且这些个别的神经元在刺激联合下敏感度降低；有些 VIP 神经元的朝向调谐甚至会发生局部改变，以在行为相关刺激范围内增加一致性调谐的细胞比例；VIP 比 MSTd 的神经元表现出更强的和知觉决策的相关性；大部分 VIP 神经元在朝向判别任务下显示出视觉和前庭的偏好一致性，并且这些细胞在多感觉刺激的朝向判别任务下行为敏感性降低，说明 VIP 神经元可能与朝向

知觉联系更为紧密。

为进一步验证相关脑区神经元活动和自身运动朝向知觉的因果关系，研究者使用微电流刺激和激动剂可逆失活技术在记录猕猴行为学表现的同时，对 MSTd、VIP 和 PIVC 区的神经元活动进行人为干预^[51, 52]，结果显示，对视觉占主导的内侧颞区 MSTd 进行失活只影响被试者基于视觉信息的朝向判别，对前庭皮层 PIVC 进行失活主要影响的是基于前庭信号的朝向判断，而失活 VIP 既不影响被试者基于前庭的判断，也不影响被试者基于视觉信息的判断，这些结果说明不同脑区在自身运动感知中的作用尚有待进一步探索。

4 总结与展望

综上，这些研究工作使人们对自身运动中视觉和前庭信息发生整合的脑区分布、神经元的发放特性、参考系、各脑区神经元放电活动的时空特性、整合的统计学规律以及神经元活动与行为表现的因果关系等有了相当清晰的了解和认识。然而要真正揭示大脑在自身运动感知中的视觉和前庭信息整合机制仍然有很多的工作要做。

首先，Angelaki 等人的研究工作证实皮层中有多个脑区都存在对视觉和前庭反应的细胞，并且多个脑区的神经元活动都与多感觉整合的朝向判别任务高度相关，单独失活某个特定脑区并不完全消除视觉-前庭整合的自身运动判断，提示视觉和前庭信息的整合并非由特定区域决定。这些多感觉区域很可能共同作用，以分散的相互连接的网络形式而非传统观点所认为的等级式集中到特定区域进行整合的方式在多感觉（视觉-前庭）整合的自身运动感知中起作用。这个观点已被计算神经科学研究者从模型上得到证实^[53]。

其次，MSTd 和 VIP 中对前庭和视觉偏好方向相反的细胞在多感觉刺激下行为敏感性反而变得更弱，与朝向判别的行为不相关。这些细胞的作用又是什么呢？有一种假设是“相反性”细胞可能与“一致性”细胞，一起协同作用参与对自身运动和物体运动的区分。一般来说，视网膜上复杂的图像运动有两个来源：一个是由自我运动导致的 3D 场景变化，另一个是环境中物体的运动。朝向估测中，很重要的一点是保证自我运动的感知不被物体运动所干扰，反之亦然。只有自我运动，没有物体运动时，“相反性”细胞并不会最大程度地激活；而当视网

物体运动与自我运动不一致时,“相反性”细胞激活程度更强。因此“一致性”细胞和“相反性”细胞的协同作用可能有助于对物体运动的识别。如何在有运动物体存在的条件下对“一致性”细胞和“相反性”细胞的群体神经元活动进行解码显得尤为必要。

另外,本文所提到的研究工作中,被试者执行任务时都预先知道刺激的时程,并且刺激时程是固定不变的。最优化模型也是在同样的假设下推演而来。但在自然情况下,被试者通常在他们认为获得足够信息的时刻做出自主选择,而不受刺激时程的约束。因此在现实情况中,多感觉信息的整合并不只包含跨模态因素,还包含随时间变化的因素。在这个过程中多感觉信息的整合能帮助被试者提高反应速度或者正确率,也可能二者皆有不同程度的提高。Angelaki 等人尝试采用反应时间范式的自身运动朝向判别任务,在行为水平上发现人类和猕猴被试在多模态刺激下倾向于做出更快的选择,尽管可能会因证据积累时间的减少而导致选择准确性的降低^[54, 55]。在神经元水平上又如何体现多感觉信息整合的反应时间特性及其内在机制也是揭示大脑多感觉整合机制的一个重要方面。

此外值得注意的是,目前这些研究都没有对特定皮层区域内的神经元类型加以区分。人们知道大脑皮层中存在着多种类型的神经元(如以兴奋性为主的锥体投射神经元和以抑制性为主的中间神经元等),如何有效地标记这些神经元,追踪这些神经元在朝向判别中的具体作用机制,尚有待采用先进的实验手段进一步探索^[56]。

相信,随着神经科学研究理念的不断发展与研究手段的不断更新,对多感觉整合机制的研究必将进一步深化。

* * *

致谢: 本综述受国家自然科学基金(No. 31371029, 31571121)和上海市教育委员会科研创新项目(No. 14ZZ051, 20130076120021, 15JC140010, 16JC1400100)资助。感谢秦芳芳在本综述起草阶段的文献搜集和整理分析工作。

参考文献

1 Ernst MO, Bühlhoff HH. Merging the senses into a robust percept. *Trends Cogn Sci* 2004; 8(4): 162–169.

- 2 Wen XH (文小辉), Liu Q, Zhang HJ, Zhang QL, Yin QQ, Hao MJ, Mou HR. Theoretical models of multisensory cues integration. *Adv Psychol Sci (心理科学进展)* 2009; 17(4): 659–666 (in Chinese with English abstract).
- 3 Gottfried JA, Dolan RJ. The nose smells what the eye sees: crossmodal visual facilitation of human olfactory perception. *Neuron* 2003; 39(2): 375–386.
- 4 Demattè ML, Sanabria D, Sugarman R, Spence C. Cross-modal interactions between olfaction and touch. *Chem Senses* 2006; 31(4): 291–300.
- 5 Demattè ML, Sanabria D, Spence C. Olfactory discrimination: when vision matters? *Chem Senses* 2009; 34(2): 103–109.
- 6 Chen YC, Spence C. Crossmodal semantic priming by naturalistic sounds and spoken words enhances visual sensitivity. *J Exp Psychol Hum Percept Perform* 2011; 37(5): 1554–1568.
- 7 McGurk H, MacDonald J. Hearing lips and seeing voices. *Nature* 1976; 264: 746–748. doi:10.1038/264746a0.
- 8 Howard IP, Templeton WB. Human spatial orientation. *Yale J Biol Med* 1966; 39(5): 332–333.
- 9 Chowdhury SA, Takahashi K, DeAngelis GC, Angelaki DE. Does the middle temporal area carry vestibular signals related to self-motion? *J Neurosci* 2009; 29(38): 12020–12030.
- 10 Fan RH, Liu S, DeAngelis GC, Angelaki DE. Heading tuning in macaque area V6. *J Neurosci* 2015; 35(50): 16303–16314.
- 11 Tanaka K, Hikosaka K, Saito H, Yukie M, Fukada Y, Iwai E. Analysis of local and wide-field movements in the superior temporal visual areas of the macaque monkey. *J Neurosci* 1986; 6(1): 134–144.
- 12 Bremmer F, Duhamel JR, Ben Hamed S, Graf W. Heading encoding in the macaque ventral intraparietal area (VIP). *Eur J Neurosci* 2002; 16(8): 1554–1568.
- 13 Bremmer F, Klam F, Duhamel JR, Ben Hamed S, Graf W. Visual-vestibular interactive responses in the macaque ventral intraparietal area (VIP). *Eur J Neurosci* 2002; 16(8): 1569–1586.
- 14 Schaafsma SJ, Duysens J. Neurons in the ventral intraparietal area of awake macaque monkey closely resemble neurons in the dorsal part of the medial superior temporal area in their responses to optic flow patterns. *J Neurophysiol* 1996; 76(6): 4056–4068.
- 15 Siegel RM, Read HL. Analysis of optic flow in the monkey parietal area 7a. *Cereb Cortex* 1997; 7(4): 327–346.
- 16 Alais D, Burr D. The ventriloquist effect results from near-optimal bimodal integration. *Curr Biol* 2004; 14(3): 257–262.
- 17 van Beers RJ, Sittig AC, Gon JJ. Integration of proprioceptive

- and visual position-information: An experimentally supported model. *J Neurophysiol* 1999; 81(3): 1355–1364.
- 18 Ernst MO, Banks MS. Humans integrate visual and haptic information in a statistically optimal fashion. *Nature* 2002; 415(6870): 429–433.
- 19 Jacobs RA. Optimal integration of texture and motion cues to depth. *Vision Res* 1999; 39(21): 3621–3629.
- 20 Brandt T, Dieterich M. The vestibular cortex. Its locations, functions, and disorders. *Ann N Y Acad Sci* 1999; 871: 293–312.
- 21 Chen A, DeAngelis GC, Angelaki DE. Convergence of vestibular and visual self-motion signals in an area of the posterior sylvian fissure. *J Neurosci* 2011; 31(32): 11617–11627.
- 22 Duffy CJ, Wurtz RH. Sensitivity of MST neurons to optic flow stimuli. II. Mechanisms of response selectivity revealed by small-field stimuli. *J Neurophysiol* 1991; 65(6): 1346–1359.
- 23 Duffy CJ, Wurtz RH. Response of monkey mst neurons to optic flow stimuli with shifted centers of motion. *J Neurosci* 1995; 15(7): 5192–5208.
- 24 Gu Y, Angelaki DE, DeAngelis GC. Neural correlates of multisensory cue integration in macaque MSTd. *Nat Neurosci* 2008; 11(10): 1201–1210.
- 25 Gu Y, Watkins PV, Angelaki DE, DeAngelis GC. Visual and nonvisual contributions to three-dimensional heading selectivity in the medial superior temporal area. *J Neurosci* 2006; 26(1): 73–85.
- 26 Chen A, DeAngelis GC, Angelaki DE. Representation of vestibular and visual cues to self-motion in ventral intraparietal cortex. *J Neurosci* 2011; 31(33): 12036–12052.
- 27 Andersen RA. Multimodal integration for the representation of space in the posterior parietal cortex. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 1997; 352(1360): 1421–1428.
- 28 Gu Y, Cheng Z, Yang L, DeAngelis GC, Angelaki DE. Multisensory convergence of visual and vestibular heading cues in the pursuit area of the frontal eye field. *Cereb Cortex* 2016; 26(9): 3785–3801.
- 29 Chen AH, DeAngelis GC, Angelaki DE. Macaque parieto-insular vestibular cortex: responses to self-motion and optic flow. *J Neurosci* 2010; 30(8): 3022–3042.
- 30 Meng H, May PJ, Dickman JD, Angelaki DE. Vestibular signals in primate thalamus: properties and origins. *J Neurosci* 2007; 27(50): 13590–13602.
- 31 Duffy CJ. MST neurons respond to optic flow and translational movement. *J Neurophysiol* 1998; 80(4): 1816–1827.
- 32 Morgan ML, DeAngelis GC, Angelaki DE. Multisensory integration in macaque visual cortex depends on cue reliability. *Neuron* 2008; 59(4): 662–673.
- 33 Takahashi K, Gu Y, May PJ, Newlands SD, DeAngelis GC, Angelaki DE. Multimodal coding of three-dimensional rotation and translation in area MSTd: comparison of visual and vestibular selectivity. *J Neurosci* 2007; 27(36): 9742–9756.
- 34 Angelaki DE. How optic flow and inertial cues improve motion perception. *Cold Spring Harb Symp Quant Biol* 2014; 79: 141–148.
- 35 Groh JM. Converting neural signals from place codes to rate codes. *Biol Cybern* 2001; 85(3): 159–165.
- 36 Deneve S, Latham PE, Pouget A. Efficient computation and cue integration with noisy population codes. *Nat Neurosci* 2001; 4(8): 826–831.
- 37 Avillac M, Deneve S, Olivier E, Pouget A, Duhamel JR. Reference frames for representing visual and tactile locations in parietal cortex. *Nat Neurosci* 2005; 8(7): 941–949.
- 38 Fetsch CR, Wang ST, Gu Y, DeAngelis GC, Angelaki DE. Spatial reference frames of visual, vestibular, and multimodal heading signals in the dorsal subdivision of the medial superior temporal area. *J Neurosci* 2007; 27(3): 700–712.
- 39 Chen X, DeAngelis GC, Angelaki DE. Eye-centered representation of optic flow tuning in the ventral intraparietal area. *J Neurosci* 2013; 33(47): 18574–18582.
- 40 Chen X, DeAngelis GC, Angelaki DE. Diverse spatial reference frames of vestibular signals in parietal cortex. *Neuron* 2013; 80(5): 1310–1321.
- 41 Chen X, DeAngelis GC, Angelaki DE. Eye-centered visual receptive fields in the ventral intraparietal area. *J Neurophysiol* 2014; 112(2): 353–361.
- 42 Wilson VJ, Jones GM. The Vestibulospinal System. In: *Mammalian Vestibular Physiology*. Springer, Boston, MA, 1979, 185–248.
- 43 Rodman HR, Albright TD. Coding of visual stimulus velocity in area mt of the macaque. *Vision Res* 1987; 27(12): 2035–2048.
- 44 Lisberger SG, Movshon JA. Visual motion analysis for pursuit eye movements in area MT of macaque monkeys. *J Neurosci* 1999; 19(6): 2224–2246.
- 45 Chen A, DeAngelis GC, Angelaki DE. A comparison of vestibular spatiotemporal tuning in macaque parietoinsular vestibular cortex, ventral intraparietal area, and medial superior temporal area. *J Neurosci* 2011; 31(8): 3082–3094.
- 46 Wichmann FA, Hill NJ. The psychometric function: I. Fitting, sampling, and goodness of fit. *Percept Psychophys* 2001; 63(8): 1293–1313.
- 47 Fetsch CR, Turner AH, DeAngelis GC, Angelaki DE. Dynamic reweighting of visual and vestibular cues during self-motion perception. *J Neurosci* 2009; 29(49): 15601–15612.
- 48 Chen AH, DeAngelis GC, Angelaki DE. Functional special-

- izations of the ventral intraparietal area for multisensory heading discrimination. *J Neurosci* 2013; 33(8): 3567–3581.
- 49 Bradley A, Skottun BC, Ohzawa I, Sclar G, Freeman RD. Visual orientation and spatial-frequency discrimination - a comparison of single neurons and behavior. *J Neurophysiol* 1987; 57(3): 755–772.
- 50 Green DM, Swets JA. *Signal Detection Theory and Psychophysics*. New York: Wiley, 1966.
- 51 Gu Y, DeAngelis GC, Angelaki DE. Causal links between dorsal medial superior temporal area neurons and multisensory heading perception. *J Neurosci* 2012; 32(7): 2299–2313.
- 52 Chen AH, Gu Y, Liu S, DeAngelis GC, Angelaki DE. Evidence for a causal contribution of macaque vestibular, but not intraparietal, cortex to heading perception. *J Neurosci* 2016; 36(13): 3789–3798.
- 53 Zhang WH, Chen AH, Rasch MJ, Wu S. Decentralized multisensory information integration in neural systems. *J Neurosci* 2016; 36(2): 532–547.
- 54 Drugowitsch J, DeAngelis GC, Angelaki DE, Pouget A. Tuning the speed-accuracy trade-off to maximize reward rate in multisensory decision-making. *Elife* 2015; 4: e06678.
- 55 Drugowitsch J, DeAngelis GC, Klier EM, Angelaki DE, Pouget A. Optimal multisensory decision-making in a reaction-time task. *Elife* 2014; 3.
- 56 Mruczek RE, Sheinberg DL. Stimulus selectivity and response latency in putative inhibitory and excitatory neurons of the primate inferior temporal cortex. *J Neurophysiol* 2012; 108(10): 2725–2736.