自身运动中眼动补偿的神经机制

张明, 张弢*

中国科学院心理研究所, 脑与认知科学国家重点实验室, 北京 100101

* 联系人, E-mail: taozhang@psych.ac.cn

2012-04-30 收稿, 2012-07-19 接受

摘要 自身运动特指观察主体在外界环境中的运动状态, 而判断自身运动方向的主要依据来自于视觉系统的光流信息输入. 对这种信息的处理是由位于背侧通路的一系列脑区来完成的. 由于自身运动过程中常常伴随着眼动和其他躯体运动, 它们会严重扭曲来自于视网膜的图像, 为自身运动认知造成困难. 心理物理研究表明, 眼动追踪等因素并未显著改变观察者的自身运动认知精度, 预示神经系统必然存在一种补偿机制来矫正眼动和其他躯体运动带来的影响, 这种补偿作用的具体神经机制尚未明晰. 目前普遍认为, 与自身运动认知行为关系最紧密的脑区是内上颞区和顶内沟腹侧. 本文通过综述对这两个脑区的最新研究进展, 对自身运动中眼动补偿的可能神经机制进行探讨, 期望对进一步的实验研究有所助益.

关键词

自身运动
内上颞区
顶内沟腹侧
眼动追踪
猕猴

在自然环境中运动时, 观察者能够感知到自身的运动及与环境之间的相关信息, 我们把这种观察主体在外界环境中的运动状态称作自身运动^[1](self-motion). 这种自身运动的知觉是神经系统进行信息加工过程的结果. 之前的研究已经证明, 在人类和非人灵长类大脑中, 有一些脑区, 如 FST, MST, VIP, STP 和 area 7a 参与自身运动方向(heading direction)的编码^[2-9], 这其中最主要是顶叶的 2 个脑区, 分别为内上颞区(medial superior temporal area, MST)和顶内沟腹侧区(ventral intraparietal area, VIP)^[10-12]. 有研究报道, 刺激的不同速度和方向能够引起 MST 和 VIP 神经元的敏感发放. 越来越多的研究显示, MST 和 VIP 区参与自身运动的知觉^[2,3,10,12-15]. MST 和 VIP 区有很多相似之处, 但在感知自身运动信息方面又有各自的特点, 虽然最初对自身运动认知行为的研究集中在 MST 脑区, 但近来越来越多的研究开始关注 VIP 在自身运动中的作用. 在真实的世界中, 观察者在自身运动过程中时常会注视某一个目标, 为了追踪这个目标, 眼睛会产生一定程度的转动. 这时, 虽然观察者自身运动的方向可能并未改变, 但是由

眼球转动所带来的视网膜运动会使视觉信息的输入有很大变化. 有趣的是, 日常的生活经验和一些行为学研究表明, 在眼动追踪情况下, 观察者依然能很好地判断自身运动的方向^[16], 其准确性所受到的影响很微弱. 那么必然存在一种眼动补偿机制, 使观察者可以从变化的视觉输入中抽提出真实的自身运动方向, 尽管观察者通常不能意识到这种神经系统内部的复杂信息加工过程. 已有研究报道 MST 区参与眼动补偿过程^[17,18], 而 Zhang 等人^[19]的研究发现, VIP 区神经元在眼动条件下的自身运动方向判断中也有重要作用, 在一定程度上说明 VIP 脑区也与眼动补偿过程有关. 虽然眼动补偿对自身运动方向的认知有很重要的作用, 但是关于这种眼动补偿具体的神经机制, 到目前为止还不清楚. 随着对视觉运动的研究逐步深入, 眼动补偿的机制问题必将受到越来越多研究者的关注.

1 自身运动认知中 MST 及 VIP 脑区的作用

自身运动是一种观察者在外界环境中的运动状态. 当观察者在外界环境中移动时, 视觉、听觉、触

英文引用格式: Zhang M, Zhang T. The neural mechanism of eye movements compensation during self-motion (in Chinese). Chin Sci Bull (Chin Ver), 2012, 57: 3346-3357, doi: 10.1360/972012-711

觉和前庭觉等信息都可以用于对自身运动状态进行评估。但是包括人类在内的灵长类动物,其绝大部分对外界信息的获取是通过视觉途径。也就是说,观察者通常主要通过来自视觉感官的信息进行自身运动方向的判断,并进而指导有效的行为反应。在非人灵长类中,参与自身运动知觉的主要高级脑区为 MST 和 VIP,它们都接受来自中颞区(medial temporal area, MT)的视觉输入,在自身运动的视觉信息加工过程中起重要作用^[3,10,12,13]。

1.1 MST

MST 是位于颞上沟(superior temporal sulcus, STS)底部到前背侧的脑区(图 1),MST 的神经元一般具有较大的视觉感受野^[20]。与 MT 神经元相似,绝大部分 MST 神经元的电活动都可以被视觉刺激的运动方向和速度所调制^[21],即神经元反应具有明确的方向选择性。通过近年来的研究发现,MST 具有以下性质:(i) 选择特异性。MST 区神经元对大范围的视觉运动具有选择特异性,尤其是光流(optic flow)的不同模式,其中对放射状光流的反应往往更加强烈^[5,6,17,18,22,23]。Lagae 等人^[22]的研究表明,MST 神经元对视觉光流和非视觉的前庭刺激敏感,具有选择性发放;Duffy^[24]的研究显示,MST 神经元能够结合视觉与前庭信号以提高自身运动判断及鉴别由自身运动或大量趋近目标引起的视觉流。(ii) 参与自身运动认知过程。大部分 MST 神经元参与自身运动的信息处理,在模拟自身运动的灵长类动物研究中发现,某些 MST 神经元在自身运动方向鉴别中,对自身运动方向的检测阈值可以达到甚至有时超出动物的行为阈值^[25-27]。另外,与自身运动相关的神经元放电频率变化也能够反映出 MST 脑区与自身运动认知过程是有紧密关系的。Page 和 Duffy^[28]的研究发现,MST 的神经元群体编码可能有助于含有平滑追踪眼动的自身运动方向的感知。此外,Britten 和 van Wezel^[29,30]发现,对 MST 区局部神经元群体进行微电刺激能够影响猕猴自身运动方向的判断,显示出 MST 区可以根据其视觉^[5,6,22]和前庭输入^[10,13,31,32]来加工自身运动的方向信息。(iii) 参与眼动补偿。在自身运动过程中常伴随不自觉的眼动,虽然眼动可以扭曲视网膜的传入图像,但观察者仍能够准确地感知自身运动的方向,这就是自身运动认知中的眼动补偿问题。由于 MST 神经元对注视位置很敏感^[33-35],

并且对平滑追踪性眼动的方向及自身运动的方向都有选择性发放^[17,18,36],因此 MST 区被认为参与了光流信息和眼动信息的整合。MST 可能参与大范围视觉刺激下 3 种短潜伏期追踪性眼动的启动过程,包括:(i) 由线性运动引起的眼动(version elicited by linear motion);(ii) 由双眼视差引起的辐辏眼动(vergence elicited by binocular parallax);(iii) 由趋近或远离中央凹的眼球运动所引起的辐辏眼动(vergence elicited by global motion toward or away from the fovea)^[37]。Bradley 等人^[38]和 Shenoy 等人^[39]提供的证据也表明,MST 在眼动补偿的过程中有一定的作用。MST 神经元自身的这些特点使其在自身运动感知中具有重要作用,包括参与眼动补偿过程以更准确地知觉自身运动方向。

1.2 VIP

负责自身运动感知的另一个高级脑区 VIP 位于顶叶内侧沟深部(图 1),它在很多方面与 MST 相似,也是 MT 区在内侧沟的主要投射区之一^[40],因此 VIP 和 MST 区都对视觉运动信息敏感^[41]。然而,VIP 有更多的特点:(i) VIP 是多模态脑区。VIP 区接受来自视觉、听觉、前庭、体感和触觉等多种感觉通道的信息输入^[42-46],并且其神经元对多种感觉信息输入均有选择性发放,喻示它可能参与了多感觉信息整合过程。Bremmer^[11]通过在恒河猴的细胞外记录发现,稳定的视觉、听觉和触觉空间表征在 VIP 脑区非常类似,并且来自这些不同感觉通道的刺激都能够引起 VIP 神经元的强烈发放。但是这些信息是如何有序地加

图 1 MT, MST 和 VIP 等脑区的位置

工、整合、最后被输出, 还是一个有待解决的复杂神经机制问题. 目前已经明确 VIP 能够整合视觉和非视觉信息, 从这一点说明, VIP 区相比视觉系统的其他脑区, 所承担的功能可能更加复杂. (ii) VIP 神经元的反应特性. 类似 MST 神经元, VIP 神经元也有较大的视觉感受野, 对光流刺激有选择性发放, 往往对汇聚、发散、顺时针和逆时针旋转的光流刺激有不同的敏感度^[7,8]. 但是, 很多 VIP 神经元的电活动也受深度信息调制, 往往只有呈现在距离观察者很近的有效刺激才能激发 VIP 神经元的显著反应^[42], 因此推断 VIP 神经元主要参与近域空间视觉运动信息的编码. 对于这种近域空间刺激的选择性, 一种可能的解释为目标在运动过程中, 随着距离的趋近, 在较短的时间内趋向于转化为触觉信息, 这样视觉和触觉反应在一定程度上都可以用于编码自身运动信息^[42]. Colby 等人^[42]发现当视觉刺激距眼睛大于一定距离时, VIP 神经元就停止反应, 说明 VIP 神经元主要参与近域运动分析. 同时, VIP 神经元对于运动视觉刺激的方向和速度也有一定的选择性^[41-43]. 另外, 最近 Zhang 等人^[12]的研究指出, VIP 对自身运动方向的调制特性是以头部为中心组织的, 而且部分 VIP 神经元的感受野位置是不随着眼睛的旋转而发生改变^[43]. (iii) 参与自身运动方向判断. 一些来自神经电生理的研究结果也支持 VIP 与自身运动知觉有关^[2,7,17,18], 当模拟自身运动的视觉刺激呈现时, 能够记录到 VIP 区强烈的神经元放电, 并且不同的运动方向能够引起不同程度的神经元反应^[12]. 在 VIP 脑区, 通过插入微电极可以记录到神经元对水平方向变化的光流刺激有选择性反应^[12]. 另有一些研究也揭示, VIP 神经元对视觉刺激的运动方向表现出强烈的偏好选择^[41,42,47]. 另外, 在基于单独视觉信息的方向辨别任务中, 很多 VIP 神经元也显示出显著的选择性^[12]. 研究人员通过微电刺激强制激活局部 VIP 神经元电活动, 发现能够显著地改变被试猕猴对自身运动方向的判断, 这直接说明了 VIP 脑区不仅参与自身运动方向的判断, 并且在自身运动认知中是必须的功能脑区^[48]. 除此以外, 还有研究发现 VIP 神经元不仅在方向选择性方面有较高的偏好, 也有一定的注意调节作用. Cook 和 Maunsell^[14,15]发现, VIP 在连贯运动的起始鉴别中有重要功能, 其神经元具有较大程度的注意调节作用. 基于 VIP 神经元的这些特点, 可以确定 VIP 脑区在自身运动认知过程中

具有非常重要的作用.

很多实验证据表明, MST 和 VIP 区中大多数神经元参与运动信息加工和自身运动方向的判断, 但在真实的自身运动过程中, 并不单纯的包含观察者的平动, 还伴随对环境中运动目标的追踪或者观察者沿曲线运动所引起的眼动. 对于这样的复杂运动, 神经系统进行分析的过程中, 必须考虑到由眼动所产生的影响. 在平滑眼动追踪条件下, MST 和 VIP 脑区的神经元对自身运动方向的编码具有较高的稳定性^[12,33], 表明这两个脑区神经元所编码的是经过眼动补偿的自身运动信息. 由于这种现象在它们的主要视觉输入脑区 MT 中并不存在, 可以推测 MST 和 VIP 应该是眼动补偿发生的关键脑区.

2 自身运动过程中的眼动补偿问题

与控制照相机一样, 视网膜上的成像也取决于眼睛是固定的还是移动的, 眼睛及头在空间中的朝向和位置决定了注视的方向, 相应地也影响了视网膜的成像. 这样由空间位置就决定了两种典型的眼动: 一类是负责注视稳定(gaze stabilization), 当动物在环境中移动时, 它们依靠视觉信息来察觉危险, 通过稳定的注视以保持视网膜成像的稳定, 弥补头部和身体的运动所带来的视网膜成像扭曲. 另一类是负责注视转向(gaze shifting), 当动物侦查周围环境时, 它们可能使用眼球运动直视某个运动的物体或感兴趣的目标. 这种注视转向决定了动物在环境中的目标样本采集, 而跟踪某个可视化对象往往会导致视网膜成像中其他物体成像的模糊. 在注视转向中又存在两种类型的眼动形式: 眼跳(saccadic)及平滑追踪眼动(smooth pursuit eye movements). 眼跳是非常快的动作, 达到峰值的速度可大于 $500^{\circ}/s$, 而持续时间只有几十毫秒^[49], 主要是通过快速的眼球旋转使视觉目标在视网膜上的位置从偏离视网膜中心向视网膜中心移动, 以更好地对目标进行视觉辨识. 平滑追踪眼动是缓慢地移动眼睛来补偿视觉目标的运动以尽量减少目标在视网膜成像可能发生的模糊. 平滑追踪眼动是相对缓慢的稳定运动, 其轨迹由移动的目标所决定. 其眼速度最高可达 $50^{\circ}/s$, 时间一般在 100~200 ms 以内, 通过连续的视觉反馈来调整有关目标的视网膜成像^[49]. 但在自身运动过程中, 这种平滑追踪眼动虽然能够保持追踪目标在视网膜上的稳定, 却使与自身运动相关的视网膜图像发生

扭曲。这里主要关注平滑追踪眼动对自身运动感知的影响。

视觉运动由环境中目标的运动及观察者在外界环境中本身的运动(自身运动)所产生^[50]。当我们向前移动并且保持眼睛不动时,视网膜上会呈现放射状光流图样。Gibson^[1]将这种视网膜上呈现的运动模式称为光流。假设观察者向前移动并保持眼睛、头和身体相对不动,这样视网膜上的运动图样呈放射状,这种放射状图样的中心点(focus of expansion, FOE)与观察者的自身运动方向是一致的。当观察者运动时,就会产生与运动相关的光流模式,而这种光流模式取决于观察者运动的速度和方向或者运动场景中的深度结构^[1]。观察者依赖这种光流模式以判断自身运动的方向^[39]。我们知道,在真实环境中,观察者的眼睛往往是运动的,尤其在自身运动的过程中出现某一个感兴趣的目标时眼睛会自然地随之转动。有趣的是,当自身运动伴随平滑追踪眼动时,眼动虽然会严重扭曲视网膜上的光流图像,但观察者仍能很好的知觉到正确的自身运动方向^[28]。这说明眼动的影响在视觉信息加工的某个阶段被有效补偿了,但这种眼动补偿过程具体是如何进行的至今还不清楚。

在自身运动中很多因素会影响观察者的知觉。在自身运动的感知中,眼动由于在追踪目标过程中有重要作用而受到关注。眼动在一定程度上会增加视觉场景的额外位移,这样视网膜成像的速度和方向就会发生相应的改变。Turano 和 Heidenreich^[51]使用包含追踪注视程序的知觉匹配范式,研究发现眼动的确影响了视觉运动的速度知觉。而为了获得真实的自身运动知觉,必须通过某种方式补偿眼动影响,使补偿后所知觉到的运动速度和方向与没有任何眼动发生时所知觉到的相同。

很多研究者对眼动补偿的问题做了探索研究,这些研究主要集中在 MST 区。Bradley 等人^[38]使用追踪信号(pursuit signals)方法进行眼动补偿研究,发现在有追踪眼动的自身运动中,一些 MSTd (MST 背侧区)神经元的反应基本不受追踪眼动的影响,他们通过校准焦点调节曲线(focus tuning curves)以补偿由眼动引起的 FOE 偏移。也有一些结果显示, MSTd 区很多神经元能够补偿一般的注视旋转^[28]。Bradley 等人^[39,52]发现, MST 脑区存在一些对眼动有不同程度补偿的神经元反应,但还不能完全解释眼动补偿的过程。需要指出的是这里所采用的视觉刺激不包括

深度信息,而深度信息在眼动补偿中有重要作用。Shenoy 等人^[53]的研究发现,偏好追踪方向与偏好视觉运动方向之间存在非对称性(systematic antialignment), MSTd 神经元就是利用这种方式结合视网膜和视网膜外信号以补偿追踪速度、方向的,暗示 MSTd 是自身运动计算的一个关键皮层阶段。Churchland 和 Lisberger^[54]描述了非人灵长类 MST 区神经元发放的视网膜外成分与眼动速度之间的关系,并分离了平滑追踪眼动过程中的视网膜外成分与视网膜成分,发现视网膜成分具有方向选择性,并且与眼动速度有关。在这个研究中,发现相同的神经元的视网膜外成分显示出与视网膜成分不同的速度偏好。也有一些研究关注基于目标的眼旋转补偿问题,在人类被试的研究中,通过判断在不同条件下引起眼旋转的闪烁探针点的位置,证明了真实的眼旋转中存在精确的眼动补偿^[55]。研究人员通过在追踪过程中旋转模式的知觉注视点测量,分离了速率和注视位移的影响,但是在比较了眼动条件和无眼动条件下追踪速率的偏移幅度后,发现这两种影响的补偿都使用了视网膜外信息^[56]。这些研究说明,在 MST 区存在一定程度上各种信息成分的整合,以消除眼动的影响。

目前关于眼动补偿的相关研究主要来源于 MST 区的研究,随着对自身运动研究的深入,与 MST 具有很多相似之处的 VIP 脑区^[3,12,19,44,57,58]也逐渐受到研究者的亲睐。Colby 等人^[41,42]及 Maciokas 和 Britten^[47]在多个研究中已经证实, VIP 区在自身运动知觉中具有重要作用,而 VIP 脑区最重要的特点之一就是眼动能够引起 VIP 神经元的选择性发放,并且 VIP 神经元对不同的自身运动方向的反应很大程度上并不随眼动条件的变化而变化^[12],说明 VIP 脑区应该对不同的眼动影响已经进行了有效补偿。而且 VIP 神经元的电活动与深度信息有关,这或许更有利于解决眼动在不同深度平面所引起的非线性偏移的问题。在 Banks 等人^[16]及 Warren 和 Hannon^[58]的注视补偿研究显示, VIP 脑区通过一定方式能够获得眼方向或眼运动的相关信号,这通常被解释为源于视网膜外信号的补偿。尽管在自身运动中存在眼动, VIP 神经元也能准确判断自身运动的方向^[52,53],甚至可能在某种程度上要好于之前报道的 MST 区神经元。Zhang 等人^[12]的研究分别在有眼动和无眼动的条件下测量 VIP 神经元的反应,结果显示大多数 VIP 神经元在眼

动条件下的调制曲线非常稳定(图2), 这是 VIP 神经元编码已经进行了眼动补偿的自身运动方向信息的很好证据。

以往的研究主要集中在自身运动过程中一些相关脑区眼动补偿现象上的探讨, 但到目前为止, 这种眼动补偿具体发生的过程和神经机制还不清楚。有些研究者根据眼动补偿现象和现有实验证据提出了一些有益假设, 以尝试解释这种眼动补偿发生的神经机制。

3 眼动补偿可能的神经机制

如果把由自身运动引起的在视网膜上的放射状光流图式看作速度向量域, 眼动则会在自身运动产生的视网膜图像上增加一个旋转向量, 并且这个旋转向量在不同的深度空间是一致的。当观察者向前运动时, 不同空间深度的物体与观察者的相对运动并非线性变化, 因此眼动所造成的放射状光流图样的扭曲也会随深度的变化而不同, 以至于在不同的深度平面出现了非线性偏移^[50]。可以将这种伴随眼动的自身运动分解为两种向量成分: 旋转成分和平移成分。前者是指眼动引起的运动向量, 通常与前行方向交叉; 后者是观察者本身运动所产生的简单放射模式^[50], 视觉系统接受的是这两种成分的向量和。虽然存在眼动, 但观察者仍能准确地知觉到自身运动的方向^[58], 在这个过程中光流的旋转成分必须被很好地校正才能获得精确的自身运动方向知觉。关于这个校正过程有很多猜想, 目前有两种假设: 一种是通过视网膜外信号(extra-retinal signal)校正视觉评估^[59], 另一种是通过单纯的视觉计算来分析平移成

分和旋转成分并完成其校正过程^[59~61]。

3.1 补偿过程中的视网膜信号和视网膜外信号

第一种理论从视网膜和视网膜外信号的角度来解释眼动补偿过程。关于视网膜外信号的来源, 有两种不同的解释, 一种认为是源于眼动肌内神经末梢的信息反馈或者控制眼动肌的运动神经系统发送的控制信息副本^[62~66]; 另一种认为眼位置信息与体感有关, 视网膜外信号源于眼本体感受信号^[67,68]。前者是一种包含眼睛运动的信息^[67], 所提供的眼位置信息来自特定的眼外肌控制神经^[68], 这种视网膜外信号能够反应眼动命令或直接来自传入副本(efference copy)^[69], 主要包括动眼神经信号(oculomotor signal), 用于确定眼球的转动量和补偿眼球运动的影响; 眼漂移(ocular drift), 眼跟踪一个移动的物体时所引起的眼部肌肉本体转动, 可以被用于指导锁定某一个目标成分; 参照系(frame of reference), 眼可见的轨道提供了一个相对头部产生的眼球运动信息的视觉参考系^[58]。这种来源的视网膜外信号属于一种运动控制信号。而后者是指直接来源于眼部肌肉的眼本体感受信号^[68,70], 属于一种感觉信号, 也包含眼位置信息^[71]。这里眼位置信号的潜在作用是用于补偿从最初注视位置移动到另一位置所做的眼跳运动所产生的影响^[72]。有研究显示, 在清醒猴的初级躯体感觉皮层存在眼位置的感觉表征, 这种表征依赖于对侧眼传入的本体感受信号^[70], 相应的神经元活动取决于眼睛本身转动的角度而不是在空间注视的角度。眼动本体信号用于提供眼位置信号, 进而校正眼位置知觉^[70]。自身运动过程中, 当眼睛保持不动时

图2 不同追踪条件的影响和VIP脑区神经元反应的调制曲线

3个神经元在3种不同的追踪条件下测量所得在以头为中心的坐标系下的调制函数(无追踪, 实线表示; 向左的眼动追踪, 虚线表示; 向右的眼动追踪, 点线表示。修改自文献^[12])

视网膜成像模式中含有运动信息,一旦出现眼动就会扰乱这种视网膜成像模式。以向右的眼动为例,这种向右的眼动会在整个视野范围增加一个向左的运动成分,这种眼睛转动所产生的影响必须被补偿才能获得真实精确的运动知觉。这就意味着由眼动引起的视网膜成像运动必须被消除或移除。当观察者产生眼动,眼旋转的信息会以视网膜外信号的形式增加上来,这个成分是在发生眼动前的视网膜成像中所没有的。有一些研究认为视觉系统使用这种视网膜外信号来补偿眼动本身所产生的视觉信息扭曲^[73]。之前也有研究证明在某些情况下,光流模式所包含的信息足以用于运动分析,无需使用视网膜外信号^[74],但是如果眼动速度较快,或者视野的范围太大并包含深度信息,这种单纯的视觉输入就不能提供足够的信息以补偿眼动的影响^[75]。那么,很可能视网膜信号和视网膜外信号都被用于眼动补偿过程^[76],而视网膜外信号在眼动补偿过程中,尤其是高速眼动状态下,是更重要的。

一些电生理研究已经证明视觉系统整合视网膜和视网膜外的信息以转换眼球运动,Andersen 等人^[53,69,77]发现,视网膜和视网膜外信号被整合后能够引起神经元反应。也有一些研究者希望通过各种方法建立视网膜和视网膜外信号之间的数学关系以更直观地说明眼动补偿过程。早在 1950 年, von Holst 和 Mittelstaedt^[78]提出以速率形式表现的模型 $h' = r + e$, 来反应视网膜和视网膜外眼动信号的整合过程,用于解释眼动影响。其中 h' 代表知觉到的刺激速率, r 代表视网膜成像速率, e 代表眼动速率的评估。此后,越来越多的研究者通过增加一些变量而改进这个模型,如增加一个来自视网膜视觉流及前庭输入的眼速率评估变量^[79],或增加一个视网膜成像与眼速率之间的交互作用变量^[80]等。但这些不断修订的模型并不能完全解释眼动补偿的具体过程,在现实情况中,视网膜光流模式要比假设的模型复杂得多,视网膜和视网膜外信号不是简单的加和关系,尤其在真实自身运动过程中发生的眼动现象要更为复杂。

3.2 眼动补偿的视觉计算

眼动与自身运动相结合产生了许多复杂的视网膜成像运动模式^[74,81],为了形成对自身运动的正确知觉(如运动方向、速度),由眼球运动所产生的图像扭曲必须得到矫正。由眼动产生的旋转成分是通过

怎样的补偿而避免了外部目标的明显偏移?这里从单纯的视觉计算角度来分析眼动补偿的机制问题。20 世纪 50 年代,有研究者提出“传入副本(efference copy)^[78]”和“放电信号推论(corollary discharge signal)^[82]”来解释眼动补偿问题, Perrone 和 Krauzlis^[83]在这些理论基础上提出一种新的向量减法模型用以解释这个问题。他们使用来自视觉运动传感器和视网膜外信号来源的神经活动的余弦分布构成一个向量减法模型,以尝试单纯从视觉计算的角度解决眼动补偿问题。这个模型证明了余弦分布形式的传入副本及放电信号推论实际上可以通过向量减法的形式获得。通过向量减法,由眼动所产生的成像运动成分能够从视网膜-视网膜外整合的运动中被移除,这就意味着眼动的影响能够被消除^[83]。这种机制在初级视觉系统能够移除运动过程中的眼动影响,这里描述了通过使用神经信号来实现向量减法的一般机制,发生在仅考虑一个图像位置的局部水平,而且这种机制通常也发生在运动处理的后期阶段,这时局部的运动信号被整合到更高级的脑区内(如 MSTd 或 VIP 区)。

无眼动时自身运动的视网膜成像在结构上呈放射状,放射状的中心点(FOE)代表自身运动的方向^[1](图 3(b))。当观察者向前运动并伴随向右的眼动时,运动成像(图 3(c))等于单纯的自身运动(图 3(b))与单纯的眼动(图 3(a))的向量和^[74]。如果由眼动所产生的运动成分没有被很好的校正,观察者不能知觉到准确的运动方向。这种由 Perrone 和 Krauzlis^[83]提出的基于神经的“消除”机制,显示视觉系统能够移除自身运动过程中的眼动影响。在这个向量模型中,研究者定义 3 个向量: T , R , $(T+R)$, 即观察者没有眼动时自身运动的视网膜成像运动向量(T),单纯眼动的视网膜成像向量(R)和包含自身运动及同时存在眼动的净视网膜向量($T+R$)。视觉系统必须还原没有眼动时的自身运动视网膜成像(T)以正确地评估自身运动的方向信息。在他们的理论中没有直接引入 R , 而是以 R 的反向量 $-R$ 代替,表示与眼动方向相反的视网膜图像的运动方向。通过 $(T+R)$ 和 $-R$ 在坐标轴上的余弦放射求得 $(T+R)$ 和 $-R$ 的投影值,这样根据向量计算法则,可以得到与 $(T+R)$ 和 $-R$ 向量的速度和方向相对应的新的包含 T 的振幅和相位的余弦分布(图 4)。这个向量减法过程意味着如果我们获得与平移向量和眼旋转向量的向量和($T+R$ 即净视网膜运动向量)

图 3 观察者运动所产生的复杂视网膜模式及相应的向量减法模式图
(a) 眼动产生的旋转向量; (b) 自身运动所产生的平移向量; (c) 两种条件下的向量和

图 4 向量减法模式图

相对应的余弦分布,通过增加一个基于 $-R$ (与眼动方向相反的视网膜运动)的余弦分布,就能得到精确的校正眼动后的自身运动的余弦分布(细节请参考文献[83]).所以,用这个模型可以将眼动影响从净视网膜运动成像中移除(图5).简言之,在这个模型中研究者用向量减法的过程模拟眼动补偿的过程,其中眼动补偿的过程相当于净视网膜向量减去眼动向量.

人类方向估计的心理物理测试显示,灵长类动物的大脑能够执行这种向量减法^[84-86],但潜在的神经机制仍然不明.这种理论提供一种原则,表明使用

速度传感器和动眼神经来源的余弦分布活动可以实现一个向量减法的形式.这种理论指出向量减法机制发生在 MT 运动处理阶段后,因为 MT 神经元通常只能进行速度调节^[87-90]并且单个 MT 神经元不能提供与理论机制中所要求的与 $T+R$ 长度成比例的速度信号.这样的速度信号将在一个阶段后与 MT 的神经元数量信号相结合,如在 MST(或 VIP)区域^[17,91,92].

以上两种使用简单的模型作为基本原则来模拟眼动补偿过程的假说目前还停留在理论层面上,还有很多问题急需解决,真实的眼动补偿过程是否如模型描述的通过向量的加减就可以完全反应出来?

图5 包含视觉运动信号和视网膜外信号的向量减法

(a) 代表位于某一特定图像位置速度感受器输出的余弦分布; (b) 由视网膜外信号(追踪信号)的活动所产生的余弦分布; (c) (a)与(b)的余弦分布和(修改自 Perrone 和 Krauzlis^[83])

模型涉及的神经信号的传导通路所经过的脑区有哪些? 这些模型所代表的真实眼动补偿的程度还有待于在今后的实验研究中通过更有力的数据来检验。

4 总结与展望

MST 和 VIP 区是参与自身运动信息加工的 2 个重要脑区。MST 和 VIP 对大范围的视觉刺激运动的速度和方向敏感, 2 个脑区神经元反应具有较明确的方向选择性。目前已经明确, MST 区在自身运动过程中的方向知觉及眼动补偿过程中有重要作用。与 MST 相似的 VIP 区, 是一个更为复杂的脑区, 对近域空间的刺激更为敏感。鉴于 VIP 区神经元的反应特性, 已有研究报道 VIP 在自身运动的知觉信息加工过程中有重要作用。而 VIP 区的多模态特点使其能够负责视觉信息与非视觉信息的整合, 从而更有效地参与运动方向感知。眼动补偿问题一直受到研究者的关注, VIP 脑区在一些研究结果中显示的神经元反应特性, 表明 VIP 在处理眼动影响的信息加工过程中具有一定的作用。VIP 神经元另一个重要特点是与深度信息有关, 这样更有利于对眼动补偿机制的理解和

研究, 可以在一定程度上弥补 MST 区眼动补偿研究中视觉刺激不含深度信息造成的局限。自身运动中存在眼动的现象是不可避免的, 由此而带来眼动补偿的机制问题。来自电生理实验研究中 MST 及 VIP 在包含眼动时对自身运动方向的准确感知, 反应这两个脑区在眼动补偿中发挥了重要作用。

在很多与自身运动有关的研究中都涉及到眼动补偿的问题, 随着研究的深入, 探明眼动补偿的影响和作用显得越来越重要, 而现有的研究对眼动补偿的过程还没有统一的认识, 因而其具体的神经机制受到越来越多研究者的关注。笔者认为, 正如自身运动涉及许多脑区一样, 眼动补偿机制也不是由单一脑区所承载的, 其过程也是由多个脑区通过分工协作来完成的。这其中, MST 及 VIP 区因其神经元反应特点, 很可能在眼动补偿的过程中起着核心作用。而 VIP 以其显著的多模态特点, 喻示它可能在眼动补偿的过程中有着比 MST 更重要的作用。对 VIP 是如何整合信息以补偿眼动所带来的影响或 VIP 区在眼动补偿过程中具体的信息处理过程的研究, 为更进一步探究眼动补偿的复杂机制提供了很好的途径。

参考文献

- 1 Gibson J J. The Perception of the Visual World. Cambridge: Riverside Press, 1950
- 2 Bremmer F, Duhamel J R, Ben Hamed S, et al. Heading encoding in the macaque ventral intraparietal area (VIP). *Eur J Neurosci*, 2002, 16: 1554–1568
- 3 Bremmer F, Klam F, Duhamel J R, et al. Visual-vestibular interactive responses in the macaque ventral intraparietal area (VIP). *Eur J Neurosci*, 2002, 16: 1569–1586
- 4 Tanaka K, Hikosaka K, Saito H, et al. Analysis of local and wide-field movements in the superior temporal visual areas of the macaque monkey. *J Neurosci*, 1986, 6: 134–144

- 5 Tanaka K, Fukada Y, Saito H. Underlying mechanisms of the response specificity of expansion/contraction and rotation cells in the dorsal part of the medial superior temporal area of the macaque monkey. *J Neurophysiol*, 1989, 62: 642–656
- 6 Duffy C J, Wurtz R H. Sensitivity of MST neurons to optic flow stimuli. I. A continuum of response selectivity to large-field stimuli. *J Neurophysiol*, 1991, 65: 1329–1345
- 7 Schaafsma S, 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: 4056–4068
- 8 Schaafsma S, Duysens J, Gielen C. Responses in ventral intraparietal area of awake macaque monkey to optic flow patterns corresponding to rotation of planes in depth can be explained by translation and expansion effects. *Visual Neurosci*, 1997, 14: 633–646
- 9 Anderson K C, Siegel R M. Optic flow selectivity in the anterior superior temporal polysensory area, STPa, of the behaving monkey. *J Neurosci*, 1999, 19: 2681
- 10 Gu Y, Watkins P V, Angelaki D E, et al. Visual and nonvisual contributions to three-dimensional heading selectivity in the medial superior temporal area. *J Neurosci*, 2006, 26: 73
- 11 Bremmer F. Multisensory space: From eye-movements to self-motion. *J Physiol*, 2011, 589: 815–823
- 12 Zhang T, Heuer H W, Britten K H. Parietal area VIP neuronal responses to heading stimuli are encoded in head-centered coordinates. *Neuron*, 2004, 42: 993–1001
- 13 Bremmer F, Kubischik M, Pikel M, et al. Linear vestibular self-motion signals in monkey medial superior temporal area. *Ann Ny Acad Sci*, 1999, 871: 272–281
- 14 Cook E P, Maunsell J H R. Attentional modulation of behavioral performance and neuronal responses in middle temporal and ventral intraparietal areas of macaque monkey. *J Neurosci*, 2002, 22: 1994–2004
- 15 Cook E P, Maunsell J H R. Dynamics of neuronal responses in macaque MT and VIP during motion detection. *Nat Neurosci*, 2002, 5: 985–994
- 16 Banks M S, Ehrlich S M, Backus B T, et al. Estimating heading during real and simulated eye movements. *Vision Res*, 1996, 36: 431–443
- 17 Komatsu H, Wurtz R H. Relation of cortical areas MT and MST to pursuit eye movements. I. Localization and visual properties of neurons. *J Neurophysiol*, 1988, 60: 580–603
- 18 Komatsu H, Wurtz R H. Relation of cortical areas MT and MST to pursuit eye movements. III. Interaction with full-field visual stimulation. *J Neurophysiol*, 1988, 60: 621–644
- 19 Zhang T, Britten K H. The responses of VIP neurons are sufficiently sensitive to support heading judgments. *J Neurophysiol*, 2010, 103: 1865
- 20 Tanaka K, Sugita Y, Moriya M, et al. Analysis of object motion in the ventral part of the medial superior temporal area of the macaque visual cortex. *J Neurophysiol*, 1993, 69: 128–142
- 21 Saito H, Yukie M, Tanaka K, et al. Integration of direction signals of image motion in the superior temporal sulcus of the macaque monkey. *J Neurosci*, 1986, 6: 145–157
- 22 Lagae L, Maes H, Raiguel S, et al. Responses of macaque STS neurons to optic flow components: A comparison of areas MT and MST. *J Neurophysiol*, 1994, 71: 1597–1626
- 23 Graziano M, Andersen R A, Snowden R J. Tuning of MST neurons to spiral motions. *J Neurosci*, 1994, 14: 54–67
- 24 Duffy C J. MST neurons respond to optic flow and translational movement. *J Neurophysiol*, 1998, 80: 1816–1827
- 25 Celebrini S, Newsome W T. Neuronal and psychophysical sensitivity to motion signals in extrastriate area MST of the macaque monkey. *J Neurosci*, 1994, 14: 4109–4124
- 26 Heuer H W, Britten K H. Optic flow signals in extrastriate area MST: Comparison of perceptual and neuronal sensitivity. *J Neurophysiol*, 2004, 91: 1314–1326
- 27 Britten K H, Newsome W T, Shadlen M N, et al. A relationship between behavioral choice and the visual responses of neurons in macaque MT. *Visual Neurosci*, 1996, 13: 87–100
- 28 Page W K, Duffy C J. MST neuronal responses to heading direction during pursuit eye movements. *J Neurophysiol*, 1999, 81: 596
- 29 Britten K H, van Wezel R J A. Electrical microstimulation of cortical area MST biases heading perception in monkeys. *Nat Neurosci*, 1998, 1: 59–63
- 30 Britten K H, van Wezel R J A. Area MST and heading perception in macaque monkeys. *Cereb Cortex*, 2002, 12: 692
- 31 Froehner M T, Duffy C J. Cortical neurons encoding path and place: Where you go is where you are. *Science*, 2002, 295: 2462
- 32 Gu Y, Angelaki D E, DeAngelis G C. Neural correlates of multisensory cue integration in macaque MSTd. *Nat Neurosci*, 2008, 11: 1201–1210
- 33 Bremmer F, Ilg U, Thiele A, et al. Eye position effects in monkey cortex. I. Visual and pursuit-related activity in extrastriate areas MT and MST. *J Neurophysiol*, 1997, 77: 944–961

- 34 Squatrito S, Maioli M. Gaze field properties of eye position neurones in areas MST and 7a of the macaque monkey. *Visual Neurosci*, 1996, 13: 385–398
- 35 Squatrito S, Maioli M G. Encoding of smooth pursuit direction and eye position by neurons of area MSTd of macaque monkey. *J Neurosci*, 1997, 17: 3847–3860
- 36 Dursteler M, Wurtz R H, Newsome W T. Directional pursuit deficits following lesions of the foveal representation within the superior temporal sulcus of the macaque monkey. *J Neurophysiol*, 1987, 57: 1262–1287
- 37 Takemura A, Murata Y, Kawano K, et al. Deficits in short-latency tracking eye movements after chemical lesions in monkey cortical areas MT and MST. *J Neurosci*, 2007, 27: 529–541
- 38 Bradley D C, Maxwell M, Andersen R A, et al. Mechanisms of heading perception in primate visual cortex. *Science*, 1996, 273: 1544
- 39 Shenoy K V, Bradley D C, Andersen R A. Influence of gaze rotation on the visual response of primate MSTd neurons. *J Neurophysiol*, 1999, 81: 2764
- 40 Maunsell J, van Essen D C. The connections of the middle temporal visual area (MT) and their relationship to a cortical hierarchy in the macaque monkey. *J Neurosci*, 1983, 3: 2563–2586
- 41 Duhamel J R, Colby C L, Goldberg M E. Congruent representations of visual and somatosensory space in single neurons of monkey ventral intra-parietal cortex (area VIP). In: Paillard J, ed. *Brain and Space*. Oxford: Oxford University Press, 1991
- 42 Colby C L, Duhamel J R, Goldberg M E. Ventral intraparietal area of the macaque: Anatomic location and visual response properties. *J Neurophysiol*, 1993, 69: 902–914
- 43 Duhamel J R, Colby C L, Goldberg M E. Ventral intraparietal area of the macaque: Congruent visual and somatic response properties. *J Neurophysiol*, 1998, 79: 126
- 44 Schlack A, Hoffmann K P, Bremmer F. Interaction of linear vestibular and visual stimulation in the macaque ventral intraparietal area (VIP). *Eur J Neurosci*, 2002, 16: 1877–1886
- 45 Schlack A, Hoffmann K P, Bremmer F. Selectivity of macaque ventral intraparietal area (area VIP) for smooth pursuit eye movements. *J Physiol*, 2003, 551: 551–561
- 46 Schlack A, Sterbing-D'Angelo S J, Hartung K, et al. Multisensory space representations in the macaque ventral intraparietal area. *J Neurosci*, 2005, 25: 4616–4625
- 47 Maciokas J B, Britten K H. Extrastriate area MST and parietal area VIP similarly represent forward headings. *J Neurophysiol*, 2010, 104: 239–247
- 48 Zhang T, Britten K H. Parietal area VIP causally influences heading perception during pursuit eye movements. *J Neurosci*, 2011, 31: 2569
- 49 Squire L R. *Fundamental Neuroscience*. 3rd ed. New York: Associated Press, 2008
- 50 Britten K H. Mechanisms of self-motion perception. *Annu Rev Neurosci*, 2008, 31: 389–410
- 51 Turano K A, Heidenreich S M. Eye movements affect the perceived speed of visual motion. *Vision Res*, 1999, 39: 1177–1187
- 52 Andersen R, Bradley D, Shenoy K. *Neural Mechanisms for Heading and Structure-from-Motion Perception*. Cold Spring Harbor: Cold Spring Harbor Laboratory Press, 1996
- 53 Shenoy K V, Crowell J A, Andersen R A. Pursuit speed compensation in cortical area MSTd. *J Neurophysiol*, 2002, 88: 2630
- 54 Churchland A K, Lisberger S G. Relationship between extraretinal component of firing rate and eye speed in area MST of macaque monkeys. *J Neurophysiol*, 2005, 94: 2416
- 55 Poljac E, Lankheet M, van den Berg A. Perceptual compensation for eye torsion. *Vision Res*, 2005, 45: 485–496
- 56 Sonuga-Barke E J S, Wiersema J R, van der Meere J J, et al. Context-dependent dynamic processes in attention deficit/hyperactivity disorder: Differentiating common and unique effects of state regulation deficits and delay aversion. *Neuropsychol Rev*, 2010, 20: 86–102
- 57 Bremmer F. Navigation in space—the role of the macaque ventral intraparietal area. *J Physiol*, 2005, 566: 29
- 58 Warren Jr W H, Hannon D J. Eye movements and optical flow. *Josa A*, 1990, 7: 160–169
- 59 Perrone J A, Stone L S. Emulating the visual receptive-field properties of MST neurons with a template model of heading estimation. *J Neurosci*, 1998, 18: 5958–5975
- 60 Perrone J A, Stone L S. A model of self-motion estimation within primate extrastriate visual cortex. *Vision Res*, 1994, 34: 2917–2938
- 61 Royden C S. Mathematical analysis of motion-opponent mechanisms used in the determination of heading and depth. *Josa A*, 1997, 14: 2128–2143
- 62 Ben Hamed S, Page W, Duffy C, et al. MSTd neuronal basis functions for the population encoding of heading direction. *J Neurophysiol*, 2003, 90: 549–558
- 63 Hanada M. An algorithmic model of heading perception. *Biol Cybern*, 2005, 92: 8–20
- 64 Lappe M, Bremmer F, Pökel M, et al. Optic flow processing in monkey STS: A theoretical and experimental approach. *J Neurosci*, 1996, 16: 6265–6285

- 65 van den Berg A V, Beintema J A. Motion templates with eye velocity gain fields for transformation of retinal to head centric flow. *Neuroreport*, 1997, 8: 835
- 66 Wurtz R H, Sommer M A, Cavanaugh J. Drivers from the deep: The contribution of collicular input to thalamocortical processing. *Prog Brain Res*, 2005, 149: 207–225
- 67 von Helmholtz H. Helmholtz's Treatise on Physiological Optics. Vol. 3. New York: Optical Society of America, 1962
- 68 Zhang M, Wang X, Goldberg M E. Monkey primary somatosensory cortex has a proprioceptive representation of eye position. *Prog Brain Res*, 2008, 171: 37–45
- 69 Lee B, Pesaran B, Andersen R A. Translation speed compensation in the dorsal aspect of the medial superior temporal area. *J Neurosci*, 2007, 27: 2582–2591
- 70 Wang X, Zhang M, Cohen I S, et al. The proprioceptive representation of eye position in monkey primary somatosensory cortex. *Nat Neurosci*, 2007, 10: 640–646
- 71 Guthrie B L, Porter J D, Sparks D L. Corollary discharge provides accurate eye position information to the oculomotor system. *Science*, 1983, 221: 1193–1195
- 72 Campos M, Cherian A, Segraves M A. Effects of eye position upon activity of neurons in macaque superior colliculus. *J Neurophysiol*, 2006, 95: 505–526
- 73 Holst E, Mittelstaedt H. Das Reafferenzprinzip. *Naturwissenschaften*, 1950, 37: 464–476
- 74 Longuet-Higgins H C, Prazdny K. The interpretation of a moving retinal image. *Proc Roy Soc Lond Ser B Biol Sci*, 1980, 208: 385
- 75 Koenderink J, Doorn A J. Facts on optic flow. *Biol Cybern*, 1987, 56: 247–254
- 76 Grigo A, Lappe M. Dynamical use of different sources of information in heading judgments from retinal flow. *Josa A*, 1999, 16: 2079–2091
- 77 Andersen R, Snowden R, Treue S, et al. Hierarchical Processing of Motion in the Visual Cortex of Monkey. Cold Spring Harbor: Cold Spring Harbor Laboratory Press, 1990
- 78 von Holst E, Mittelstaedt H. The principle of reafference: Interactions between the central nervous system and the peripheral organs. In: Dodwell P C, ed. *Perceptual Processing: Stimulus Equivalence and Pattern Recognition*. New York: Century-Crofts Meredith Corporation, 1971
- 79 Wertheim A H. Motion perception during self-motion: The direct versus inferential controversy revisited. *Behav Brain Sci*, 1994, 17: 293–310
- 80 Turano K A, Massof R W. Nonlinear contribution of eye velocity to motion perception. *Vision Res*, 2001, 41: 385–395
- 81 Nakayama K, Loomis J. Optical velocity patterns, velocity-sensitive neurons, and space perception: A hypothesis. *Perception*, 1974, 3: 63–80
- 82 Sperry R. Neural basis of the spontaneous optokinetic response produced by visual inversion. *J Comp Physiol Psychol*, 1950, 43: 482
- 83 Perrone J A, Krauzlis R J. Vector subtraction using visual and extraretinal motion signals: A new look at efference copy and corollary discharge theories. *J Vision*, 2008, 8: 1–14
- 84 Freeman T C A, Banks M S, Crowell J A. Extraretinal and retinal amplitude and phase errors during Filehne illusion and path perception. *Percept Psychophys*, 2000, 62: 900–909
- 85 Li L, Warren Jr W H. Perception of heading during rotation: Sufficiency of dense motion parallax and reference objects. *Vision Res*, 2000, 40: 3873–3894
- 86 Warren W H, Hannon D J. Direction of self-motion is perceived from optical flow. *Nature*, 1988, 336: 162–163
- 87 Lagae L, Raiguel S, Orban G. Speed and direction selectivity of macaque middle temporal neurons. *J Neurophysiol*, 1993, 69: 19–39
- 88 Maunsell J H, Van Essen D C. Functional properties of neurons in middle temporal visual area of the macaque monkey. I. Selectivity for stimulus direction, speed, and orientation. *J Neurophysiol*, 1983, 49: 1127–1147
- 89 Perrone J A, Thiele A. Speed skills: Measuring the visual speed analyzing properties of primate M T neurons. *Nat Neurosci*, 2001, 4: 526–532
- 90 Priebe N J, Cassanello C R, Lisberger S G. The neural representation of speed in macaque area MT/V5. *J Neurosci*, 2003, 23: 5650–5661
- 91 Erickson R, Thier P. A neuronal correlate of spatial stability during periods of self-induced visual motion. *Exp Brain Res*, 1991, 86: 608–616
- 92 Newsome W T, Wurtz R H, Komatsu H. Relation of cortical areas MT and MST to pursuit eye movements. II. Differentiation of retinal from extraretinal inputs. *J Neurophysiol*, 1988, 60: 604–620

The neural mechanism of eye movements compensation during self-motion

ZHANG Ming & ZHANG Tao

State Key Laboratory of Brain and Cognitive Science, Institute of Psychology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China

When observer moves through environment, the image on his/her retina is also in motion. The processing of such visual motion information is attributed to a series of brain areas in dorsal pathway. Since we barely keep our eyes still in real world situation, visual motion patterns on retina are frequently distorted by the added rotational component. Although high speed pursuit eye movements can distort retinal image badly, evidence from psychophysical studies show that observers can still estimate their heading direction accurately. Therefore, there must be a compensating mechanism in our visual system to correct the influence of eye rotation. The neuronal mechanism of eye movement compensation remains unclear. Because MST and VIP are two brain areas believed to be most closely related to heading perception, we discussed the possible mechanisms of eye movement compensation based on recent progress in those two brain areas, and hope it could be helpful for further investigations.

self-motion, MST, VIP, pursuit eye movement, macaque

doi: 10.1360/972012-711