

DOI: 10.13376/j.cbls/2017072

文章编号: 1004-0374(2017)06-0534-12

# 多重视觉表征: 从视网膜坐标到空间坐标

张 恩\*, 吕姣姣, 李 武

(北京师范大学认知神经科学与学习国家重点实验室, 北京 100875)

**摘 要:** 视觉系统基于映射到视网膜上的像来获取外部世界的信息, 因此, 视觉信息首先在视网膜坐标系中进行编码和表征。然而, 大量的研究显示, 眼睛的注视方向对视觉皮层神经元的活动强度具有广泛的调节作用, 这一机制能够实现基于视网膜以外参考坐标的视觉加工过程。近些年的研究发现, 视觉信息能在多种不同的参考坐标下进行表征, 这些机制在稳定的视觉表征、多感觉模态整合与视觉运动信息转换中起到重要作用。

**关键词:** 视网膜拓扑; 空间拓扑; 眼位; 增益调节; 坐标转换

**中图分类号:** R77      **文献标志码:** A

## Multiple visual representation: from retinotopicity to spatiotopicity

ZHANG En\*, LÜ Jiao-Jiao, LI Wu

(State Key Laboratory of Cognitive Neuroscience and Learning, Beijing Normal University, Beijing 100875, China)

**Abstract:** The visual system acquires information about the external world based on the retinal images; therefore, visual information is initially encoded and primarily represented in the reference frame of retina (i.e. retinotopic or eye-centered representation). However, many studies have revealed that activity of neurons in visual cortical areas can be modulated by gaze direction (i.e. eye position relative to the head). This mechanism can mediate visual processes in non-retinotopic frames of reference. Recent studies have revealed that visual information is represented in different reference frames for a broad range of perceptual and behavioral functions, including stable visual representations, multisensory integration and sensorimotor transformation.

**Key words:** retinotopic; spatiotopic; eye position; gain modulation; coordinate transformation

大脑基于外界物体投射到视网膜上的像来获取物体的颜色和形状等信息, 同时, 利用其在视网膜上的位置来获得物体的位置信息, 并将两种信息结合, 形成对外界物体的视觉感知并指导行为。然而, 一个物体的位置可以基于多种不同的参考坐标系来定义。在自然情况下, 由于目标物体通常与其他物体和观察者之间存在复杂且动态的时空关系, 视觉信息在大脑中的表征并非完全依赖于视网膜上的像。具体来说, 主要包括两个方面: 一方面, 为了获得更丰富精确的视觉信息, 人们的眼睛会相对于头频繁地发生转动。这种快速的眼动 (saccadic eye movements) 会使得实际静止的物体在视网膜上的像发生跳动, 但大脑不会因此误以为这些实际静止的物体在眼动前后发生移动, 也即在眼动过程中视觉

系统对外界的感知是稳定且连续的, 而不像摄像机抖动会导致画面的跳动和模糊。另外, 大脑能够精确地感知视觉刺激之间的相对位置, 不管它们投射到视网膜上的什么位置, 这一感知能力与对复杂客体认知的位置不变性密切相关。这些知觉现象说明, 视觉感知可能依赖于视网膜之外的坐标编码机制。另一方面, 除了视觉信息以外, 大脑还需要加工来自其他感觉模态的信息, 如听觉和触觉信息, 并将

收稿日期: 2016-10-12; 修回日期: 2016-11-16

基金项目: 国家自然科学基金项目(31200830, 31671079); 国家重点基础研究发展计划(“973”项目)(2014CB-846101); 北京师范大学自主科研基金项目(2012LYB03)

\*通信作者: E-mail: ZhangEn@bnu.edu.cn

其与视觉信息发生整合, 指导肢体做出行为反应。然而, 来自其他感觉模态的信息并非由眼睛所提供, 因此, 大脑对这些信息的表征首先并不是以视网膜为参考坐标的。例如, 来自耳朵的听觉信号是以头为参考坐标进行表征的。然而, 眼动会使得眼睛相对于头的位置(称为眼位, 或眼注视位点(eye position), 或注视方向(gaze direction))发生变化, 导致视网膜坐标相对于头或肢体等其他坐标发生偏转。为了能在不同的眼位下确定不同感觉信号是否源于同一物体, 大脑需要将基于视网膜坐标的视觉信息在其他非视网膜坐标系下进行表征, 实现不同感觉模态之间的信息交流。另外, 视觉物体相对于肢体也存在复杂动态的时空关系, 为了对物体产生准确的肢体反应例如抓获, 大脑需要获取物体与肢体之间的相对位置, 这一过程也适合基于非视网膜坐标的表征来完成。

这些复杂的感知和运动控制过程提示大脑中存在多种基于视网膜坐标以外的视觉坐标表征形式。除了以视网膜为参考坐标的表征之外, 本文主要关注与眼位相关的, 以头、肢体和外部空间为参考坐标的视觉表征。由于篇幅的限制, 以物体为参考坐标(object-centered)<sup>[1-2]</sup>以及眼动诱发的重映射(saccadic remapping)<sup>[3-4]</sup>的表征形式不在本文中做重点讨论。

## 1 视网膜拓扑映射的视觉表征

视觉信号起源于视网膜, 经多层级的皮层中枢处理产生视觉感知并指导行为。视觉神经元通常只对映射到特定视网膜(即出现在特定视野空间)区域内的光刺激产生选择性反应<sup>[5-6]</sup>, 这一区域被称为该神经元的感受野。感受野相邻的神经元通常在视皮层上是相邻的, 而每一级视皮层区域几乎都是由感受野分布在不同位置、能够覆盖整个视野空间的大量神经元所构成<sup>[7]</sup>。视皮层与视网膜的这种点对点的映射关系被称为视网膜位置的拓扑映射关系<sup>[8]</sup>, 这种以视网膜为参考坐标的表征形式称为视网膜位置拓扑映射关系(在此文中简称为视网膜拓扑)的视觉表征(retinotopic representation 或 retinotopicity)。虽然不同等级的视皮层神经元具有大小不同的感受野<sup>[9]</sup>, 但这种视网膜拓扑的表征形式普遍存在于整个视觉加工通路中, 是视觉信息表征的最基本形式。

值得注意的是, 除了编码视觉刺激在视网膜坐标中的位置外, 这些视网膜拓扑的神经元通常还会对刺激本身的信息, 如颜色、朝向和运动方向等基

本信息<sup>[10]</sup>, 或物体和面孔等复杂的整体信息<sup>[11]</sup>, 具有很强的选择性。这就意味着, 对应于投射到视网膜任何一个位置的视觉刺激, 都会在视觉加工的不同等级存在着一系列神经元, 它们同时处理刺激的视网膜位置信息和刺激本身的信息。因此, 以视网膜为参考坐标的视觉表征能够实现刺激基本信息与刺激的视网膜位置信息之间的绑定, 是视觉信息加工过程中的基本表征形式。

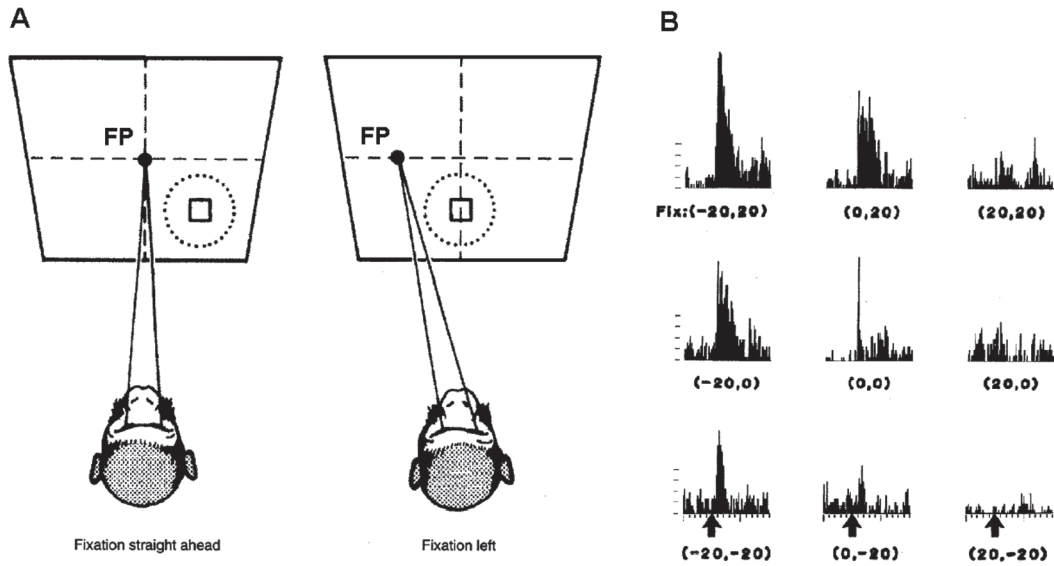
虽然大部分视觉神经元能够提供视觉物体的特征信息以及它们在视网膜坐标中的位置信息, 但是如前所述, 由于眼睛和头部的运动以及多模态感觉输入的存在, 这些简单信息对于个人的感知和行为是远远不够的。为了实现稳定和准确的感知, 产生精准的行为, 视觉系统不仅需要编码视觉刺激的特征信息及其在视网膜上的位置信息, 还需要编码刺激相对于其他非视网膜参考坐标的位置信息, 并将这些信息进行绑定。由于非视网膜拓扑(non-retinotopic)表征形式的多样性和复杂性, 到目前为止还缺乏明确和统一的定义, 现将本文所关注的非视网膜拓扑表征形式统称为空间拓扑表征(spatiotopic representation 或 spatiotopicity)。

## 2 内隐的空间拓扑表征

### 2.1 眼位增益神经元

刺激在头坐标中的位置等于刺激在视网膜坐标中的位置与眼位的加和, 因此, 为了在头或其他空间参考坐标系下对视觉刺激进行表征, 大脑除了编码刺激在视网膜坐标的位置, 还必须获取眼位信息。这种非视觉信息来源于眼外肌中感受器的本体感觉输入<sup>[12]</sup>, 或源于眼动控制中枢向眼外肌发出命令信号时的输出副本(efference copy)或伴随发送(corollary discharge)<sup>[13]</sup>。

眼位对视觉皮层的活动具有广泛的调节作用, 最早的证据来自于在猕猴后顶叶发现的受眼位调节的神经元<sup>[14-15]</sup>。这些神经元普遍具有这样的特性: 当猴子保持注视时, 它们会对光点在视网膜上或视野中的位置具有明显的选择性, 其反应强度在空间上呈二维高斯分布, 类似于其他具有视网膜拓扑映射感受野的神经元。然而, 当改变注视点在屏幕中的位置从而引导猴子在头固定不动的条件下改变眼位时, 对于同一个神经元, 即便其感受野在视网膜上的位置不变并且感受野内的刺激也相同, 其反应幅度会随着眼位的不同而倍乘式(multiplicative)增大或减小(图1)。这种一个输入信号能影响神经元



A: 猴子头部固定, 通过改变注视点(FP)在屏幕中的位置来测试在不同眼位条件下, 神经元对出现在其视网膜感受野(虚线圆)中心的视觉刺激(实线方)的反应; B: 猴子注视九个不同位置时, 同一个神经元对呈现在相同视网膜位置的视觉刺激的反应强度。箭头表示刺激出现的时刻, 下面的数据代表注视点相对于屏幕中心的坐标(视角, 度)。

图1 后顶叶7a区的眼位增益神经元<sup>[15]</sup>

对另一个输入的敏感性而不改变其选择性的非线性整合方式, 称为神经元活动的增益调节 (gain modulation)。不同的神经元在不同的眼位下表现出不同强度的增益调节。这一发现说明, 后顶叶神经元不仅能表征刺激在视网膜坐标中的位置, 还表现出眼位的选择性。由于刺激在头坐标中的位置等于其在视网膜坐标中的位置与眼位的加和, 因此这类神经元提供了刺激在头坐标中的位置信息。

除了眼位的增益调节机制外, 一些后顶叶神经元的活动也会受到头相对于身体的位置<sup>[16-17]</sup>和手位置<sup>[18-19]</sup>的调节。从群体神经元的角度来说, 它们能够形成头、身体和手坐标位置信息的分布式表达, 用于视觉刺激的空间定位和肢体的运动控制<sup>[20-21]</sup>。不同于单个神经元以视网膜拓扑感受野形式来表征刺激的视网膜位置, 这种依赖于群体神经元活动来间接编码刺激所在空间坐标位置的方式称为内隐的 (implicit) 空间拓扑视觉表征<sup>[20, 22-23]</sup>。

受眼位信号调节的神经元不仅存在于高级的后顶叶皮层, 而且广泛存在于特异编码视觉信息的视皮层通路中, 包括运动信息加工相关的 MT、MST<sup>[24-25]</sup>、V6<sup>[26]</sup>和 V3A<sup>[27]</sup>, 负责客体识别的下颞叶<sup>[28]</sup>和形状编码的 V4<sup>[23, 25, 29]</sup>, 以及早期的 V1<sup>[29-31]</sup>和 V2<sup>[29]</sup>。对于这些能够特异编码刺激特征的神经元, 眼位的改变基本不影响它们对刺激属性和视网膜位置的选择性, 如不改变 MT 神经元所偏好的运

动方向和 V1 神经元所偏好的线条朝向, 但却能调节它们对刺激的反应强度。与后顶叶类似, 不同神经元在不同眼位也表现出不同强度的增益调节。这些结果说明, 视觉系统中普遍存在着受眼位和其他位置信号调节的视网膜拓扑神经元, 它们不仅编码了刺激本身的信息, 还以内隐的形式表征了刺激在不同参考坐标下的位置。这一机制可能在绑定视觉刺激本身的信息与空间参考坐标系的位置信息的过程中起到一定作用。

## 2.2 眼位增益作用的行为学研究

大量研究显示, 与眼位对神经元反应的增益调节类似, 选择性注意对视觉加工过程也存在普遍的调节作用<sup>[32-33]</sup>。选择性注意某一视觉刺激能够导致对该刺激敏感的神经元的反应增强, 从而增加神经元传输的信息量, 提高个体对该刺激的感知能力<sup>[32]</sup>。按照这一逻辑, 眼位增益的变化或差异也可能对视觉刺激起到类似的作用。这一问题的思考实质上是从知觉层面对空间拓扑视觉表征机制进行的探讨。虽然不同的神经元可能偏好不同的眼位, 但一些电生理和磁共振的研究指出, V1<sup>[30]</sup>、V2<sup>[29]</sup>、V4<sup>[25, 29]</sup>、MT 和 MST<sup>[25, 34]</sup>等皮层区都表现出眼位选择的不平衡性: 在某些特定眼位有更多的神经元表现出最强的增益调控和反应。这种神经元对眼位偏好的不平衡分布被解释为视觉系统对某些空间位置固有的特殊偏好: 更多的神经元可能被用于表征那些日常生



活中出现刺激可能性较大的空间位置<sup>[29-30]</sup>, 如头的正前方<sup>[30]</sup>。然而, 从行为层面来说, 目前还没有研究报告个体在不同眼位下的视知觉能力存在系统的差别。

持续在固定视野位置处呈现某一刺激会长时间激活特定的视觉神经元, 产生适应现象, 影响对随后呈现的其他刺激的感知。这种视觉后效 (visual aftereffect) 被类比为心理物理研究的“电极”, 可以用于推测神经元的调谐特性与知觉的关系。在受眼位调制的视觉神经元被发现之前, 曾有研究探讨长期适应产生的视觉后效是否会受眼位的影响<sup>[35]</sup>。实验中让被试佩戴一种特殊的眼镜, 镜片的左边偏蓝色而右边偏黄色。这样被试感觉到的物体颜色取决于眼睛的注视方向, 注视左边时偏蓝, 注视右边时偏黄。经过 60 d 适应后, 被试摘去眼镜观察物体时, 眼位改变本身会动态调节被试的颜色知觉, 主观感觉正好与佩戴眼镜时相反: 即便是同一物体, 眼睛朝左注视它时偏黄, 而朝右注视它时偏蓝。虽然后来的研究没有重复出这一结果<sup>[36]</sup>, 但另外两项研究使用类似的方法发现, 佩戴棱镜后导致的形状后效和大小后效同样能够被眼位所调节<sup>[37]</sup>, 支持了眼位对视知觉的影响。除了这种长时间佩戴特殊眼镜的方法外, 较短时间正常注视图像产生的视觉后效也显示出一致结果。在一项研究中<sup>[38]</sup>, 被试在头不动的情况下交替注视左边顺时针旋转和右边逆时针旋转的圆盘。经过几分钟的适应后, 让被试交替注视左边和右边两个静止的圆盘, 结果发现被试在两注视方向下产生了具有相反运动方向的视觉后效。2003 年和 2005 年的两项研究使用类似的方法, 让被试在一个特定眼位下注视适应刺激一段时间后, 产生运动、朝向和大小后效<sup>[39]</sup> 以及颜色和深度后效<sup>[40]</sup>, 结果发现, 仅仅改变眼位会明显削弱视觉后效。这些研究利用视觉适应和视觉后效现象, 对既偏好特定眼位又偏好特定视觉特征的神经元进行操作, 从行为上支持了眼位增益调节对视觉感知的影响, 暗示了基本视觉信息加工可能普遍存在内隐形式的空间拓扑表征机制。

有几项研究使用知觉学习的方法对这一问题进行了探讨<sup>[41-44]</sup>。知觉训练被认为能选择性地改变某些神经过程, 从而特异地提高个体的感知能力。这一过程的神经机制被认为与视觉适应具有一定的相似性<sup>[45]</sup>; 但研究结果显示, 在特定眼位对单一刺激训练产生的学习效应并不受限于训练的眼位, 在换到新的眼位后学习效应依然存在<sup>[46-48]</sup>, 说明视觉系

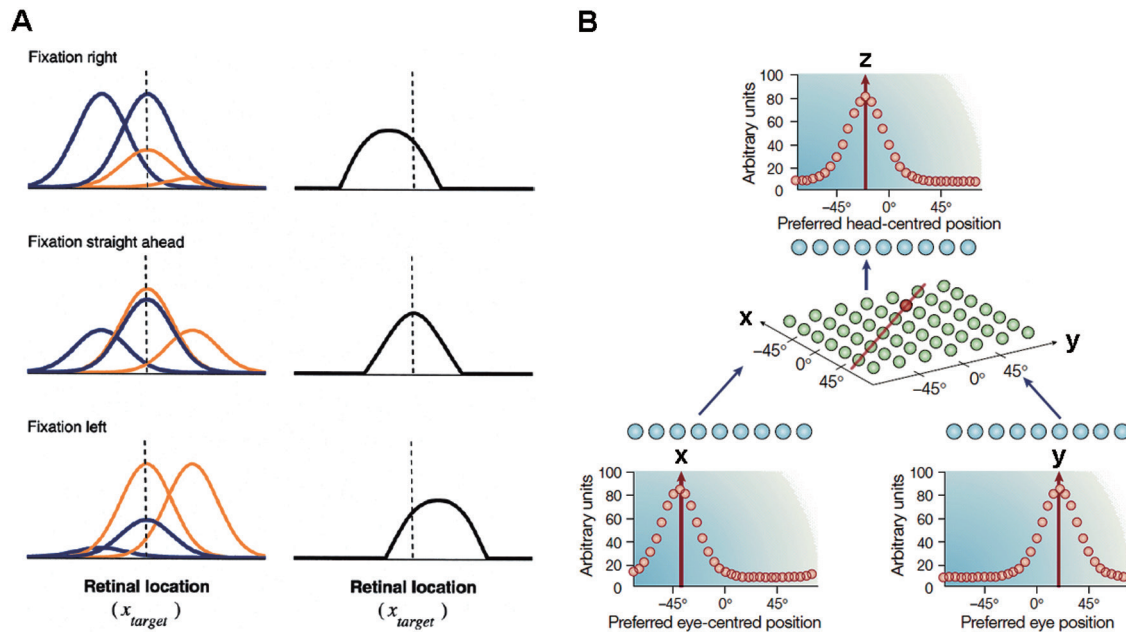
统可能并不会依据经验对特定眼位条件下的基本视觉信息加工产生偏好。这些研究与使用视觉后效得到的结论并不一致, 其原因还有待进一步考察。

### 3 通过眼位增益调节机制实现视觉表征的坐标转换

增益调节是神经元非线性整合多个信息源的一种计算规则。根据实验结果, 来自视网膜的视觉信号和来自眼位或注意的非视觉信号之间的相互作用通常不是加和关系, 而是一种乘积关系。用数学式表达增益神经元的发放率是  $R = f(x-a) \cdot g(y)$ 。其中  $f(x-a)$  是某一个神经元的调谐函数, 如感受野兴奋性的空间分布或朝向调谐曲线;  $x$  是视觉刺激的参数;  $a$  是该神经元最偏好的刺激参数;  $g(y)$  是眼位或注意  $y$  的增益项。

受眼位增益调节的群体神经元不仅编码了刺激在视网膜坐标中的位置信息, 还编码了眼位信息。考虑到这两个量的加和等于刺激在头坐标中的位置, 一些模型研究探讨了这种眼位增益的神经元是否能够产生独立于视网膜位置和眼位的、具有空间拓扑映射关系的感受野, 形成外显 (explicit) 空间拓扑表征形式<sup>[49-50]</sup>。基于后顶叶发现的眼位增益神经元, 有研究构建了一个由输入层、中间层和输出层构成的人工神经网络<sup>[51]</sup>。使用反向传播算法训练网络根据眼位信号和刺激的视网膜位置信号, 定位目标刺激在头坐标中的位置, 即完成从输入层的视网膜拓扑表征形式向输出层的空间拓扑表征形式的转换。在训练结束后, 中间层神经网络表现出与受眼位增益调节的神经元相似的特性。这一发现从计算模型的角度证明了增益调节可以实现视网膜的拓扑表征向空间拓扑的表征转换, 说明了依据真实神经元的反应特性, 能够很好地完成特定且复杂的计算过程, 在计算神经科学领域具有里程碑意义。

随后, 另一项理论研究探讨了通过眼位增益神经元来产生空间拓扑表征的过程<sup>[52]</sup> (如图 2A)。该模型包括一群眼位增益神经元, 其反应取决于刺激的视网膜位置和眼位, 如前面的公式  $R = f(x-a) \cdot g(y)$  所述。这群神经元经过一定的突触连接驱动下一级神经元, 用于控制手臂伸向目标物。为了能准确定位目标物, 后一级神经元必须能够编码视网膜位置与眼位的加和值, 即目标物在头坐标中的位置, 用于控制手臂的位置。在学习过程中, 随机的手臂运动被作为视觉输入信息驱动眼位增益神经元, 两级神经元之间的突触连接权重会依据输出层



A: 整合眼位增益神经元的活动能够产生头坐标的空间感受野(引用自<sup>[49]</sup>)。左侧图表示该模型的输入层, 4条曲线代表在某一眼位条件下, 4个理想的后顶叶神经元的反应幅度与刺激在视网膜上的位置关系; 竖直虚线表示某一输入刺激所在的视网膜位置。上、中、下图表示不同的眼位, 蓝色和桔色曲线分别对应注视左和右侧时增益变大的神经元。右侧图表示该模型的输出层的一个神经元, 在学习之后它会按一定的权重整合输入层这4个神经元的活动, 使得其感受野在视网膜坐标中的位置能够随着不同的眼位而发生相应的偏移, 从而对应到固定的头坐标位置, 产生基于头坐标的视觉感受野。B: 视网膜和头坐标之间相互转换的神经网络模型(引用自<sup>[54]</sup>)。网络包括两个输入层: 一个是由32个单元构成的视网膜拓扑表征层, 不同的单元偏好不同的视网膜位置, 左下角的图表示这些单元对位于x位置的刺激的反应强度; 另一个输入层以类似的方式编码眼位y。这两层的信号在中间的基函数层以乘积的形式进行整合。基函数层每一行中的所有单元偏好相同的视网膜位置, 每一列中的单元偏好相同的眼位, 因此, 每个单元都只有在某个特定的眼位和视网膜位置组合时才会有最大反应; 红色圆代表在此视网膜位置和眼位输入条件下产生最强反应的单元。输出层的单元能线性整合基函数层中偏好相同眼位和视网膜位置组合(如红色直线位置)的单元活动, 从而形成头坐标的位置选择性, 编码刺激的头坐标位置z。

图2 通过眼位增益神经元来实现视觉表征从视网膜坐标向头坐标转换的模型

与输入层的表征自发地进行调节, 如同婴儿的学习运动控制一样<sup>[53]</sup>。经过这样的学习, 后一级神经元在以特定的突触权重模式整合来自前一级眼位增益神经元的输入后, 能够准确地表征目标刺激的位置, 也即产生了空间拓扑的表征形式。

基于眼位增益神经元的网络计算模型, 甚至可以实现不同参考坐标之间的双向转换(如图2B)<sup>[55]</sup>。以单向的视网膜坐标向头坐标转换来说, 该模型包括两个输入层, 分别由表征眼位和刺激视网膜位置的单元构成。中间层是基函数(basis functions)层, 其中每个单元都非线性地整合两个输入层的活动, 各自选择性地某个眼位和视网膜位置组合(即特定头坐标位置)时产生最大反应, 类似于后顶叶的增益神经元。输出层的一个单元只需要线性整合基函数层中偏好相同头坐标位置的神经元活动, 便可形成头坐标的感受野, 从而表征刺激在头坐标中的

位置。反过来, 如果以表征头坐标位置信息的单元和表征眼位信息的单元作为输入层, 信息沿着相同的连接模式反向传递时, 可以在表征视网膜的输出层获取刺激的视网膜位置信息, 实现坐标的反向转换。这一模型被广泛用于探讨多感觉模态信息整合<sup>[54]</sup>、感觉运动转换<sup>[56]</sup>以及眼动过程中视觉稳定性的神经机制<sup>[57]</sup>。

综合上述计算建模的研究可以得知, 通过整合眼位增益神经元的活动, 大脑可以构造空间拓扑的视觉感受野, 实现视网膜拓扑表征与空间拓扑表征之间的转换。

## 4 外显的空间拓扑视觉表征

### 4.1 视觉通路中的空间拓扑机制

从理论上说, 后顶叶受眼位增益调节的神经元能够在更高一级的神经元产生空间拓扑的感受野,

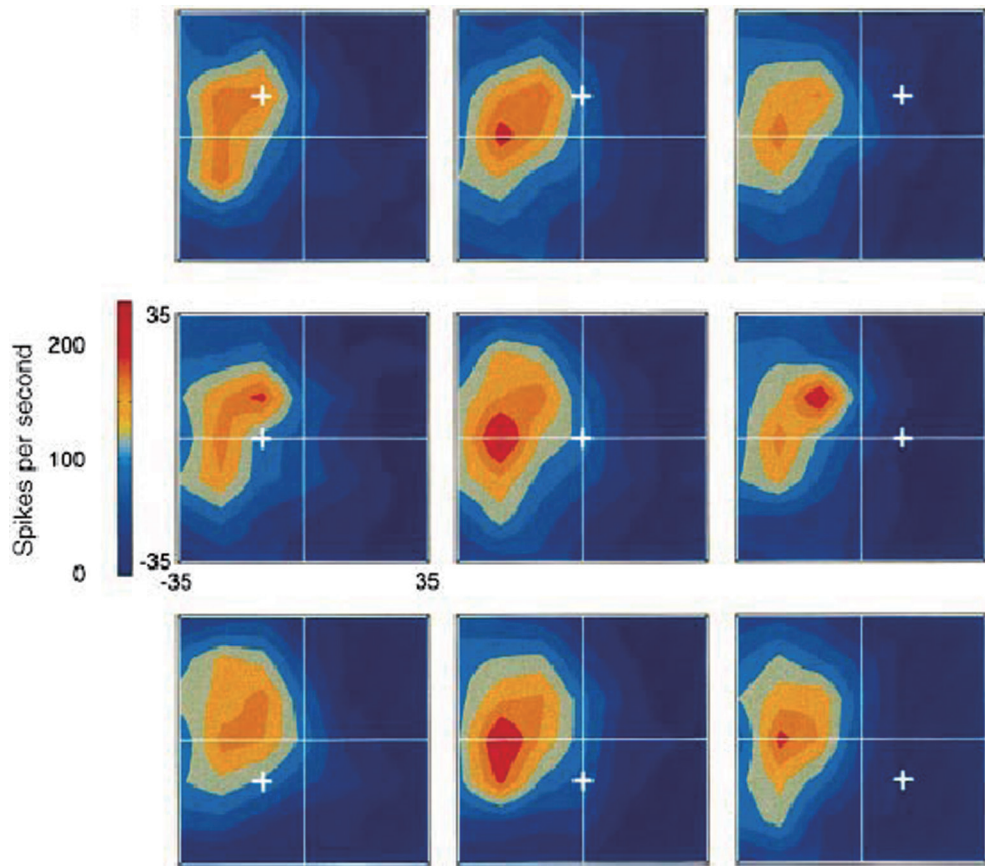


构造外显的空间拓扑表征形式。为了考察这种神经元是否存在, 研究者在猴子注视不同位置时测试了顶叶的 V6 和 VIP 区神经元的视觉感受野位置, 结果显示一些神经元的感受野不是固定在视网膜的某一个区域, 而是只对空间参考(头、身体或屏幕)坐标中的某一个固定的区域反应, 也即感受野在屏幕中的位置不受眼位的影响(图 3)<sup>[26, 58-59]</sup>。这些发现提示, 顶叶神经元能以外显的形式编码刺激在空间坐标中的位置, 直接支持了空间拓扑视觉表征机制的存在。然而, 这些较高级的皮层通常不如较早期的视皮层那样擅长编码精细的刺激信息, 而更多的是负责多感觉信息整合、空间定位、注意和眼动调控以及处理视觉运动信息和编码自我运动等功能<sup>[60-64]</sup>, 因此, 这种外显的空间拓扑表征机制在基本视觉信息加工过程中的意义是一个需要探讨的问题。

具有类似空间拓扑视觉感受野的神经元普遍存在于后顶叶的多个亚区、前运动皮层和皮层下核团, 但它们通常还会对其他感觉模态的刺激产生选择性

反应。例如, 在后顶叶的各亚区和皮层下的上丘, 具有头坐标视觉感受野的神经元通常会对出现在邻近空间位置的听觉信息产生反应<sup>[65-67]</sup>, 说明这些神经元可能参与了头坐标下视觉与听觉信息的整合。此外, 后顶叶、前运动皮层 6 区以及皮层下的壳核(putamen)和上丘神经元不仅对头、肢体或手的某一特定部位的触觉刺激敏感, 还会对出现在相应身体部位以外一定区域的视觉刺激产生反应<sup>[67-71]</sup>。这两种多模态神经元中的一些还表现出一种位于视网膜坐标和空间参考坐标之间的中间类型, 即在注视方向改变后神经元感受野并不完全保持在原来的空间坐标位置上, 而会朝眼动的方向发生一定程度的偏移。这些具有头、肢体、手坐标和中间类型坐标拓扑映射关系的神经元, 可能在将视觉信息与其他感觉信息进行整合, 以及在编码刺激相对于身体的位置并指导个体行为决策的过程中起到重要作用<sup>[54, 67, 72]</sup>。

除了动物模型上的神经电生理研究外, 顶叶损



每个小方图中的白色十字是注视点, 彩色地形图表示刺激出现在不同屏幕位置时该神经元的反应强度。该神经元在9个不同眼位条件下的感受野固定在一个特定的空间位置上。

图3 后顶叶VIP区神经元的空间拓扑感受野<sup>[59]</sup>

伤导致半侧空间忽视的患者也为探讨空间拓扑表征在视觉加工中的意义提供了一定的启示。空间忽视的发生可以相对于多种参考坐标：一些患者表现出忽视了相对于视网膜和身体某一侧的视觉刺激<sup>[73]</sup>；或以身体和外部环境为坐标的半侧空间忽视<sup>[74-76]</sup>；或者忽视视觉物体自身的一侧，而与物体相对于患者的位置无关<sup>[77-80]</sup>。这些基于不同空间参考坐标的忽视病例在一定程度上提示，空间拓扑的表征机制虽然不擅长处理精确的视觉信息，但可能通过引导注意在空间坐标系中的分配，或者通过操作其他自上而下信号的方式，间接地影响视觉刺激的信息加工和有意识的知觉。

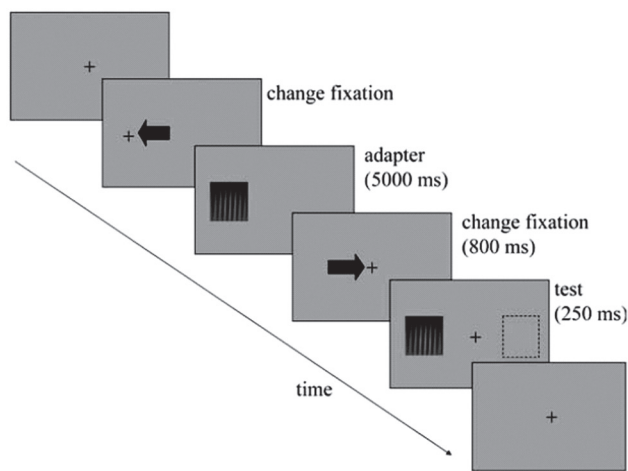
到目前为止，电生理的研究只在不擅长处理精细视觉信息的脑区发现了具有空间拓扑感受野的神经元。然而，在眼动发生的前后，需要将物体的特征信息与空间位置进行绑定才能实现知觉的稳定性和连续性，因此，单靠后顶叶的空间拓扑表征机制无法解释这一知觉绑定问题。为此，近些年的磁共振研究探讨了人的各个视皮层区域与视野空间的拓扑映射关系。当被试保持不同的注视方向时，将运动点阵刺激呈现在屏幕的不同位置，结果发现对运动信息敏感的 MT 区不仅存在视网膜拓扑的表征形式，还存在一个对刺激的空间位置具有明显选择性的区域<sup>[81]</sup>。另一项研究使用类似的方法，发现对客体具有选择性的 LOC 皮层区同样存在类似的空间拓扑表征形式<sup>[82]</sup>。但是后来的一项研究认为视觉皮层并不存在空间拓扑的表征形式<sup>[83]</sup>。为了解释这一矛盾，研究者控制了被试的注意，发现当被试完成一个注视中心的检测任务时，所有的视觉皮层表现出视网膜参考坐标的位置选择性；而当被试仅仅保持注视但不做其他任务时，较高级的 MT、MST、LOC 和 V6 视觉皮层区，甚至 V1 的周边视野表征区则表现出明显的空间拓扑特性<sup>[84]</sup>，这说明空间拓扑视觉表征的形成可能取决于被试的注意状态。但是，该结果目前也存在争议<sup>[85]</sup>，因而视觉刺激的编码过程是否具有外显的空间拓扑表征机制还有待进一步探讨。

#### 4.2 空间拓扑表征的行为研究

除了神经生理的研究外，大量心理物理研究也对视觉加工过程中是否存在空间拓扑的表征形式进行了探讨。让被试注视几种不同的适应刺激（光栅、点阵和面孔等）用以诱导产生对比度、倾斜、形状和面孔的视觉后效，然后引导被试转移注视方向，并将测试刺激呈现在与适应刺激相同或不同的空间

位置上（图 4）<sup>[86]</sup>，从而可以通过比较两种空间位置条件下视觉后效的强弱来考察空间拓扑表征机制是否参与其中。结果显示，当测试刺激与之前的适应刺激出现在不同视网膜（即视野位置），但是它们的空间位置相同时，视觉后效要强于二者空间位置不同的情况，即表现出空间拓扑的视觉后效成分，并且越是复杂的刺激其空间拓扑的视觉后效就越强。这一结果可以用外显的空间拓扑视觉信息表征来解释。持续的注视会影响那些编码适应刺激，且感受野位于适应刺激所在空间位置的神经元的活动，当随后的测试刺激也出现在这一个空间位置时，该群神经元对测试刺激的反应会因为之前的适应而受到影响，从而在知觉上表现出较强的视觉后效。在此之后，类似的空间视觉后效成为探讨不同视觉属性加工过程中是否存在空间拓扑表征的常用方法。例如有研究发现，运动刺激产生的视觉后效也具有一定程度的空间拓扑成分<sup>[87]</sup>。

然而，也有实验显示，倾斜后效<sup>[88-89]</sup>、运动后效<sup>[90-91]</sup>和面孔后效<sup>[92]</sup>的强度主要依赖于测试与适应刺激的视网膜位置，而与它们在空间坐标中的位置关系不大。利用运动后效能使观察者产生测试刺激的时长错觉和位置错觉，研究发现，虽然运动后效本身主要依赖于视网膜坐标，但当测试刺激出现在之前适应刺激的空间位置时，对测试刺激的时间错觉<sup>[93-94]</sup>和位置错觉<sup>[95]</sup>都明显更强。该研究表明，视觉事件的时间和空间信息可能在很大程度上是以



被试注视屏幕左边或右边 $10^\circ$ 位置的适应刺激5 000 ms，随后将注视转移到屏幕中间，在适应刺激消失后800 ms呈现测试刺激。测试刺激可能呈现在与之前适应刺激相同的空间位置上或出现在注视点对侧位置上。

图4 空间拓扑的视觉后效<sup>[86]</sup>



空间拓扑的形式进行表征的, 视觉信息是否需要在空间参考坐标下进行表征可能与信息的具体内容有关。一项研究通过控制新注视点出现之后到被试发生注视转移的时间间隔, 发现倾斜后效的空间拓扑成分会随这一时间间隔变长逐渐增大; 如果在新注视点出现 1 s 后被试才转移注视, 空间拓扑的倾斜后效强度会达到与视网膜拓扑后效的程度<sup>[96]</sup>。2014 年的研究发现了一种与空间拓扑的倾斜后效类似的现象, 被注意刺激的朝向会对随后出现在相同空间位置的刺激朝向的感知产生吸引作用, 也即对后一个刺激的朝向感知会偏向出现在相同空间位置的前一个刺激的朝向<sup>[97]</sup>。这一结果不仅为空间拓扑视觉表征机制的存在提供了新的证据, 而且提示了注意在这一机制中的重要作用, 与视觉后效的研究结果具有一致性<sup>[98-99]</sup>。虽然空间拓扑的后效成分支持了空间拓扑皮层表征机制的存在, 但 2016 年的一项研究对这一思路提出了质疑: 适应刺激导致对应视网膜皮层表征区的适应效应能够迁移到眼动后对应的视网膜表征区, 产生空间拓扑的视觉后效<sup>[100]</sup>。这意味着行为上观测到的空间拓扑视觉后效并非一定需要外显的空间拓扑视觉皮层机制所介导。这些复杂的结果暗示, 空间拓扑的视觉表征不是以类似后顶叶神经元的固定空间拓扑感受野这种单一的形式来实现, 而可能依据刺激内容、刺激的时空关系和被试的内部状态等多种因素, 调用多层级的皮层机制动态构建出来。

除了从视觉后效所依赖的坐标系来进行研究外, 对眼动前后视觉信息整合规律的研究也能为视觉信息的空间表征机制的探讨提供一些行为学证据。有研究发现, 被试能够整合眼动前后呈现在同一空间位置上的两个微弱的(阈下)运动信号, 产生运动感知<sup>[101]</sup>; 如果两个阈下刺激的空间和视网膜位置都不相同则不会发生运动信息的整合, 被试较难感知到运动刺激的存在。这种空间坐标系下的跨眼动感觉整合在两个刺激的间隔超过 1.5 s 时仍能发生。类似的跨眼动空间整合效应在运动方向辨别任务中也被观察到<sup>[102]</sup>。除此之外, 静态的形状<sup>[103]</sup>、颜色<sup>[104]</sup>以及线条的朝向和位置<sup>[105]</sup>信息也能在眼动前后发生整合。这些实验结果也可以用空间拓扑的视觉感受野机制来解释: 眼动前后呈现在同一空间位置的两次运动信息可以在同一群具有空间拓扑特性的神经元上得到整合。虽然这一推论与一些视觉后效的结果一致, 但也存在一些疑问, 如当任务需要在眼动前后整合刺激的对比如<sup>[106]</sup>和点阵的位

置<sup>[107-108]</sup>信息时, 并没有观察到知觉整合效应。另外, 跨眼动的知觉整合有可能是通过跨眼动的记忆(trans-saccadic memory)所介导<sup>[109-110]</sup>, 而并不一定需要空间拓扑感受野来完成。这种记忆能够存储刺激的特征信息数秒钟, 使得眼动前获取的视觉特征信息能与眼动后的视觉信息发生相互作用。一些生理研究为这一解释提供了支持: 视网膜拓扑映射的皮层机制能够存储眼动前获取的视觉信息, 并在眼动后将这些信息重新映射到眼动后对应的视网膜拓扑映射表征区<sup>[110-113]</sup>, 从而影响大脑对眼动后视觉刺激的加工, 在知觉上表现出跨眼动的空间整合效应。与记忆信息重映射类似, 以视网膜为坐标的注意分布图也可能在眼动后发生重映射, 对眼动前刺激的注意可以重新映射到眼动后对应的视网膜位置<sup>[114-116]</sup>, 使得出现在原来空间位置的目标刺激得到更高效的加工, 在行为上表现出空间拓扑的知觉整合。

近些年来, 本实验室将知觉学习和跨眼动整合的行为范式相结合, 对视觉加工的空间拓扑表征机制提出了新的见解。通过实验训练被试辨别眼动前后两次刺激的朝向或运动方向差别, 训练结束后, 在不改变刺激视网膜位置的情况下, 独立改变两个刺激的相对空间位置和它们在头坐标和外部空间参考坐标中的位置, 对学习效应的特异性和迁移性进行测试。结果发现, 辨别能力的提高并不受限于刺激在头坐标和外部空间参考坐标中的位置<sup>[46-47]</sup>, 但是却特异于两次刺激之间的相对空间位置。这一结果说明, 以头或外部空间为参考坐标的表征机制没有直接参与学习过程。进一步的实验显示, 当把眼动前呈现的目标刺激用一个与任务无关的刺激取代后, 也即第一个刺激的信息不需要与随后的目标刺激进行比较, 知觉学习的效果在一定程度上仍受限于两次刺激的相对空间位置, 因此, 该效应不能完全由跨眼动的记忆重映射来解释。一个更可能的原因是, 知觉训练特异地增强了眼动前后注意重映射机制与编码刺激特征的视网膜拓扑表征机制之间的相互作用<sup>[46-47]</sup>。

综合这些复杂繁多的研究结果, 本实验室认为在一些联合皮层和较高级的视觉皮层存在外显的空间拓扑表征机制, 这一机制在多种复杂信息的处理与整合以及复杂调控功能中起到重要作用; 而既编码精细刺激特征, 又具有空间拓扑感受野的皮层机制并不普遍存在。视网膜拓扑的皮层表征在精细视觉信息加工中起主要作用, 而高级脑区能够在眼动前后调控自上而下的信号在视网膜坐标表征图中的



重映射过程，与视网膜拓扑的视觉表征机制相互作用。这一机制可能在眼动前后视觉信息的加工过程中起到重要作用。

## 5 总结与展望

为了产生精确和稳定的感知觉并完成复杂的运动控制过程，视觉信息会依据不同的要求和目的在不同形式的参考坐标系下进行表征。为了探讨这些加工过程的内在机制，研究者使用多种手段和方法得到了丰富的结果。视觉信息表征的参考坐标系存在多种复杂的形式：基于视网膜坐标的表征机制在精细编码视觉信息过程中起到主要作用；广泛存在于视皮层的眼位增益调节神经元不仅能够编码视觉刺激本身的信息，还能以内隐的形式表征刺激在空间参考坐标中的位置；后顶叶和额叶等脑区的神经元具有空间拓扑感受野，以外显的形式表征刺激相对于头或肢体的位置。这些空间拓扑表征机制可能在视觉与其他感觉模态的信息整合以及感觉运动控制中起到重要作用；也可能与跨眼动记忆和空间注意的重映射机制，以及与视网膜拓扑的表征机制一起，共同完成眼动过程中的视觉信息加工，实现视觉的稳定性和连续性。

这一领域面临的重要问题主要包括以下两个方面。空间拓扑表征目前还是一个非常笼统的概念，除了以头、肢体和外部空间为参考外，还存在多种复杂动态的表征形式，如视觉表征在眼动过程中的重映射。然而，已有的大部分研究并没有对不同的空间坐标形式加以区分，对它们在神经回路中如何形成，以及它们在感知与行为中的具体功能意义也还不清楚。这些机制之间是否以及如何协作发挥作用都值得在今后进行深入探讨。另外，视觉信息加工的不同阶段各自存在什么类型的空间拓扑表征形式也有待探讨，尤其是在刺激特征的编码阶段是否存在外显的空间拓扑表征机制仍是一个未解之谜。这一问题的探讨对于回答大脑如何将视觉刺激自身的信息与刺激相对于不同参考坐标的位置信息进行绑定是至关重要的。未来的研究应当结合多种技术手段，从不同的层面，尤其从神经元回路的层面进行探讨。这对于理解大脑如何产生感知觉和完成运动控制过程，以及将大脑工作的基本原理应用于工程计算是至关重要的。

## 【参 考 文 献】

- [1] Salinas E, Abbott LF. Invariant visual responses from attentional gain fields. *J Neurophysiol*, 1997, 77: 3267-72
- [2] Crowe DA, Averbach BB, Chafee MV. Neural ensemble decoding reveals a correlate of viewer- to object-centered spatial transformation in monkey parietal cortex. *J Neurosci*, 2008, 28: 5218-28
- [3] Wang X, Fung CC, Guan S, et al. Perisaccadic receptive field expansion in the lateral intraparietal area. *Neuron*, 2016, 90: 400-9
- [4] Zirnsak M, Steinmetz NA, Noudoost B, et al. Visual space is compressed in prefrontal cortex before eye movements. *Nature*, 2014, 507: 504-7
- [5] Hubel DH, Wiesel TN. Receptive fields, binocular interaction and functional architecture in the cat's visual cortex. *J Physiol*, 1962, 160: 106-54
- [6] Hubel DH, Wiesel TN. Receptive fields and functional architecture of monkey striate cortex. *J Physiol*, 1968, 195: 215-43
- [7] Wandell BA, Dumoulin SO, Brewer AA. Visual field maps in human cortex. *Neuron*, 2007, 56: 366-83
- [8] Daniel PM, Whitteridge D. The representation of the visual field on the cerebral cortex in monkeys. *J Physiol*, 1961, 159: 203-21
- [9] Essen DC, Zeki SM. The topographic organization of rhesus monkey prestriate cortex. *J Physiol*, 1978, 277: 193-226
- [10] Zeki SM. Uniformity and diversity of structure and function in rhesus monkey prestriate visual cortex. *J Physiol*, 1978, 277: 273-90
- [11] Desimone R, Albright TD, Gross CG, et al. Stimulus-selective properties of inferior temporal neurons in the macaque. *J Neurosci*, 1984, 4: 2051-62
- [12] Sherrington CS. Observations on the sensual role of the proprioceptive nerve supply of the extrinsic ocular muscles. *Brain*, 1918, 41: 332-43
- [13] von Holst E. Relations between the central nervous system and the peripheral organs. *Bri J Anim Behav*, 1954, 2: 89-94
- [14] Andersen R, Mountcastle V. The influence of the angle of gaze upon the excitability of the light-sensitive neurons of the posterior parietal cortex. *J Neurosci*, 1983, 3: 532-48
- [15] Andersen RA, Essick GK, Siegel RM. Encoding of spatial location by posterior parietal neurons. *Science*, 1985, 230: 456-8
- [16] Snyder LH, Grieve KL, Brotchie P, et al. Separate body- and world-referenced representations of visual space in parietal cortex. *Nature*, 1998, 394: 887-91
- [17] Brotchie PR, Andersen RA, Snyder LH, et al. Head position signals used by parietal neurons to encode locations of visual stimuli. *Nature*, 1995, 375: 232-5
- [18] Chang SWC, Papadimitriou C, Snyder LH. Using a compound gain field to compute a reach plan. *Neuron*, 2009, 64: 744-55
- [19] Buneo CA, Jarvis MR, Batista AP, et al. Direct visuomotor transformations for reaching. *Nature*, 2002, 416: 632-6
- [20] Boussaoud D, Bremmer F. Gaze effects in the cerebral cortex: reference frames for space coding and action. *Exp*

- Brain Res, 1999, 128: 170-80
- [21] Blohm G, Crawford JD. Fields of gain in the brain. *Neuron*, 2009, 64: 598-600
- [22] Bremmer F, Pouget A, Hoffmann KP. Eye position encoding in the macaque posterior parietal cortex. *Eur J Neurosci*, 1998, 10: 153-60
- [23] Bremmer F. Eye position effects in macaque area V4. *Neuroreport*, 2000, 11: 1277-83
- [24] Bremmer F, Ilg UJ, 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: 944-61
- [25] DeSouza JF, Dukelow SP, Vilis T. Eye position signals modulate early dorsal and ventral visual areas. *Cereb Cortex*, 2002, 12: 991-7
- [26] Galletti C, Battaglini PP, Fattori P. Eye position influence on the parieto-occipital area PO (V6) of the macaque monkey. *Eur J Neurosci*, 1995, 7: 2486-501
- [27] Galletti C, Battaglini P. Gaze-dependent visual neurons in area V3A of monkey prestriate cortex. *J Neurosci*, 1989, 9: 1112-25
- [28] Nowicka A, Ringo JL. Eye position-sensitive units in hippocampal formation and in inferotemporal cortex of the macaque monkey. *Eur J Neurosci*, 2000, 12: 751-9
- [29] Rosenbluth D, Allman JM. The effect of gaze angle and fixation distance on the responses of neurons in V1, V2, and V4. *Neuron*, 2002, 33: 143-9
- [30] Durand JB, Trotter Y, Celebrini S. Privileged processing of the straight-ahead direction in primate area V1. *Neuron*, 2010, 66: 126-37
- [31] Trotter Y, Celebrini S. Gaze direction controls response gain in primary visual-cortex neurons. *Nature*, 1999, 398: 239-42
- [32] Desimone R, Duncan J. Neural mechanisms of selective visual attention. *Annu Rev Neurosci*, 1995, 18: 193-222
- [33] Treue S, Martinez Trujillo JC. Feature-based attention influences motion processing gain in macaque visual cortex. *Nature*, 1999, 399: 575-9
- [34] Squatrito S, Maioli MG. Gaze field properties of eye position neurones in areas MST and 7a of the macaque monkey. *Vis Neurosci*, 1996, 13: 385-98
- [35] Kohler I. Experiments with goggles. *Sci Am*, 1962, 206: 62-72
- [36] McCollough C. The conditioning of color-perception. *Am J Psychol*, 1965, 78: 362-78
- [37] Pick HL Jr, Hay JC. Gaze-contingent adaptation to prismatic spectacles. *Am J Psychol*, 1966, 79: 443-50
- [38] Mayhew JE. After-effects of movement contingent on direction of gaze. *Vision Res*, 1973, 13: 877-80
- [39] Nishida S, Motoyoshi I, Andersen RA, et al. Gaze modulation of visual aftereffects. *Vision Res*, 2003, 43: 639-49
- [40] Nieman DR, Hayashi R, Andersen RA, et al. Gaze direction modulates visual aftereffects in depth and color. *Vision Res*, 2005, 45: 2885-94
- [41] Li W. Perceptual learning: Use-dependent cortical plasticity. *Annu Rev Vision Sci*, 2016, 2: 13-34
- [42] 阎崑, 张恩, 李武. 视知觉学习的神经机制. *生命科学*, 2015, 27: 867-75
- [43] Chen N, Cai P, Zhou T, et al. Perceptual learning modifies the functional specializations of visual cortical areas. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2016, 113: 5724-9
- [44] Zhang GL, Cong LJ, Song Y, et al. ERP P1-N1 changes associated with vernier perceptual learning and its location specificity and transfer. *J Vision*, 2013, 13:19
- [45] Teich AF, Qian N. Learning and adaptation in a recurrent model of V1 orientation selectivity. *J Neurophysiol*, 2003, 89: 2086-100
- [46] Zhang E, Li W. Perceptual learning beyond retinotopic reference frame. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2010, 107: 15969-74
- [47] Zhang E, Zhang GL, Li W. Spatiotopic perceptual learning mediated by retinotopic processing and attentional remapping. *Eur J Neurosci*, 2013, 38: 3758-67
- [48] McKyton A, Zohary E. The coordinate frame of pop-out learning. *Vision Res*, 2008, 48: 1014-7
- [49] Salinas E, Sejnowski TJ. Gain modulation in the central nervous system: where behavior, neurophysiology, and computation meet. *Neuroscientist*, 2001, 7: 430-40
- [50] Salinas E, Thier P. Gain modulation: a major computational principle of the central nervous system. *Neuron*, 2000, 27: 15-21
- [51] Zipser D, Andersen RA. A back-propagation programmed network that simulates response properties of a subset of posterior parietal neurons. *Nature*, 1988, 331: 679-84
- [52] Salinas E, Abbott LF. Transfer of coded information from sensory to motor networks. *J Neurosci*, 1995, 15: 6461-74
- [53] van der Meer AL, van der Weel FR, Lee DN. The functional significance of arm movements in neonates. *Science*, 1995, 267: 693-5
- [54] Pouget A, Deneve S, Duhamel JR. A computational perspective on the neural basis of multisensory spatial representations. *Nat Rev Neurosci*, 2002, 3: 741-7
- [55] Pouget A, Sejnowski TJ. Spatial transformations in the parietal cortex using basis functions. *J Cognit Neurosci*, 1997, 9: 222-37
- [56] Deneve S, Latham PE, Pouget A. Efficient computation and cue integration with noisy population codes. *Nat Neurosci*, 2001, 4: 826-31
- [57] Ziesche A, Hamker F. Brain circuits underlying visual stability across eye movements--converging evidence for a neuro-computational model of area LIP. *Front Comput Neurosci*, 2014, 8:25
- [58] Galletti C, Battaglini PP, Fattori P. Parietal neurons encoding spatial locations in craniotopic coordinates. *Exp Brain Res*, 1993, 96: 221-9
- [59] Duhamel JR, Bremmer F, BenHamed S, et al. Spatial invariance of visual receptive fields in parietal cortex neurons. *Nature*, 1997, 389: 845-8
- [60] Andersen RA, Buneo CA. Intentional maps in posterior parietal cortex. *Annu Rev Neurosci*, 2002, 25: 189-220
- [61] Colby CL, Goldberg ME. Space and attention in parietal cortex. *Annu Rev Neurosci*, 1999, 22: 319-49
- [62] Mishkin M, Ungerleider LG, Macko KA. Object vision

- and spatial vision: two cortical pathways. *Trends Neurosci*, 1983, 6: 414-7
- [63] Cohen YE, Andersen RA. A common reference frame for movement plans in the posterior parietal cortex. *Nat Rev Neurosci*, 2002, 3: 553-62
- [64] Zhang T, Heuer HW, Britten KH. Parietal area VIP neuronal responses to heading stimuli are encoded in head-centered coordinates. *Neuron*, 2004, 42: 993-1001
- [65] Schlack A, Sterbing-D'Angelo SJ, Hartung K, et al. Multisensory space representations in the macaque ventral intraparietal area. *J Neurosci*, 2005, 25: 4616-25
- [66] Mullette-Gillman OA, Cohen YE, Groh JM. Eye-centered, head-centered, and complex coding of visual and auditory targets in the intraparietal sulcus. *J Neurophysiol*, 2005, 94: 2331-52
- [67] Graziano MSA, Gross CG. Mapping space with neurons. *Curr Dir Psychol Sci*, 1994, 3: 164-7
- [68] Fogassi L, Gallese V, di Pellegrino G, et al. Space coding by premotor cortex. *Exp Brain Res*, 1992, 89: 686-90
- [69] Duhamel JR, Colby CL, Goldberg ME. Ventral intraparietal area of the macaque: congruent visual and somatic response properties. *J Neurophysiol*, 1998, 79: 126-36
- [70] Avillac M, Deneve S, Olivier E, et al. Reference frames for representing visual and tactile locations in parietal cortex. *Nat Neurosci*, 2005, 8: 941-9
- [71] Graziano MA, Gross C. A bimodal map of space: somatosensory receptive fields in the macaque putamen with corresponding visual receptive fields. *Exp Brain Res*, 1993, 97: 96-109
- [72] Bremner F. Navigation in space--the role of the macaque ventral intraparietal area. *J Physiol*, 2005, 566: 29-35
- [73] Bisiach E, Capitani E, Porta E. Two basic properties of space representation in the brain: evidence from unilateral neglect. *J Neurol Neurosurg Psychiatry*, 1985, 48: 141-4
- [74] Farah MJ, Brunn JL, Wong AB, et al. Frames of reference for allocating attention to space: Evidence from the neglect syndrome. *Neuropsychologia*, 1990, 28: 335-47
- [75] Calvanio R, Petrone PN, Levine DN. Left visual spatial neglect is both environment-centered and body-centered. *Neurology*, 1987, 37: 1179-83
- [76] Mennemeier M, Chatterjee A, Heilman KM. A comparison of the influences of body and environment centred reference frames on neglect. *Brain*, 1994, 117: 1013-21
- [77] Halligan PW, Marshall JC. When two is one: a case study of spatial parsing in visual neglect. *Perception*, 1993, 22: 309-12
- [78] Marshall JC, Halligan PW. Visuo-spatial neglect: a new copying test to assess perceptual parsing. *J Neurol*, 1993, 240: 37-40
- [79] Behrmann M, Moscovitch M. Object-centered neglect in patients with unilateral neglect: effects of left-right coordinates of objects. *J Cogn Neurosci*, 1994, 6: 1-16
- [80] Hillis AE, Caramazza A. Deficit to stimulus-centered, letter shape representations in a case of "unilateral neglect". *Neuropsychologia*, 1991, 29: 1223-40
- [81] d'Avossa G, Tosetti M, Crespi S, et al. Spatiotopic selectivity of BOLD responses to visual motion in human area MT. *Nat Neurosci*, 2007, 10: 249-55
- [82] McKyton A, Zohary E. Beyond retinotopic mapping: the spatial representation of objects in the human lateral occipital complex. *Cereb Cortex*, 2007, 17: 1164-72
- [83] Gardner JL, Merriam EP, Movshon JA, et al. Maps of visual space in human occipital cortex are retinotopic, not spatiotopic. *J Neurosci*, 2008, 28: 3988-99
- [84] Crespi S, Biagi L, d'Avossa G, et al. Spatiotopic coding of BOLD signal in human visual cortex depends on spatial attention. *PLoS One*, 2011, 6: e21661
- [85] Golomb JD, Kanwisher N. Higher level visual cortex represents retinotopic, not spatiotopic, object location. *Cereb Cortex*, 2012, 22: 2794-810
- [86] Melcher D. Spatiotopic transfer of visual-form adaptation across saccadic eye movements. *Curr Biol*, 2005, 15: 1745-8
- [87] Ezzati A, Golzar A, Afraz AS. Topography of the motion aftereffect with and without eye movements. *J Vis*, 2008, 8: 23.1-16
- [88] Knapen T, Rolfs M, Wexler M, et al. The reference frame of the tilt aftereffect. *J Vis*, 2010, 10: 1-13
- [89] Mathôt S, Theeuwes J. A reinvestigation of the reference frame of the tilt-adaptation aftereffect. *Sci Rep*, 2013, 3: 1152
- [90] Wenderoth P, Wiese M. Retinotopic encoding of the direction aftereffect. *Vision Res*, 2008, 48: 1949-54
- [91] Knapen T, Rolfs M, Cavanagh P. The reference frame of the motion aftereffect is retinotopic. *J Vis*, 2009, 9: 16.1-7
- [92] Afraz A, Cavanagh P. The gender-specific face aftereffect is based in retinotopic not spatiotopic coordinates across several natural image transformations. *J Vis*, 2009, 9: 10. 1-7
- [93] Burr D, Tozzi A, Morrone MC. Neural mechanisms for timing visual events are spatially selective in real-world coordinates. *Nat Neurosci*, 2007, 10: 423-5
- [94] Latimer K, Curran W. The duration compression effect is mediated by adaptation of both retinotopic and spatiotopic mechanisms. *Vision Res*, 2016, 122: 60-5
- [95] Turi M, Burr D. Spatiotopic perceptual maps in humans: evidence from motion adaptation. *Proc Biol Sci*, 2012, 279: 3091-7
- [96] Zimmermann E, Morrone MC, Fink GR, et al. Spatiotopic neural representations develop slowly across saccades. *Curr Biol*, 2013, 23: R193-4
- [97] Fischer J, Whitney D. Serial dependence in visual perception. *Nat Neurosci*, 2014, 17: 738-43
- [98] Melcher D. Dynamic, object-based remapping of visual features in trans-saccadic perception. *J Vis*, 2008, 8: 2. 1-17
- [99] Melcher D. Selective attention and the active remapping of object features in trans-saccadic perception. *Vision Res*, 2009, 49: 1249-55
- [100] Zimmermann E, Weidner R, Abdollahi RO, et al. Spatiotopic adaptation in visual areas. *J Neurosci*, 2016, 36: 9526-34
- [101] Melcher D, Morrone MC. Spatiotopic temporal integration



- of visual motion across saccadic eye movements. *Nat Neurosci*, 2003, 6: 877-81
- [102] Ong WS, Hooshvar N, Zhang M, et al. Psychophysical evidence for spatiotopic processing in area MT in a short-term memory for motion task. *J Neurophysiol*, 2009, 102: 2435-40
- [103] Hayhoe M, Lachter J, Feldman J. Integration of form across saccadic eye movements. *Perception*, 1991, 20: 393-402
- [104] Wittenberg M, Bremmer F, Wachtler T. Perceptual evidence for saccadic updating of color stimuli. *J Vis*, 2008, 8: 9.1-9
- [105] Prime SL, Niemeier M, Crawford JD. Transsaccadic integration of visual features in a line intersection task. *Exp Brain Res*, 2006, 169: 532-48
- [106] Irwin DE. Integrating information across saccadic eye movements. *Curr Direct Psychol Sci*, 1996, 5: 94-100
- [107] Jonides J, Irwin DE, Yantis S. Failure to integrate information from successive fixations. *Science*, 1983, 222: 188
- [108] Irwin DE. Information integration across saccadic eye movements. *Cognit Psychol*, 1991, 23: 420-56
- [109] Melcher D, Colby CL. Trans-saccadic perception. *Trends Cognit Sci*, 2008, 12: 466-73
- [110] Prime SL, Vesia M, Crawford JD. Cortical mechanisms for trans-saccadic memory and integration of multiple object features. *Philos Transact R Soc B Biol Sci*, 2011, 366: 540-53
- [111] Prime SL, Vesia M, Crawford JD. Transcranial magnetic stimulation over posterior parietal cortex disrupts transsaccadic memory of multiple objects. *J Neurosci*, 2008, 28: 6938-49
- [112] Merriam EP, Genovese CR, Colby CL. Remapping in human visual cortex. *J Neurophysiol*, 2007, 97: 1738-55
- [113] Inaba N, Kawano K. Neurons in cortical area MST remap the memory trace of visual motion across saccadic eye movements. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2014, 111: 7825-30
- [114] Cavanagh P, Hunt AR, Afraz A, et al. Visual stability based on remapping of attention pointers. *Trends Cogn Sci*, 2010, 14: 147-53
- [115] Golomb JD, Chun MM, Mazer JA. The native coordinate system of spatial attention is retinotopic. *J Neurosci*, 2008, 28: 10654-62
- [116] Rolfs M, Jonikaitis D, Deubel H, et al. Predictive remapping of attention across eye movements. *Nat Neurosci*, 2011, 14: 252-6