

• 研究前沿(Regular Articles) •

空间导航中方向感的多模态信息整合认知神经机制

张军恒 黄雷 李奎良 王靖 姬鸣

(陕西师范大学心理学院暨陕西省行为与认知神经科学重点实验室, 西安 710062)

摘要 方向感是人类与动物进行空间导航的核心能力, 以往缺少对其多模态信息整合认知过程及其神经机制的探讨。文献梳理发现, 个体通过对视觉、前庭觉、本体觉等多模态信息的独立编码、最优整合以及与空间记忆的交互建立、维持和更新方向感, 前庭-视觉通路中多类编码空间信息的细胞通过动态协作为此提供神经基础。未来研究应系统考察方向感的多模态信息动态整合机制; 扩大信息整合范畴, 探讨听、嗅、触觉对方向感的贡献, 拓展其多模态信息整合模型; 构建方向感的神经计算模型, 为航空、驾驶等领域的导航和定向技术迭代提供参考; 探讨个体对方向感的空间言语表述机制, 优化人机导航协作的信息传递模式。

关键词 方向感, 空间导航, 前庭系统, 压后皮质, 视觉皮层

分类号 B842

1 引言

方向感(sense of direction)是指个体对自己所处位置的意识以及通过与周围环境(地标、边界等)的关系来确定自己所处位置的方向的能力(Kozłowski & Bryant, 1977; 许琴等, 2010)。对于动物, 方向感是核心生存能力, 能够协助动物躲避危险、寻找食物和庇护所, 在迁徙中保持定位; 对于人类, 方向感是在复杂环境中空间导航(spatial navigation)的基础, 无论是寻找目标地点, 还是规划路线, 方向感都能帮助人类获取准确的位置和方向信息并选择合适的导航策略。因此, 动物或人类在适应环境的过程中都需要依靠方向感。

在认知层面, 个体需要从视觉线索(visual cues)、自我运动线索(self-motion cues)等线索中获取信息来建立、维持和更新方向感。从地标(landmark)、边界(boundary)、环境的几何结构(geometric layout)等视觉线索获取信息能帮助个体在空间导航中确定空间参照系、估算距离以及感知方向变化(Hamburger, 2020); 而自我运动线

索——前庭信号(vestibular signals)、本体觉信号(proprioception signals)和运动信号传出副本(motor signal efference copy)等——能提供有关头部旋转、身体姿态、步态变化等信息, 确保方向感的连续性(Newman et al., 2023)。而且, 个体通过多模态信息整合, 不仅能够实现不同模态信息之间的互补, 例如视觉线索较少或黑暗条件下个体更多使用自我运动线索来维持方向感(Sjolund et al., 2018; Bostelmann et al., 2020), 还可以矫正方向感的误差, 例如使用地标导航(piloting)重置路径整合(path integration)因时间积累而产生的方向估计误差(Chen et al., 2017; Chen et al., 2019), 从而维持和更新方向感以适应运动状态和环境的变化。在认知神经层面, 前庭系统(vestibular system)到视觉皮层之间的信息整合通路是建立、维持和更新方向感的核心神经基础, 研究者从不同角度揭示了视觉信号、前庭信号、本体觉信号及运动信号传出副本等如何在前庭系统、丘脑(thalamus)、压后皮质(retrosplenial cortex, RSC)、内嗅皮层(entorhinal cortex, EC)、海马(hippocampus, HPC)以及视觉皮层等多个脑区之间传递和整合(Alexander et al., 2023; Elyoseph et al., 2023; Tomás et al., 2023;

收稿日期: 2025-06-13

通信作者: 姬鸣, E-mail: jiming@snnu.edu.cn

Zwergal et al., 2024)。在这些脑区中, 有着能够检测和编码独特空间信息的头部方向细胞(head direction cells, HD 细胞)、头部角速度细胞(angular head velocity cells, AHV 细胞)、网格细胞(grid cells)、位置细胞(place cells)等, 它们在建立、维持和更新方向感的过程中发挥了关键作用(Keshavarzi et al., 2023)。

总之, 近 10 年来关于个体如何建立、维持和更新方向感的认知加工过程及其神经机制研究已取得一定进展, 但仍有许多问题亟待解决, 特别是对该过程中多模态信息整合的认知加工机制及相应脑区、细胞之间动态协作的神经网络缺乏系统的梳理, 相应理论模型也有待完善。因此, 一方面, 本文将从多模态信息整合的角度阐述方向感的认知加工机制并构建相应的认知加工模型; 另一方面, 将深入探讨方向感的神经机制, 详细分析不同脑区及细胞在多模态信息整合过程中分工和协作的神经网络; 最后, 在综述现有研究的基础上提出对方向感研究的新观点和未来可能的研究方向。相关专有名词英文全称与简称对应列表如表 1 所示。

2 方向感的多模态信息整合机制

方向感的建立、维持和更新涉及感知编码、信息整合、记忆等认知过程, 本节将连续拆解这一认知过程, 主要阐述多模态信息编码的独立性, 信息整合的方式、阶段以及特征, 信息整合与记忆之间的关系, 并构建方向感的多模态信息整合模型, 如图 1 所示。

2.1 多模态信息编码的独立性

视觉线索和自我运动线索是个体从导航环境获取空间信息的两个主要来源。视觉线索包括地标、边界、环境的几何结构等(郝鑫 等, 2022; Cheng & Newcombe, 2005; Hamburger, 2020)。其中, 地标是指环境中具有显著视觉特征且易于被感知和记忆的、稳定的外部参照物(Presson & Montello, 1988; O'Keefe & Nadel, 1978), 通常被作为空间参照点来确定自身位置和方向, 如果在空间导航中长时间缺少地标作为参照物, 路径整合误差会逐渐变大, 导致个体逐渐迷失方向(Anastasiou et al., 2023)。边界是指在个体的视野中占据较大比例且具有立体拓展平面的障碍物,

表 1 专有名词中英文全称与简称对应列表

	中文全称	英文全称	简称
脑区及相应神经核团	前庭核	vestibular nuclei	VN
	背侧被盖核	dorsal tegmental nucleus	DTN
	外侧乳头核	lateral mammillary nucleus	LMN
	前背侧丘脑核	anterodorsal thalamic nucleus	ADN
	后海马下托	postsubiculum	PoS
	压后皮质	retrosplenial cortex	RSC
	初/高级视觉皮层	primary and higher-order visual cortices	VI/V2
	内嗅皮层	entorhinal cortex	EC
	内侧内嗅皮层	medial entorhinal cortex	MEC
细胞和神经元	头部角速度细胞	angular head velocity cells	AHV 细胞
	头部方向细胞	head direction cells	HD 细胞
	自我中心边界向量细胞	egocentric boundary vector cells	EBV 细胞
	环境中心边界向量细胞	allocentric boundary vector cells	ABV 细胞
	空间视角细胞	spatial view cells	SVC 细胞
	前庭-唯一神经元	vestibular-only neurons	VO 神经元
	前庭-眼反射神经元	vestibulo-ocular reflex neurons	VOR 神经元
	位置-前庭-暂停神经元	position-vestibular-pause neurons	PVP 神经元
小脑叶状体靶向神经元	floccular targeting neurons	FTN 神经元	

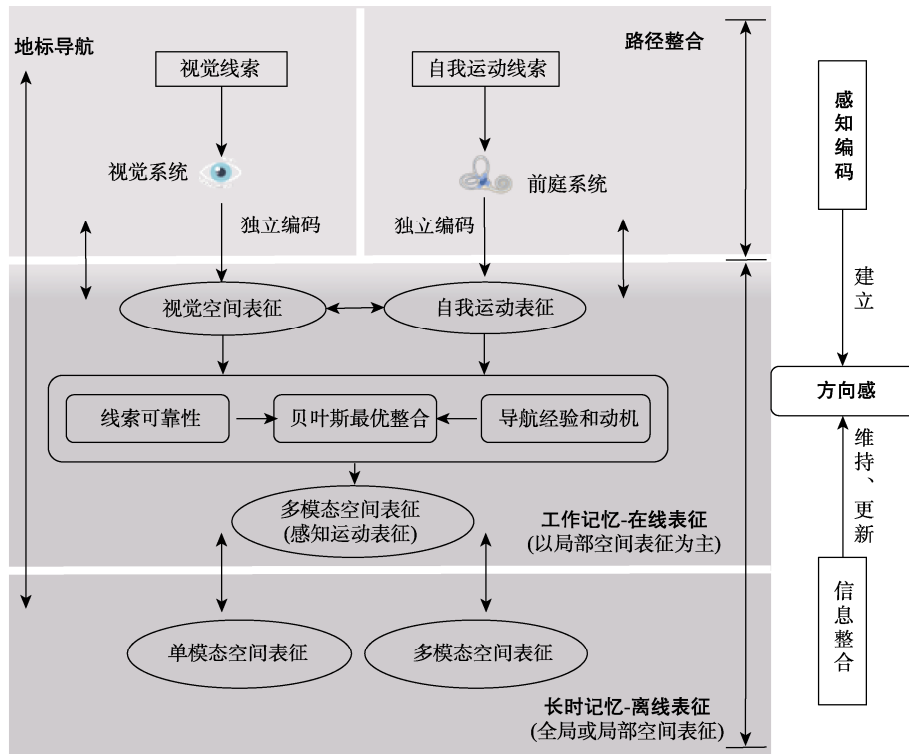


图 1 方向感的多模态信息整合模型

也是个体在空间导航中实现路径整合的关键参照物(Lee, 2017; Lew, 2011), 而且在对物体进行定位时, 边界具有较高的参照优先级(Lee, 2017)。环境的几何结构通常指空间整体的形状、比例、对称性及各边界之间的角度关系, 这些几何属性能够为个体提供稳定的空间参照, 从而在缺乏显著地标的空间导航情境中确定自己的位置(Gallistel, 1990), 特别是在小尺度空间内的定向个体尤其依赖环境几何结构(Chiandetti & Vallortigara, 2008)。自我运动线索包括前庭信号、本体觉信号、运动信号传出副本、视觉流(optic flow)等(Berthoz et al., 1995; Srinivasan et al., 1997; Newman et al., 2023)。前庭信号是指前庭系统对头部角向加速度、线性加速度以及重力方向的感知, 能够帮助个体在空间导航中感知身体姿态、维持躯体平衡, 并为方向感提供动态参照(Angelaki & Cullen, 2008; Cullen, 2011)。本体觉信号是指个体通过肌肉、肌腱和关节感受器对身体各部分的位置、姿势和运动状态的感知, 与前庭信号结合可以帮助个体实现对身体姿态变化的连续估计, 为空间定向与路径整合提供躯体参照(Proske & Gandevia,

2012)。在空间导航中缺少前庭觉和本体觉会导致个体无法准确更新自我位置和方向信息, 路径回溯能力也会显著下降(Waller et al., 2004; Brandt et al., 2005)。运动信号传出副本是感觉-运动整合和维持方向感连续性的关键机制, 通常指运动指令发出时大脑同时向感觉系统发送的复制信号, 从而建立由躯体运动引发的感觉预期以区分自我运动与被动运动(Crapse & Sommer, 2008)。例如, 个体在转动头部时视野会发生变化, 但并没有产生周围事物在旋转的感觉, 这是因为视觉系统接收了与头部运动相关的运动信号传出副本。研究发现, 当运动信号传出副本缺失或延迟会导致视觉稳定性降低或产生错觉性运动感, 从而使个体的方向感紊乱, 对目标方向的估计产生明显偏离(Medendorp et al., 2003)。视觉流是个体相对环境运动时图像在视网膜上移动所产生的动态视觉信息(Warren & Hannon, 1988), 缺少视觉流不仅会让个体无法正确估计运动速度和方向, 还会导致路径整合误差随时间增加(Harris et al., 2000; Wall & Smith, 2008)。

在信息的感知编码阶段, 个体主要通过感知

系统(视觉系统、前庭系统等)从视觉线索和自我运动线索中提取和编码空间信息以建立相应内在表征(Du et al., 2020)。如图1所示,个体从视觉线索中提取和编码信息以建立空间位置表征、空间位置关系表征等视觉空间表征,空间位置表征包括自我位置表征和对客体的位置表征,而空间位置关系表征是指个体对自我与客体之间的位置关系以及对不同客体之间的位置关系表征(Bécu et al., 2023; Janzen & van Turenout, 2004; Burgess, 2008a; Tcheang et al., 2011)。对自我运动线索的信息提取和编码则建立自我运动表征,主要包括对头部位移、旋转的速度以及加速度的表征、对身体姿态和运动状态的表征等(Cullen & Taube, 2017)。空间导航通常包含地标导航(piloting)和路径整合(path integration)两个过程(Chen & Mou, 2024; Anastasiou et al., 2023; Etienne et al., 2004; Gallistel & Matzel, 2013; Wang, 2017)。前者通常依赖个体对地标等视觉线索的空间表征来确定位置和获取静态方向感,例如,从封闭的建筑物内走出后,个体能够根据熟悉的地标建筑确定方向;后者则是个体将自我运动表征基于时间整合为路径信息(Kessler et al., 2024),能够连续地更新位置和方向信息以获取动态方向感,例如,即使进入封闭的商场并多次转弯后,个体仍能确定东西南北。研究发现,地标导航和路径整合是两个相对独立且功能互补的过程(Chen et al., 2017; Chen et al., 2019; Nardini et al., 2008; Sjolund et al., 2018; Zhang et al., 2020; Zhang & Mou, 2017),基于此可以推测在空间导航期间对视觉线索和自我运动线索的信息提取与编码也是相互独立的。证据有两个方面:一方面,最优贝叶斯线索整合模型适用于个体在空间导航中使用视觉线索和自我运动线索的规律,即按照每种线索的信噪比对它们进行加权整合,从而产生比使用单一线索更高的导航准确性,而适用于该模型的前提是使用不同线索表征空间信息的过程必须是独立的,从侧面验证了个体对多模态信息编码的独立性(Ma, 2019; Nardini et al., 2008; Zhang et al., 2020; Kessler et al., 2024);另一方面,线索竞争是指当两种线索都可用时,从线索A中编码和提取空间信息会影响对线索B的信息提取和编码(Doeller & Burgess, 2008; Mou & Spetch, 2013),但以往研究发现线索竞争只存在相同模态线索之间,如环

境的几何结构线索和非几何特征线索这两种视觉线索在不同条件下被证实存在对称或不对称掩盖/阻断效应(Doeller & Burgess, 2008; Buckley et al., 2021; Zhou & Mou, 2019),并没有发现视觉线索与自我运动线索之间存在线索竞争从而对位置和方向信息的估计产生影响,同样说明个体对多模态信息编码的独立性(Chen et al., 2017; Shettleworth & Sutton, 2005; Zhao & Warren, 2015)。

2.2 多模态信息的整合

在空间导航中,由于环境噪声或自我感知的不确定性,个体对每一种线索的信息提取和编码都可能存在偏差(Qi & Mou, 2023),如果在导航中只有一种线索作为参考,或缺少某一种线索,都会导致方向感失准(Du et al., 2020; Kessler et al., 2024)。例如,在黑暗环境下个体会因为缺少视觉线索作为参照而逐渐失去方向感;相较于乘坐轮椅(缺少本体觉),个体通过步行完成导航任务后的方向和位置判断更加准确(Waller et al., 2004)。因此,个体需要通过多模态信息的整合才能最小化编码偏差带来的负面影响,从而获取准确方向感。

2.2.1 整合方式——贝叶斯最优整合

研究发现,个体能够通过多模态信息独立编码后的信息整合,形成整合式的多模态空间表征(Chen et al., 2022; Du et al., 2020; Loomis et al., 2013),而个体对多模态信息的整合方式与贝叶斯最优线索整合模型一致,该模型认为人类或动物通过编码多模态线索获取的信号存在噪声,这些信号通过贝叶斯法则进行最优整合(Cheng et al., 2007; Friedman et al., 2013; Jacobs, 1999; Knill & Pouget, 2004; Ma, 2019; Rohde et al., 2016; McNamara & Chen, 2022)。具体来讲,在空间导航中不同模态的线索对目标方向和位置的映射符合概率分布,如果让每种线索对应分布的均值代表其对目标方向和位置的估计,那么该分布的方差大小就与线索的权重呈反比,对目标方向和位置的最终估计是各独立估计的综合加权。现有研究充分证明了这一点,即个体在空间导航期间会根据不同模态线索的相对可靠性(可用性、显著性及其与任务的相关性等)赋予其相应大小的权重,导航经验也会影响个体对线索的赋权(Harootyan et al., 2022; Jabbari et al., 2021; Yesiltepe et al., 2021; Qi & Mou, 2024; Keller et al., 2020),且所有线索的权重总和固定为1,相对可靠性高或常用线索

会获得较高的权重,但高权重不会消除和覆盖低权重线索的贡献,而是最优或接近最优地对它们进行整合(Sjolund et al., 2018; Zhao & Warren, 2015; Shettleworth & Sutton, 2005; Kessler et al., 2024)。

2.2.2 整合阶段——出行阶段与返航阶段

现有研究已证实多模态信息存在贝叶斯最优整合,但对信息整合发生的导航阶段仍存在争议。按照时间顺序,空间导航可以分为出行和返航两个阶段。大量研究发现信息整合存在于返航阶段,该结论在真实和虚拟环境返航任务中均已被证实(Chen et al., 2017; Mou & Zhang, 2014; Nardini et al., 2008; Newman & McNamara, 2020; Newman et al., 2023; Sjolund et al., 2018)。例如, Nardini 等(2008)在真实昏暗环境下发现个体在完成三角返航任务时使用多线索比单线索表现出更少的反应变异性,且以贝叶斯最优规则整合多模态信息; Chen 等(2017)在虚拟场景下探讨了不同视觉线索与自我运动线索的相对可靠性对返航任务的影响,发现大多数情况下个体会根据线索的相对可靠性对它们进行赋权并对多模态信息进行贝叶斯最优整合以指导返航任务。部分研究则发现个体在出行阶段识记地标线索后,即使在返航任务开始前移出地标,也不会降低返航效率(Kalia et al., 2013; Newman & McNamara, 2020),说明信息整合可能发生在出行阶段。也有研究发现当要求个体在出行阶段明确估计目标的位置或在返航前进行自我定位时,多模态信息整合可能会间歇式地发生,特别是在出行阶段某段路线的末端(Zhang & Mou, 2017; Zhang et al., 2020; Chen & Mou, 2025)。综上,可以推测多模态信息整合能否发生在出行阶段及其整合频率可能取决于地标等视觉线索的相对可靠性以及个体动机。在地标持续可用的条件下(可靠性较高且始终处在导航者视线范围内),多模态信息整合发生的阶段取决于个体的导航动机,如果个体只想在出行期间阶段性地矫正路径整合积累的误差,就会采取间歇式的整合策略(Zhang & Mou, 2017),而当个体需要时刻维持方向感来构建认知地图时,就会采取连续式的整合策略(He & McNamara, 2018; Qi et al., 2021)。在地标并非持续可用的条件下(可靠性低且无法始终处在导航者视线范围内),个体只能使用间歇式的整合策略,且在任一时间进行信息整合的前提是存在可用的地标,如果出行期间没

有可用地标,个体将无法进行多模态信息整合,只有在出行期间存在可用地标时,个体才有机会进行多模态信息整合,且整合策略受其导航动机影响。

2.2.3 整合特征——双向耦合与单向耦合

在信息整合过程中,除了需要考虑对线索的贝叶斯最优整合,还需要考察不同模态线索的内在表征是彼此相互校准,还是存在特征化的单向校准。Du 等(2020)针对视觉线索和自我运动线索进行信息整合的交互特征提出了双向耦合与单向耦合假说。前者认为视觉-运动表征的耦合是双向的,即个体对视觉线索和自我运动线索的内在表征能够相互校准,既能直接且独立地影响多模态空间表征,也可以通过激活耦合关系间接地影响多模态空间表征。例如, Zhao 和 Warren (2015)探讨了地标发生偏移对个体返航方向估计的影响,发现在地标偏移程度较小时个体更多参照地标确定返航方向,偏移程度较大时个体可能会弱化地标的的作用,更多使用自我运动线索确定返航方向,但这两种条件下对返航方向估计的总体方差均能在贝叶斯规则下达到最小,说明个体在不同地标线索可靠性的条件下均对两种线索进行了信息整合,且使用相对可靠的信息对另一种信息进行了校准。单向耦合假说认为视觉-运动表征的耦合方向取决于哪个系统能够直接感知环境变化。视觉系统可直接从环境中提取信息并感知环境变化,前庭系统则主要通过个体运动间接映射环境变化。因此,多模态信息整合可基于视觉系统展开:视觉空间表征能独立影响多模态空间表征,而自我运动表征(如前庭等信息)则需通过它与视觉空间表征之间的耦合关系,间接影响多模态空间表征。例如, Tcheang 等(2011)在虚拟导航环境中先让个体适应比自然值更小或更大的视觉增益(visual gain),即呈现的视觉转角小于或大于实际身体转角。在之后测试中,个体在黑暗环境中仅依靠自我运动线索完成返航任务,结果发现参与者对起点方位的估计偏差受先前学习的视觉增益的影响。Du 等(2020)扩展了这一研究,将适应视觉增益后的个体分为步行组(在黑暗环境中仅提供自我运动线索)和观看视频组(在正常环境中仅提供视觉线索),结果发现步行组的表现与 Tcheang 等(2011)的研究一致,而观看视频组没有表现出对视觉增益的适应性效果。由此可知,在

没有视觉线索的条件下,自我运动表征能够通过信息耦合间接激活多模态空间表征,从而使个体的方位判断受到了视觉增益的影响;而在没有自我运动线索的条件下,视觉空间表征没有通过信息耦合间接激活多模态空间表征,而是直接构建了新的空间表征,因此个体的方位判断不受视觉增益影响,从而得出视觉-运动表征的耦合是单向的。

双向耦合假说可能更符合现有研究结果和理论框架的复杂性。一方面,线索的可靠性是相对的,不同模态的线索在不同场景下都可能因为相对可靠性较高而在信息整合过程中获得主导权,这种灵活的交互方式与贝叶斯规则下的动态加权机制一致,支持双向耦合假说。而单向耦合假说过于理想化,尽管个体能够通过视觉线索直接从环境中获取信息,但在视觉线索可靠性较低条件下,自我运动表征可能会矫正视觉表征(Zhao & Warren, 2015),在视觉受限环境中自我运动表征也可能直接影响多模态空间表征以及认知地图的构建(黄雷等, 2025)。另一方面, Tcheang 等(2011)和 Du 等(2020)的研究通过操控视觉转角小于或大于实际转角来建立视觉增益,这种视觉增益事实上是个体对前庭觉与视觉信息错误匹配所建立的适应机制。研究发现,个体对视觉增益的适应过程主要受前庭-视觉错误匹配产生的视觉误差信号驱动,但适应视觉增益的结果本质上并不是改变了个体对环境变化的视觉重映射(visual remapping),而是个体根据视觉误差信号对自我运动幅度做出的适应性调整(Wallman & Fuchs, 1998)。所以,视觉空间表征可能并非没有与自我运动表征建立耦合关系,只是它们建立耦合关系的过程发生在视觉增益的适应阶段,但是 Tcheang 等(2011)和 Du 等(2020)的研究重点均在个体适应视觉增益的结果上,无法判断个体在适应视觉增益期间视觉空间表征与自我运动表征的耦合关系。

2.3 多模态信息整合与记忆

研究发现,多模态信息整合能够调节空间记忆从而提高空间导航绩效(Iggena et al., 2023)。Lei 和 Mou (2021)提出了空间导航与空间记忆的交互模型,该模型从方向和位置信息连续更新的角度分析了路标导航和路径整合与空间记忆的关系,认为个体根据视觉线索和自我运动线索建立的内

在表征会经历存储至工作记忆和长时记忆的过程,在熟悉的导航环境中还可能涉及长时记忆与工作记忆的信息交互过程。其中,路径整合涉及方向和位置信息的连续式更新,所以个体在路径整合期间会持续从工作记忆中提取自我运动表征信息以维持方向感(Etienne & Jeffery, 2004; Wang, 2017; Yamamoto & Shelton, 2005; Huffman & Ekstrom, 2021),但无法直接从长时记忆中提取信息,因为从长时记忆中获取自我运动表征效率较慢,难以支撑路径整合连续高效的空间更新(Shrager et al., 2008);地标导航主要涉及方向和位置信息的间歇式更新,个体在地标导航期间不仅能够直接提取工作记忆中的视觉空间表征信息(Riecke & McNamara, 2017),而且还能在熟悉的导航环境中将视觉线索直接与长时记忆中的多模态表征进行匹配,如果两者不匹配,便会将相应的自我运动表征提取到工作记忆层面,从而校准或重新生成自我运动表征来重置路径整合,对方向感进行修正或更新,这一过程也被称为地标导航对路径整合的重置(Etienne et al., 2004; Sholl et al., 2006)。

可见,在空间导航中想要建立、维持和更新方向感必须依靠工作记忆,因此可以推测多模态信息整合不仅存在于个体建立和维持工作记忆的过程,也发生在工作记忆与长时记忆动态信息交互的阶段。Lei 和 Mou (2021)发现自我运动表征和视觉空间表征等单模态空间表征会在工作记忆中整合为多模态空间表征,并将其命名为“感知运动表征”。在此期间,由于工作记忆的容量有限,无论是单模态空间表征还是整合后的多模态空间表征,工作记忆中大部分空间表征都是局部空间表征,只有在个体明确关注全局地标、边界等全局导航线索或拥有一定全局空间表征经验的条件下才能建立全局空间表征(Han & Becker, 2014; Lei et al., 2020; Shine et al., 2016)。在建立全局空间表征的过程也涉及多模态信息整合,即路径整合能够结合全局导航线索将局部的自我运动表征整合为全局空间表征,也可能在已有全局空间表征的基础上结合全局导航线索构建更大的全局空间表征或认知地图并存储至长时记忆(Jacobs & Schenk, 2003; Kelly & McNamara, 2010)。如果环境中缺乏全局导航线索或个体没有任何全局空间表征经验,工作记忆中的多模态空间表征便只能

以局部空间表征的形式存储至长时记忆, 路径整合也无法在更大的空间尺度上获取方向感 (Marchette et al., 2014)。另外, 在熟悉的导航环境中地标导航重置路径整合的过程包括视觉线索与长时记忆中的多模态空间表征的匹配, 以及将与视觉线索相关联的自我运动表征提取至工作记忆, 最终重置路径整合 (Etienne et al., 2004; Zhang & Mou, 2017)。这一过程也可能涉及多模态信息整合, 因为个体若想有效地重置路径整合, 必须从长时记忆提取与视觉线索相关联的自我运动表征, 而想要判断自我运动表征与视觉线索的相关性, 则需要将其与视觉线索提供的信息整合, 并与长时记忆中相应的多模态表征进行匹配。

此外, 该模型与空间“在线-离线”表征理论模型所强调的空间信息记忆机制基本一致 (Easton & Sholl, 1995)。在线表征是实时、动态的空间信息处理方式, 依赖于个体对当前感知到的视觉线索和自我运动线索的反馈; 离线表征是对空间信息整合后的长时记忆, 依赖于经验和认知地图 (Lu et al., 2020; Hartley & Burgess, 2005; Kelly et al., 2007; Mou et al., 2004; Waller & Hodgson, 2006)。因此, 在工作记忆中进行多模态信息整合建立局部空间表征来维持方向感的模式与在线表征基本一致, 属于自下而上地更新方向和位置信息。而个体在长时记忆中建立全局或局部空间表征的模式与离线表征基本一致, 而且这些表征可被提取转化为感知运动表征, 再以此为基准整合视觉空间表征或自我运动表征以修正或更新方向感, 这与使用认知地图进行导航的模式基本一致, 都属于自上而下地更新方位信息。综上, 空间导航与空间记忆交互过程中存在多阶段的多模态信息整合以建立局部或全局空间表征, 对建立、维持和更新方向感具有重要意义。

3 方向感的多模态信息整合神经机制

方向感的建立、维持和更新涉及较为复杂的神经机制。本节将根据神经信号传导的关键神经核团结点或脑区, 按照神经信号传导的方向逐步拆解多模态信息整合的前庭-视觉神经网络, 主要包括自我运动信号整合的早期前庭通路、头部方向信号(head direction signal, HD 信号)产生的环形吸引子网络以及 HD 信号向 RSC、EC、视觉皮层等高级皮层投射并与视觉信号深度整合的神经

信号传导网络, 并构建方向感的多模态信息整合神经网络模型, 如图 2 所示。

3.1 自我运动信号整合的前庭通路

研究发现, 前庭系统中含有大量的 AHV 细胞 (Keshavarzi et al., 2022; Sharp & Turner-Williams, 2005; Sharp, Tinkelman, & Cho, 2001; Spalla et al., 2022; Valerio & Taube, 2016; Keshavarzi et al., 2021), 能够检测和编码自我运动信息。其中, 前庭迷路(vestibular labyrinth)中的半规管和耳石器分别检测三维的头部旋转速度和三维的头部平移加速度, 这些包含头部运动信息的基础前庭信号是建立方向感的基础, 对维持方向感期间保持稳定姿势和视线所涉及的三种基本反射(前庭-脊髓反射、前庭-颈反射、前庭-眼反射)至关重要 (Cullen & Taube, 2017)。动物研究表明, 不同程度、持续时长以及偏侧性的前庭损伤会引发不同程度的空间定向障碍 (Zwergal et al., 2024)。例如, 大鼠等啮齿动物双侧前庭损伤会导致严重且持续的定向障碍; 单侧完全性前庭损伤会导致长时空间记忆缺失以及影响同侧海马可塑性 (El Mahmoudi et al., 2023), 而且左侧前庭迷路被切除会导致更严重的空间认知和定向障碍 (Nguyen et al., 2021a, 2021b)。人类研究同样表明各种前庭功能障碍的患者在空间定向和导航方面存在缺陷 (Brandt et al., 2005; Biju et al., 2021; Schöberl et al., 2021; Gerb et al., 2022; Gerb et al., 2023; Huang et al., 2023; Zwergal et al., 2024; Gammeri et al., 2022; Oh et al., 2023)。例如, Brandt 等(2005)发现双侧前庭功能丧失的患者在虚拟水迷宫任务中存在空间认知的选择性缺陷; Zwergal 等(2024)发现双侧前庭病变的患者不擅长以环境为中心的空间导航策略, 无法从更大尺度的全局空间表征中获得方向感, 但能够通过参照视觉线索或使用刺激-反应策略的代偿功能来获取一定的方向感。但是, 对于单侧慢性前庭功能减退的患者, 则较少使用以自我为中心的导航策略, 尤其是右侧前庭功能减退会影响患者采用特定空间定向策略的能力 (Gammeri et al., 2022), 而且急性右侧前庭病变相较于左侧前庭病变的患者还会表现出视觉空间记忆和感知能力的下降, 这也说明在单侧前庭的功能上人类与啮齿动物表现相反 (Oh et al., 2023)。

除了能够为建立和维持方向感提供基础信息, 前庭系统的重要性还在于早期的前庭通路能够初

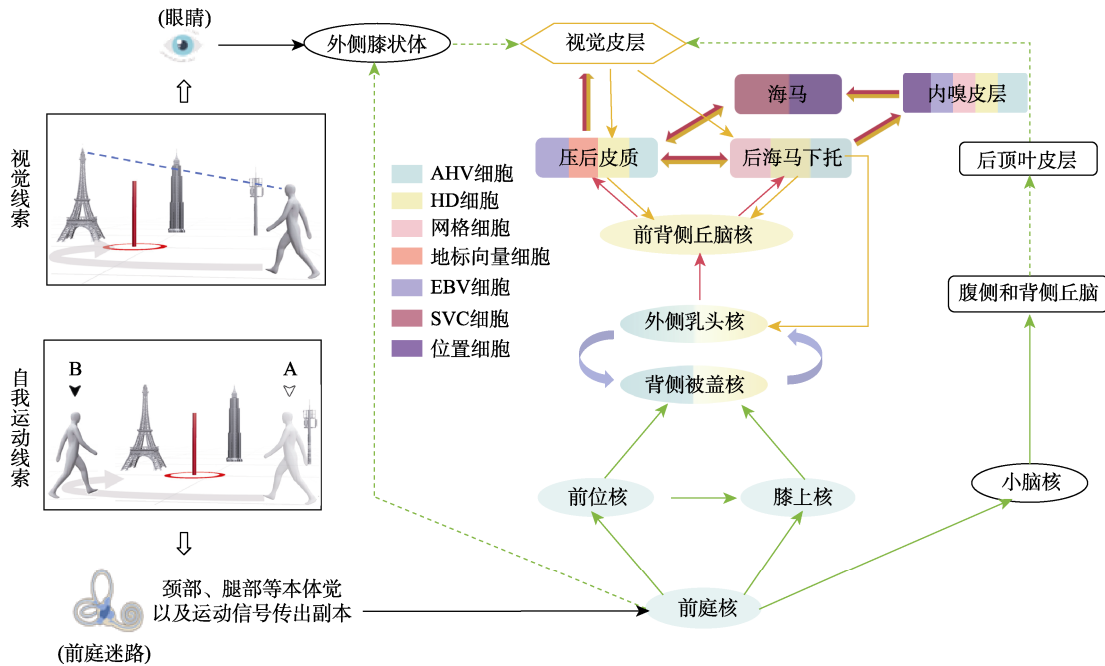


图 2 方向感的多模态信息整合神经网络模型

注: 视觉线索代表个体在空间导航环境中通过视觉获取的地标、边界等信息; 自我运动线索代表个体从“A”点到“B”点运动产生的前庭觉、本体觉或运动信号传出副本等信息。前庭核、前位核、膝上核中包含 AHV 细胞; 背侧被盖核与外侧乳头核中包含 AHV 细胞和 HD 细胞; 前背侧丘脑核包含 HD 细胞; 压后皮质中包含 EBV 细胞、地标向量细胞、AHV 细胞以及 HD 细胞; 后海马下托中包含网格细胞、HD 细胞以及 AHV 细胞; 海马中包含 SVC 细胞和位置细胞; 内嗅皮层中包含位置细胞、网格细胞、HD 细胞、AHV 细胞和 EBV 细胞。自左向右的黑色箭头代表视觉信号与基础自我运动信号的输入; 自下而上的绿色箭头代表自我运动信号的传导通路(虚线代表的通路有待证实); 自下而上的红色箭头代表 HD 信号(包含自我运动信号和视觉信号)的传导通路; 自上而下的黄色箭头代表视觉信号的传导通路; 红黄双色箭头代表 HD 信号、视觉信号及其整合后的复杂神经信号; 蓝色环形箭头代表环形吸引子回路。前庭核对前庭觉、本体觉、运动信号传出副本等自我运动线索进行编码产生自我运动信号, 经前位核与膝上核传导至背侧被盖核和外侧乳头核, 对应着个体在空间导航中对自我运动线索的认知加工。由视觉皮层对视觉线索编码后产生的视觉信号经后海马下托传递至外侧乳头核与自我运动信号整合产生 HD 信号, 对应着个体在空间导航中对视觉线索的认知加工以及初步整合视觉线索与自我运动线索以建立方向感的认知加工过程; HD 信号从外侧乳头核投射至前背侧丘脑核, 又经前背侧丘脑核上行传递至压后皮质、后海马下托, 与视觉信号整合为成分复杂的神经信号, 这些复杂的神经信号以压后皮质为信息联络皮层, 在后海马下托与海马之间交互传导, 后海马下托亦可通过内嗅皮层单向传递这些复杂信号至海马, 这一 HD 信号的投射及其与视觉信号深度整合的神经网络激活对应着个体在空间导航中基于复杂视觉线索、自我运动线索及其相关记忆表征的整合以维持和更新方向感的认知加工过程。彩图见电子版。

步整合自我运动信息, 为 HD 信号的产生奠定基础(Taube & Yoder, 2020)。动物研究发现, 前庭核(vestibular nuclei, VN)不仅能够接收和编码前庭信号, 还可以将头部、身体、眼睛的运动信号传出副本、颈部本体觉等与前庭信号进行初步整合(Cullen & Taube, 2017; Keshavarzi et al., 2022; Keshavarzi et al., 2023)。根据对眼部运动和头部运动的敏感性差异, VN 可分为前庭-唯一神经元(vestibular-only neurons, VO 神经元)和前庭-眼反射神经元(vestibulo-ocular reflex neurons, VOR 神经元)。前者负责接收前庭信号并将其投射到脊髓

以驱动前庭-脊髓反射(Cullen, 2012), 同时为丘脑皮层提供前庭信号的输入来源, 并与小脑的部分结节相连, 帮助个体感知身体姿态和自我运动信息(Marlinski & McCrea, 2009); 后者负责接收前庭信号并投射到眼外肌运动神经元, 从而驱动补偿性的眼部运动以确保运动期间的视线稳定(Cullen, 2012)。研究发现, VO 和 VOR 神经元对自我运动信息的编码和整合以行为依赖的方式被调节。其中, VO 神经元在被动运动过程中响应强烈, 通过整合颈部本体觉、前庭信号等自我运动信息驱动前庭-脊髓反射保持稳定的姿态, 而在主动

运动期间响应强度会降低 70%，仅编码部分头部旋转和线性加速度等基础前庭信号(Medrea & Cullen, 2013; Cullen & Brooks, 2015)。这是因为主动运动期间的前庭-脊髓反射会影响姿态稳定从而干扰感知系统获取外界信息，所以大脑发出主动运动指令后产生的控制预期(如运动信号传出副本)与实际头部运动信号(如颈部本体觉)相匹配时，就会产生对应的前庭抑制信号(Brooks & Cullen, 2014; Cullen & Brooks, 2015)。VOR 神经元在主动运动期间不会被抑制，因为个体需要 VOR 神经元持续响应来维持个体运动期间的视线稳定。VOR 神经元主要负责眼动指令和前庭信号的整合，因此其编码头部运动的方式取决于凝视策略(Cullen & Taube, 2017)。研究发现，VOR 神经元还可以分为两类功能互补的亚神经元：位置-前庭-暂停神经元(position-vestibular-pause neurons, PVP 神经元)和小脑叶状体靶向神经元(floccular targeting neurons, FTN 神经元)(Cullen, 2012)。其中，PVP 神经元在头部方向发生改变时，会生成与头部运动方向相反的眼动指令，确保图像投射在视网膜上的稳定性，但是在采取扫视或追踪的再定向凝视策略时 PVP 神经元的响应会被抑制，此时由 FTN 神经元专门负责处理与凝视有关的信息以及相应的前庭信号。

VO 和 VOR 神经元的输出信号会经前位核(nucleus prepositus hypoglossi, NPH)和膝上核(supragenual nucleus, SGN)向上传递(Kathleen & Tabue, 2017; Keshavarzi et al., 2023)。其中 VOR 神经元整合头部方向和眼位的变化信息后传递至前位核从而直接实现眼动控制，传递至膝上核来建立精准的眼部反射，VO 神经元的前庭-脊髓反射信息传递至前位核间接影响眼动控制，传递至膝上核实现姿势控制以及对自我运动信号的整合。总的来说，VN 中的 VO 和 VOR 神经元在早期前庭通路充当了整合自我运动信号的角色，通过对主动运动和被动运动有区别地响应，将自我运动信号以不同的方式筛选和整合后上行传递，为 HD 信号的产生奠定基础。

3.2 HD 信号产生及其投射的神经网络

3.2.1 HD 信号的产生——环形吸引子网络

HD 信号是指 HD 细胞编码动物头部朝向信息时产生的特定神经活动模式，广泛存在于丘脑、RSC、EC、海马等多个脑区，且 HD 细胞的

活动模式仅与动物在水平方向上的头部朝向有关，与动物所在位置和行为无关(Taube et al., 1990a, 1990b; Taube, 2007)。HD 信号是动物获取方向感的关键神经信号，其稳定性与动物归巢期间方向估计准确性显著相关(Butler et al., 2017)，最近在人类的内侧颞叶也发现了特定细胞群释放的 HD 信号(Griffiths et al., 2024)。环形吸引子网络模型(ring attractor networks)常用于解释 HD 细胞如何基于自我运动信号和视觉信号建立并更新 HD 信号(Sit & Goard, 2023; Long et al., 2024; Turner-Evans et al., 2020; Khona & Fiete, 2022)。根据该模型的假设，多个区域的 HD 细胞会组成一个建立、维持和更新 HD 信号的环形网络，通过对自我运动信号和视觉信号的整合产生 HD 信号，并动态调整 HD 信号以适应当前方向。环形网络激活后不需要外部持续刺激即可维持活动，并在环形网络内形成“活动丘”(activity hill)，“活动丘”会根据整合后的信息移动到环形网络的不同位置从而更新 HD 信号(Peyrache et al., 2015)。HD 信号由两部分构成：基于早期前庭通路整合的自我运动信号及其锚定源——从视觉皮层、RSC、后海马下托(postsubiculum, PoS)等脑区接收的视觉信号。视觉信号的作用是将 HD 信号锚定到特定的参考框架(Siegenthaler et al., 2024)，如果环境中缺少地标等视觉线索或视觉皮层等传递视觉信号的脑区受损，HD 信号就会发生漂移，对应着认知层面空间导航中缺少视觉线索时路径整合误差的迅速积累(Bjerknes et al., 2015; Ajabi et al., 2023)。研究发现，背侧被盖核(dorsal tegmental nucleus, DTN)和外侧乳头核(lateral mammillary nucleus, LMN)的信息互递中可能存在环形吸引子网络(Bassett et al., 2007; Sharp, Blair, & Cho, 2001; Peyrache et al., 2015)。基于早期前庭通路整合后的自我运动信号会投射到 DTN 和 LMN，同时 LMN 还会接收来自视觉皮层传递至 PoS 的视觉信号，两类信号整合并经过一定时间的积累便会产生 HD 信号，如图 2(Bassett & Taube, 2001; Bassett et al., 2007; Sharp, Blair, & Cho, 2001; Taube, 2007)。通过观察前庭系统到 DTN 或视觉皮层到 LMN 的神经信号传导通路被阻隔或损毁条件下 HD 信号表现，发现损毁部位不同会使 HD 信号发生漂移、丧失等不同程度的损耗，证实了该环形吸引子网络的存在(Clark & Taube, 2012; Yoder &

Taube, 2014)。总之, HD 信号产生于 DTN-LMN 环形吸引子网络对多模态信息的整合, 是建立和维持方向感的关键神经信号。而且, HD 信号会继续向高级皮层区域的 HD 细胞网络进行投射, 从而实现在复杂导航环境中维持方向感。

3.2.2 HD 信号的投射网络及其与视觉信号的深度整合

HD 信号向高级皮层投射的枢纽是前背侧丘脑核(anterodorsal thalamic nucleus, ADN), ADN 中存在一类特殊的 HD 细胞, 相比一般的 HD 细胞, 其在首选放电方向¹上的放电率和稳定性更高, 代表着 ADN 能够更高效地传递和解码头部方向信息(Viejo & Peyrache, 2020; Xu et al., 2019; Frost et al., 2021; van der Goes et al., 2024), 从而获得对未来活动方向更强的预测能力。例如, ADN 中的 HD 细胞通常会在动物头部即将转向相应方向之前就已经开始放电, 这对动态维持方向感和路径规划具有重要意义(Clark et al., 2024)。ADN 会将 HD 信号传递至 RSC 和 PoS, 并在这两处区域与视觉皮层直接输入的视觉信号进行深度整合, 而且 RSC 还会将整合后的信号反馈至视觉皮层, PoS 则将整合后的信号投射到 EC、海马。

(1) RSC 与 PoS

RSC 是经典的信息联络皮层, 动物研究发现 RSC 包含了 AHV 细胞、HD 细胞、地标向量细胞(landmark vector cells)以及自我中心边界向量细胞(egocentric boundary vector cells, EBV 细胞)等多类编码空间信息的细胞(Cullen & Taube, 2017; Keshavarzi et al., 2023; Jacob et al., 2017; Alexander et al., 2020; van Wijngaarden et al., 2020), 如图 2 所示其信号输入和输出源均主要包括初/高级视觉皮层(primary and higher-order visual cortices, V1 及 V2 等高级视觉皮层)、ADN、PoS、CA1 (海马共包括 CA1-CA4 以及齿状回(dentate gyrus)五部分; Dalton et al., 2019; Balasubramaniam et al., 2021)等脑区, 其活动受地标、边界、方向、视角以及记忆调节(Auger et al., 2017; Patai et al., 2019; Peer et al., 2021; Sulpizio et al., 2013)。RSC 在复杂导航环境中发挥作用可

能依赖于两大功能: 支持空间参照系的转换和在编码时空背景信息的基础上对方向和位置信息进行预期更新。

一方面, RSC 通常被认为是空间参照系转换的中心。首先, RSC 处理 HD 信号时能够整合视觉信号为以自我为中心的方向表征提供参照点, EBV 细胞则能在此基础上编码自我到边界的距离, 从而建立以自我为中心的方向和位置表征(Alexander et al., 2020)。其次, RSC 与海马、EC、海马下托复合体(subicular complex)之间存在紧密联系, 后三者联合区域又称为“扩展海马体”, 该区域包含环境中心边界向量细胞(allothetic boundary vector cells, ABV 细胞), 对应地能够将 HD 信号和视觉信号结合边界信息建立以环境为中心的方向和位置表征并将信号传递至 RSC, 从而与 EBV 细胞建立的表征相互映射(Lever et al., 2009; Bicanski & Burgess, 2020)。最后, 基于这种映射, 个体可以根据需求实现空间参照系的转换: 在感知驱动模式下, 对客体的自我中心视角可被用于旋转并对齐现有的环境参照表征, 而在记忆等由内在信息驱动的模式下, 对客体的环境参照表征或空间记忆会被转换到个体当前对客体的自我中心视角(Alexander et al., 2023), 从而帮助个体在不同视角或尺度上获取方向感。研究发现, RSC 的失活会导致动物在选择自我中心和环境中心导航策略中产生行为缺陷, 这为 RSC 支持空间参照系转换提供了证据(Whishaw et al., 2001; Vann & Aggleton, 2005)。另一方面, RSC 能够整合空间表征和时间序列表征, 将连续的导航事件置于稳定的时空框架中, 并将即时整合的时空联合表征与过往建立的空间记忆或认知地图进行时间和空间上的匹配, 对个体运动方向和位置的未来发展变化进行预测。研究发现, 动物沿着重复路径行走时海马中的位置细胞会产生预测性的编码(Mehta et al., 1997; Kay et al., 2020), 同时 RSC 与海马活动的 θ 波振荡和锐波波动(sharp wave ripple, SWR)存在显著的时间协调(Vesuna et al., 2020; Alexander et al., 2018; Lomi et al., 2021; Safaryan & Mehta, 2021), 这为 RSC 预测方向和位置信息提供了神经基础。而且, Powell 等(2017)发现 RSC 损伤的老鼠无法将按时间依次呈现物体的位置分配到一个连续的序列中, 证实了 RSC 能够实时编码导航事件发生的时间序列并将它们整合

¹ HD 细胞的首选放电方向是指动物头部朝向某一特定方向时, 该 HD 细胞放电活动达到峰值的方位(Taube, 1995; Taube et al., 1990b)。

到时空框架中,而且老鼠对不同视角观察物体的排序任务表现也受到了影响,说明时间序列编码也不仅限于现实导航事件,还可能涉及空间视角转换等心理事件。此外,RSC生成基于时空背景的预期后,会对视觉皮层等负责感知的脑区进行自上而下的指导,如增强对关键地标或边界的注意,并接收来自这些脑区反馈的实际视觉信号,如果反馈内容与预期不符,则需要矫正和完善RSC预测模型,或修改错误的空间记忆以及认知地图(Alexander et al., 2023)。

目前,解剖学、组织学等研究领域对RSC在人类大脑中的精确定位尚未统一,但从功能关联的角度可以初步探讨与RSC活动存在功能联结的脑区。其中,人类RSC前方与后扣带回(*posterior cingulate*)、内侧前额叶(*medial prefrontal cortex*)以及海马、旁海马皮层(*parahippocampal cortex*)等默认模式网络(*default mode network, DMN*)存在功能联结,该区域激活通常与情景记忆有关;RSC后方与V1或V2等高级视觉皮层存在功能联结,该区域激活通常与空间参照系转换、位置感知等空间导航行为有关。尽管没有明确在人类RSC中发现AHV细胞、HD细胞等多类编码空间信息的细胞,但大量研究表明人类RSC对头部方向变化、视角转换以及地标方向变化表现出敏感性。例如,RSC活动被确定与人类以自我为中心视角的路线学习以及从第一人称视角转变为第三人称俯视视角后的导航行为相关(Wolbers & Büche, 2005; Sherrill et al., 2013);编码第一视角下与地标相关的头部朝向信息时也会激活RSC(Shine & Wolbers, 2021; Shine et al., 2016; Marchette et al., 2014);RSC损伤会导致以自我为中心和以环境为中心信息表征的转换出现困难(Hashimoto & Nakano, 2014)。另外,人类的RSC活动也被证实与编码时间序列、情景记忆检索以及预测未来活动有关(Mesulam et al., 2001; Hirono et al., 1998; Hsieh & Ranganath, 2015; Kaboodvand et al., 2018)。总之,人类和动物的RSC在功能上高度相似,既能够支持空间视角转换使个体在更大尺度上获得方向感,又能帮助个体对未来活动方向进行预测以维持方向感的稳定性和连续性。

PoS是最早发现HD细胞的区域,该区域可能还包含AHV细胞和网格细胞,可以直接从ADN接收HD信号,也能直接从视觉皮层接收视

觉信号并传递至ADN、RSC以及EC,亦可将视觉信号直接传递至LMN为环形吸引子网络构建HD信号提供锚定点(Taube et al., 1990a; Cullen & Taube, 2017; Keshavarzi et al., 2023)。所以,PoS是HD信号投射网络中传递视觉信号的中转站,其功能受损会导致上游的HD信号投射网络无法整合视觉信号,也会导致下游的HD信号发生漂移(Yoder et al., 2011; Clark et al., 2024)。另外,如果阻断动物的ADN向PoS传递HD信号,仅靠视觉皮层传递的视觉信号,PoS中HD细胞不会放电(Peyrache et al., 2015),而且PoS中部分HD细胞会在对称的方形环境中表现出与一般HD细胞不同的放电模式——朝着距离较近的环境边界单向放电,而不是对环境边界无差别放电(Peyrache et al., 2017),说明PoS中部分HD细胞可能传递出了超越HD信号的信息,即整合了HD信号和以自我为中心的局部空间表征,能够帮助动物间接编码自我相对于边界的方向信息。此外,Peyrache等(2017)还推测动物PoS中部分HD细胞的放电模式还可能受海马或其他感官输入的影响,从而将HD信号与自我相对于边界的位置信号整合,以获得更准确的方向感。

(2)视觉皮层

自我运动信号向视觉皮层传递的经典通路是从前庭系统开始,经VN、DTN-LMN环形吸引子网络产生HD信号,再经ADN、RSC,最终向V1或高级视觉皮层传递包含了自我运动信息的HD信号(Cullen & Taube, 2017; Keshavarzi et al., 2023; Galloni et al., 2022)。除此之外,还有两条待证实的通路(如图2),一是从前庭系统开始,经VN、外侧膝状体(*lateral geniculate nucleus, LGN*)后直接投射到视觉皮层,二是从前庭系统开始,经VN、小脑核(*cerebellar nucleus*)、腹侧和后侧丘脑(*ventral and posterior thalamus*)、后顶叶皮层(*posterior parietal cortex*)投射到视觉皮层(Cullen & Taube, 2017; Bohne et al., 2019; Bouvier et al., 2020; Street & Jeffery, 2024),这两条通路都只传递纯粹的自我运动信号。研究表明,视觉皮层能够接收和处理HD信号或纯粹的自我运动信号(Bouvier et al., 2020; Guitchounts et al., 2020; Meyer et al., 2018),且这些信号和视觉信号可能在V1处存在整合(Vélez-Fort et al., 2018; Parker et al., 2022; Flossmann & Rochefort, 2021; Vélez-Fort

et al., 2025)。而 V1 对视觉信号和 HD 信号(或纯粹的自我运动信号)的整合可能是为了维持方向感的稳定。一方面, 动物在运动过程中的头部位置或朝向变化会导致视网膜上的图像发生变化, 为保证 V1 神经元的视觉调谐不变性(visual tuning invariance, 指 V1 神经元在头部或眼睛的朝向、位置发生变化时, 对方向、形状等特定视觉刺激的反应保持不变), 需要始终为其提供基于重力方向的视觉参考框架, 这需要 V1 整合 HD 信号(或纯粹的自我运动信号)和视觉信号, 而且这种整合模式还被发现有利的构建以自我为中心的空间表征(Salinas & Sejnowski, 2001; Parker et al., 2022)。另一方面, V1 对这些信号的整合能够帮助个体区分由自身运动和客体运动引起的视觉运动, 从而优化对自我运动或客体运动方向的感知, 减少自我运动中对客体方向的感知误差以及由客体运动引起的方向偏差(Dokka, DeAngelis, & Angelaki, 2015; Dokka, MacNeilage, et al., 2015)。此外, 视觉皮层与 RSC 之间信号传递被推测有利于视觉流的预测(Leinweber et al., 2017; Keller & Mrsic-Flogel, 2018; Keller et al., 2012)。具体来讲, RSC 接收来自 V1 的视觉信号并将其与 HD 信号整合, 整合后的信号以自上而下的方式反馈至 V1, 提供对自下而上的视觉输入的预测, 对视觉输入的预测与真实的视觉输入之间的差异会被编码为预测误差, 并传递到其他脑区以更新内部空间表征模型, 帮助个体在运动过程中适应环境变化以维持对未来活动方向的精准预测, 从而维持方向感。

(3) EC 和海马

动物研究发现, EC 主要接收来自 PoS 的神经信号, 并将信号传递至海马, 且海马和 RSC 之间会进行信号的双向传递, HD 信号、视觉信号传递至 EC 和海马后会进行认知地图式的空间表征整合(Peer et al., 2021; Calton et al., 2003; Gerlei et al., 2020; Harland et al., 2017; Peyrache et al., 2017; Winter et al., 2015; Long & Zhang, 2021; Bottini & Doeller, 2020), 这得益于 EC 中的网格细胞以及海马中的位置细胞或空间视角细胞(spatial view cells, SVC 细胞), 这些细胞能够精确表征个体在环境中的位置, 从而帮助个体在不同尺度上获得精确的方向感或构建认知地图。在虚拟导航任务中也发现人类的单个神经元表现出与动物的网格

细胞(Jacobs et al., 2013; Nadasdy et al., 2017)、位置细胞以及 SVC 细胞相似的活动模式(Ekstrom et al., 2003; Miller et al., 2013)。

研究发现, EC 中的网格细胞在个体处于环境中由等边三角形或六边形组成的网格节点时会增强放电, 且这种放电模式受 HD 信号调谐(Gardner et al., 2022; Giocomo et al., 2014; Sargolini et al., 2006)。如果 ADN 功能受损导致 HD 信号中断, 会改变网格细胞的周期性放电模式, 而且网格细胞的活动水平会根据动物的移动路径、方向或与环境边界的距离进行更新(Burgess, 2008b; Hafting et al., 2005; Winter et al., 2015), 所以可以推测网格细胞编码以环境为中心的位置信息时, 会参照以自我为中心的感觉输入或路径整合。例如, 当视觉线索在边界的位置发生变化时, 网格细胞的放电场随之发生变化(Savelli et al., 2017; Moon et al., 2022); 动物沿线性轨迹移动时, 深层 EC 网格细胞的 θ 波相位会发生前移(Hafting et al., 2008); 动物靠近环境边界时网格细胞的放电规模会被压缩且表现出更准确的位置编码, 反之远离边界时准确性会降低(Munn et al., 2020; Hardcastle et al., 2015)。而且, EC 中也包含了能以自我中心视角编码个体相对于边界距离和方向的 EBV 细胞(Solstad et al., 2008; Wang et al., 2020), 因此可以推测 EBV 细胞与网格细胞之间的信号交互可能就是后者根据以自我为中心的感觉输入编码以环境为中心精确坐标位置的神经基础。另外, 在内侧内嗅皮层(medial entorhinal cortex, MEC)中还发现了联合网格细胞(conjunctive grid cells), 其单向放电模式区别于普通网格细胞的全向放电, 说明这类网格细胞能够独自整合方向和位置信息(Gerlei et al., 2020)。总之, 以往研究直接或间接表明 EC 能够整合 HD 信号、EBV 细胞编码以自我为中心视角下相对于边界的距离和方向信息以及网格细胞编码以环境为中心位置信息后产生的神经信号, 可以帮助个体在不同尺度上建立和维持精确的方向感, 并为构建认知地图提供度量信息(Jeffery & Burgess, 2006; Jeffery, 2024; Long et al., 2024)。

海马通常被认为与个体在导航中的空间记忆有关, 海马损伤会影响动物对以环境为中心的空间位置记忆和空间情景记忆(Rolls, 2022; Whittington et al., 2020; Senova et al., 2020;

Robinson et al., 2020)。位置细胞或 SVC 细胞是海马执行空间记忆功能的关键神经元。位置细胞最早在啮齿动物的海马中被发现,动物处于特定位置时位置细胞的放电显著增加(Burgess, 2008b; O'Keefe & Dostrovsky, 1971), Fyhn 等(2004)在大鼠的 EC 中也发现了具有类似功能的位置细胞。而且,考虑到 EC 与海马的功能联结,部分研究认为位置细胞放电由网格细胞在不同尺度的网格上周期性放电所引发,能为位置细胞定位提供多尺度的空间参考(Solstad et al., 2006)。虽然研究发现在开阔环境中位置细胞的放电模式与头部的朝向无关,只与动物在环境中的位置有关,但是在封闭环境中 HD 信号对位置细胞区分不同方向的局部环境也可能起到了关键作用。因为,有研究发现与 HD 信号投射系统遭到破坏的老鼠相比,正常老鼠的位置细胞在 4 个朝向不同的迷宫隔间右下角的重复放电频率更低(Harland et al., 2017),这说明 HD 信号能够帮助位置细胞区分局部环境的朝向以建立全局空间表征,从而在更大尺度上构建以环境为中心的空间记忆。另外,海马通过向 RSC 传递空间记忆信息,能够帮助动物实现对未来活动方向的预测以及导航规划(Alexander et al., 2022; Bicanski & Burgess, 2020; Kay et al., 2020)。动物的空间情景记忆常与寻找特定目标(如食物、奖励等)有关,也就是对“在哪里看到了什么东西”的物体-位置关联记忆(Rolls & Xiang, 2006; Payne et al., 2021; Sosa & Giocomo, 2021)。海马受损会导致猴子无法记住开阔空间中奖励物体的位置或使用以房间为基础的全局空间线索寻找食物,这与灵长类动物的 SVC 细胞有关(Hampton et al., 2004; Lavenex & Lavenex, 2009)。此外,研究发现包括人类在内的灵长类动物海马中与位置表征相关的细胞除了位置细胞还包含了 SVC 细胞,在蝙蝠的海马中也发现了类似 SVC 细胞的神经元(Ekstrom et al., 2003; Sarel et al., 2017)。SVC 细胞位于海马的 CA1 区,只在个体看向环境中某个位置时放电。这既区别于位置细胞基于以环境为中心的特定位置的放电模式,也区别于 EBV 细胞基于个体相对于边界的距离和方向的放电模式(Rolls & Xiang, 2006)。因为 SVC 细胞对特定空间位置的选择性放电与动物当前的位置、头部或眼睛的方向无关,而且即使视线被遮挡, SVC 细胞仍能对此前看到的位置做出响应

(Georges-François et al., 1999; Rolls et al., 1998; Rolls & Xiang, 2006)。所以,海马中的 SVC 细胞放电能够帮助动物将目标和以环境为中心的位置表征深度绑定,对于空间导航期间建立情景记忆具有重要意义,有利于个体在熟悉环境的寻找目标地点或返航过程中维持准确的方向感,即使目标或起始位置不可见。

4 总结与展望

综上,通过文献梳理发现,个体建立、维持和更新方向感涉及复杂的多模态信息整合过程,前庭-视觉通路中多类编码和整合空间信息的细胞通过动态协作为此提供神经基础。在认知层面,个体在地标导航与路径整合期间分别编码视觉线索和自我运动线索,编码后的多模态信息以贝叶斯规则在出行或返航阶段根据导航动机进行连续或间歇式的视觉-运动双向耦合,从而建立方向感,而维持和更新方向感则需依赖工作记忆及其与长时记忆的交互;在认知神经层面, AHV 细胞、HD 细胞、EBV 细胞、网格细胞和位置细胞等编码各类空间信息的神经元在前庭系统、脑干核(LMN 等)、丘脑核(ADN 等)、RSC、PoS、海马等多个区域协同工作,通过在 LMN-DTN 环形吸引子网络建立 HD 信号,并将 HD 信号投射到 RSC、EC、海马以及视觉皮层等高级皮层区域与视觉信号进行深度整合,在多个环境尺度上建立、维持和更新方向感,并对个体未来活动方向进行预测。总之,以往对空间导航中建立、维持和更新方向感涉及的多模态信息整合进行了系列研究,让我们对这一认知加工过程及其神经机制有了较深的理解,但仍有许多问题需要更深入的探讨。

第一,从多模态信息的整合方式、整合阶段、耦合特征及记忆交互的角度进一步开展研究以探讨方向感的多模态信息动态整合机制:

首先,对于多模态信息的整合方式,以往研究通常在固定视觉线索和自我运动线索可靠性的条件下,探讨个体在构建方向感时对多模态信息的赋权和整合方式(Sjolund et al., 2018; Zhao & Warren, 2015; Shettleworth & Sutton, 2005; Kessler et al., 2024)。然而,在现实的空间导航环境中,视觉线索或自我运动线索的可靠性并非一成不变的,视觉线索可靠性可能因光线变暗、障碍物遮挡等原因而发生变化,自我运动线索可靠性亦可能因

交通方式在步行和乘车之间转换而发生变化,当这些线索的可靠性发生动态变化时,方向感的多模态信息最优贝叶斯整合模型是否仍适用还未可知。未来研究可以通过操纵在空间导航期间视觉线索或自我运动线索的可靠性(由高到低、由低到高或恒定高、恒定低),通过构建可靠性与权重关联的时间函数,分析相应变化曲线来判断与方向感相关的多模态信息是否存在动态贝叶斯最优整合模型。此外,以往研究发现猕猴背内侧上颞区(dorsal medial superior temporal area, MSTd)的一些神经元对视觉线索和自我运动线索的神经编码符合贝叶斯最优整合模型(Gu et al., 2008; Fetsch et al., 2012),而且腹内侧顶叶皮层(ventral intraparietal cortex, VIP)对多模态线索的神经编码机制与之相似,但腹内侧顶叶皮层更倾向于赋予自我运动线索更高的权重(Chen et al., 2011)。未来研究可以结合“动态贝叶斯整合”的行为范式,探讨个体在根据多模态线索可靠性的动态变化对它们进行整合时,这些脑区的神经元是否相应地表现出对多模态信息的动态贝叶斯神经编码模式。

其次,对于多模态信息的整合阶段,以往研究仍存在争议。一部分争议围绕整合发生的具体阶段(即主要发生在出行阶段还是返航阶段)(Kalia et al., 2013; Zhang & Mou, 2017);另一部分争议则关注整合过程的性质(即是一个连续过程还是非连续过程)(Newman & McNamara, 2020; Zhang et al., 2020)。近期研究开始尝试调和这些分歧(Chen & Mou, 2025)。未来研究可以使用线索整合范式,在三角返航任务中通过操纵视觉线索的可靠性(高 vs 低)、是否持续可用(持续可见 vs 分段可见)并在出行和返航阶段每段路径的中间、末端连续施测,通过计算出行和返航阶段的指向误差、返航误差以及连续施测过程中误差曲线的变化模式(平滑下降-连续式整合、阶段性下降-间歇式整合)来探讨视觉线索相对可靠性对多模态信息整合发生阶段及其策略的影响。在此基础上,再操纵导航动机(地图学习动机 vs 目标抵达动机),亦可探讨导航动机与视觉线索相对可靠性对多模态信息整合发生阶段及其策略的共同影响以及这些因素之间的交互作用。

此外,对于多模态信息的耦合特征,以往研究仍存在双向耦合假说和单向耦合假说的争议(Du et al., 2020; Zhao & Warren, 2015; Tcheang et

al., 2011),这可能是因为大多数研究都侧重于建立视觉增益后信息耦合的结果,而忽视了建立视觉增益期间信息耦合的过程。未来研究可以通过在视觉增益训练期间,每经过几次训练就施加一个探测刺激(仅提供视觉线索或自我运动线索)让被试完成指向任务。如果在视觉增益训练期间仅提供视觉线索或自我运动线索的条件下被试指向表现均受视觉增益影响,则说明耦合是双向的;反之,如果仅呈现视觉线索条件下被试指向表现不受视觉增益影响,而仅呈现自我运动线索条件下被试指向表现受视觉增益影响,则说明耦合是自我运动表征向视觉表征的单向耦合。此外,还可以通过与视觉增益训练后、自我运动增益训练期间及训练后的耦合模式对比,探讨耦合关系的稳定性以及耦合强度的不对称性问题。

最后,对于多模态信息的记忆表征,以往研究更多关注工作记忆建立和维持阶段的多模态信息整合,很少关注工作记忆与长时记忆动态信息交互的阶段是否存在多模态信息整合(Etienne & Jeffery, 2004; Wang, 2017; Yamamoto & Shelton, 2005; Huffman & Ekstrom, 2021; Sholl et al., 2006)。然而在熟悉环境中的空间导航时常涉及工作记忆与长时记忆的交互,尤其是需要重置路径整合误差时,从长时记忆中提取相应的自我运动表征与工作记忆中的视觉表征进行整合是最高效的方式。因此,未来研究可以让被试学习包含稳定地标的虚拟导航路线,从而构建多模态的长时记忆空间表征,随后通过无地标路径整合任务干扰工作记忆表征,最后在视觉线索与自我运动线索匹配、不匹配或无视觉线索条件下分别要求被试完成指向任务。如果线索匹配条件相比其他条件能够显著降低指向误差,则表明视觉线索能够激活长时记忆中自我运动表征,并在工作记忆与长时记忆信息交互的过程中实现视觉表征与自我运动表征的整合,从而重置路径整合的误差。

第二,拓展方向感研究中多模态信息整合的范围。与视觉信息相似,听觉、嗅觉和触觉信息同样能为个体在空间导航期间提供有效信息,而且在视觉受限的导航环境下这些信息尤为重要(黄雷等, 2025)。研究发现,在视觉受限的条件下,拥有准确位置信息的声源可以替代视觉地标作为个体自我运动的参照点,从而增强基于前庭信息的自我运动感知(Karim et al., 2018), Shayman 等

(2020)则发现 0.5 Hz 以下的听觉信息与前庭觉信息整合可以改善个体的平衡感和方向感。而以往有关嗅觉的动物空间导航研究中则发现, 蚂蚁、狗、老鼠等能够通过嗅觉地标构建认知地图从而改善其空间定向的能力, 最近的一项研究也表明人类的气味记忆同样具有独特性, 人类能够通过嗅觉地标的学习建立嗅觉-空间记忆从而提高完成迷宫任务的绩效(Schwarz & Hamburger, 2024)。至于触觉, 拥有视觉障碍的群体通常在空间导航中较为依赖它, 他们能够在缺少视觉线索的情况下通过整合触觉信息与自我运动信息构建认知地图(Ottink et al., 2022)。显然, 听觉、嗅觉和触觉信息在空间导航期间也参与到了信息整合的过程中, 但现阶段大量有关方向感的研究都是围绕视觉信息与自我运动信息的整合展开, 因此未来研究有必要进一步拓展方向感研究中多模态信息整合的范围, 以构建更符合现实导航情境以及适用更广泛群体的导航行为的多模态信息整合模型。其一, 可以通过在导航环境中制造多感官信息的一致或冲突, 探讨个体如何为各感官信息分配权重, 从而揭示个体如何整合不同感官信息以获取方向感, 进一步完善方向感的多模态信息整合模型; 其二, 视觉信号能够激活 HD 细胞、网格细胞、位置细胞等编码特定空间信息的神经元, 但听觉、嗅觉、触觉信号如何影响这些神经元的信息编码过程还未可知, 因此可以通过探讨上丘-颞上回、嗅觉-嗅皮层、体感皮层与方向感的多模态信息整合神经网络的激活存在何种关联, 来推测是否存在新的神经信号传导通路, 从而完善现有神经网络模型; 其三, 可以重点研究在视觉受限(如黑暗、浓雾)或感官缺失(如视觉障碍)条件下, 听觉、嗅觉和触觉信息如何与自我运动信息整合以实现视觉空间表征的补偿作用, 为构建空间音频、开发体感设备或设置嗅觉线索来帮助视障患者增强方向感提供科学依据。

第三, 构建方向感有关的多模态信息整合神经计算模型(neural computational models)。神经计算模型是一种模拟生物神经系统的信息处理方式, 能够通过模拟神经元之间的信号传递, 帮助我们理解大脑如何编码、存储和处理信息, 从而实现视觉搜索、空间导航等认知功能。近年来在空间记忆与视觉整合、以自我为中心的视图构建等有关空间导航的议题中研究者们已经构建了多个神

经计算模型(Martins et al., 2024; Burkhardt et al., 2023; Madl et al., 2015), 但在方向感有关的多模态信息整合议题中缺少相应的神经计算模型。正如上述提到的方向感的多模态信息整合神经网络模型, 其结构十分复杂, 因此想要直接构建完整的神经计算模型较为困难。但是, 我们可以参照 Burkhardt 等(2023)的方法, 通过构建客体识别的注意力模型、眼动相关的空间感知模型以及空间记忆-想象力模型等基础模型, 最终以多个基础模型为部件搭建一个空间记忆与视觉整合的神经计算模型(Beuth, 2019; Bergelt & Hamker, 2019; Bicanski & Burgess, 2020)。因此, 根据现有的神经网络模型, 可以先构建自我运动信号整合的神经计算模型, 其次构建 HD 信号产生的环形吸引子神经计算模型, 而后构建 HD 信号在不同脑区与视觉信号整合的神经计算模型, 最终结合多个模型构建完整的多模态信息整合神经计算模型。如果在自动驾驶、无人机导航、航空定位等领域植入方向感的多模态信息整合神经计算模型, 将大幅提升系统在复杂环境中的空间感知和定位精度; 在虚拟现实设备中植入该模型还能优化设备第一视角的空间定向算法, 从而减轻用户方向迷失和前庭不适的症状。此外, 还可以从不同角度出发构建方向感有关的神经计算模型, 如果从分析 HD 细胞、网格细胞、位置细胞等神经元处理不同模态信息的过程出发构建计算模型, 能够解析不同模态信息如何共同作用于空间定向与导航, 既能加深我们对方向感的神经生物学理解, 也能验证与空间视角转换、路径整合等相关的认知理论; 如果从不同脑区整合不同神经信号的角度出发构建计算模型, 可以帮助分析哪一脑区对神经信号存在整合误差从而导致方向感偏差, 在此基础上预测与方向感有关的认知障碍(如阿尔兹海默症、前庭功能障碍、空间定向障碍等), 为相关疾病的早期筛查和干预提供理论依据。

第四, 探讨个体对方向感的空间言语表述机制, 尤其是涉及多模态信息整合的表述机制。现有研究主要集中在评估方向感如何影响个体自身的导航行为。然而, 在大尺度的空间合作任务中, 良好的方向感不仅能够帮助个体快速获取准确的方向和位置信息, 也可能让个体更准确地使用空间语言表达这些信息, 而具有良好结构的空间语言能够帮助合作者快速获得方向感, 从而整体提

高任务合作效率,这一过程涉及空间语言交互。空间语言交互是指在空间合作任务中个体使用方位语言向他人传达客体的空间位置信息,他人接收和理解表述语言后识别客体位置的交流过程(Tosi et al., 2020; 肖承丽 等, 2021; 简尽涵 等, 2025)。目前,个体如何将方向感以及相应的心理表征,特别是在协作导航任务中对路径整合的心理表征,以空间语言的形式传递给合作者,这其中的空间言语表述机制尚不明确,方向感水平的高低对表述机制的影响也未可知,但从理论和应用角度出发探讨这一机制都十分必要。一方面,语言能够将心理过程外显化,未来研究可以通过对个体在不同导航阶段、不同多模态信息组合(冲突或一致)或不同导航动机条件下的空间语言进行解码和再编码,评估这些条件下个体使用转弯、直行等涉及路径整合或钟楼、电视塔等涉及地标的空间言语模式,有利于将个体在建立、维持和更新方向感期间对多模态信息整合的方式、特征以及信息耦合方向外显化,从而验证方向感的多模态信息整合认知模型;另一方面,未来研究可以从信息接收的角度探索哪种模式的空间语言最容易被理解,能够最有效地帮助合作者获取准确的方向感,这对优化人机协作导航软件中人工智能“以人为中心”的信息传递策略和内容模式(如导航指令的言语模式;张艳霞,李晶,2025),从而辅助用户快速定位自身位置并规划路线,具有重要意义。

参考文献

- 郝鑫,袁忠萍,林淑婷,沈婷.(2022).边界促进空间导航的认知神经机制. *心理科学进展*, 30(7), 1496–1510.
- 黄雷,张军恒,姬鸣.(2025).视觉线索受限环境导航中认知地图的动态加工机制. *心理科学进展*, 33(4), 673–690.
- 简尽涵,张军恒,晏碧华,姬鸣.(2025).空间语言交互在不同视角下的多线索影响机制. *心理学报*, 57(6), 1013–1040.
- 肖承丽,隋雨棠,肖苏衡,周仁来.(2021).空间交互研究新视角:多重社会因素的影响. *心理科学进展*, 29(5), 796–805.
- 许琴,罗宇,刘嘉.(2010).方向感的加工机制及影响因素. *心理科学进展*, 18(8), 1208–1221.
- 张艳霞,李晶.(2025).逐向导航辅助对大尺度环境下空间记忆的影响及改进方法. *心理科学进展*, 33(1), 77–91.
- Ajabi, Z., Keinath, A. T., Wei, X. X., & Brandon, M. P. (2023). Population dynamics of head-direction neurons during drift and reorientation. *Nature*, 615(7954), 892–899.
- Alexander, E., Cai, L. T., Fuchs, S., Hladnik, T. C., Zhang, Y., Subramanian, V., ... Cooper, E. A. (2022). Optic flow in the natural habitats of zebrafish supports spatial biases in visual self-motion estimation. *Current Biology*, 32(23), 5008–5021.
- Alexander, A. S., Carstensen, L. C., Hinman, J. R., Raudies, F., Chapman, G. W., & Hasselmo, M. E. (2020). Egocentric boundary vector tuning of the retrosplenial cortex. *Science Advances*, 6(8), eaaz2322.
- Alexander, A. S., Place, R., Starrett, M. J., Chrastil, E. R., & Nitz, D. A. (2023). Rethinking retrosplenial cortex: Perspectives and predictions. *Neuron*, 111(2), 150–175.
- Alexander, A. S., Rangel, L. M., Tingley, D., & Nitz, D. A. (2018). Neurophysiological signatures of temporal coordination between retrosplenial cortex and the hippocampal formation. *Behavioral Neuroscience*, 132(5), 453–468.
- Anastasiou, C., Baumann, O., & Yamamoto, N. (2023). Does path integration contribute to human navigation in large-scale space?. *Psychonomic Bulletin & Review*, 30(3), 822–842.
- Angelaki, D. E., & Cullen, K. E. (2008). Vestibular system: The many facets of a multimodal sense. *Annual Review of Neuroscience*, 31(1), 125–150.
- Auger, S. D., Zeidman, P., & Maguire, E. A. (2017). Efficacy of navigation may be influenced by retrosplenial cortex-mediated learning of landmark stability. *Neuropsychologia*, 104, 102–112.
- Balasubramaniam, L., Doostmohammadi, A., Saw, T. B., Narayana, G. H. N. S., Mueller, R., Dang, T., ... Ladoux, B. (2021). Investigating the nature of active forces in tissues reveals how contractile cells can form extensible monolayers. *Nature Materials*, 20(8), 1156–1166.
- Bassett, J. P., & Taube, J. S. (2001). Neural correlates for angular head velocity in the rat dorsal tegmental nucleus. *Journal of Neuroscience*, 21(15), 5740–5751.
- Bassett, J. P., Tullman, M. L., & Taube, J. S. (2007). Lesions of the tegmentomammillary circuit in the head direction system disrupt the head direction signal in the anterior thalamus. *Journal of Neuroscience*, 27(28), 7564–7577.
- Beuth, F. (2019). *Visual attention in primates and for machines: Neuronal mechanisms* [Unpublished doctoral dissertation]. Technische Universität Chemnitz.
- Bécu, M., Sheynikhovich, D., Ramanoël, S., Tatur, G., Ozier-Lafontaine, A., Authié, C. N., ... Arleo, A. (2023). Landmark-based spatial navigation across the human lifespan. *ELife*, 12, e81318.
- Bergelt, J., & Hamker, F. H. (2019). Spatial updating of attention across eye movements: A neuro-computational approach. *Journal of Vision*, 19(7), 1–23.
- Berthoz, A., Israël, I., Georges-François, P., Grasso, R., & Tsuzuku, T. (1995). Spatial memory of body linear displacement: What is being stored?. *Science*, 269(5220),

- 95–98.
- Bicanski, A., & Burgess, N. (2020). Neuronal vector coding in spatial cognition. *Nature Reviews Neuroscience*, *21*(9), 453–470.
- Biju, K., Wei, E. X., Rebello, E., Matthews, J., He, Q., McNamara, T. P., & Agrawal, Y. (2021). Performance in real world- and virtual reality-based spatial navigation tasks in patients with vestibular dysfunction. *Otology & Neurotology*, *42*(10), e1524–e1531
- Bjerknes, T. L., Langston, R. F., Kruge, I. U., Moser, E. I., & Moser, M. B. (2015). Coherence among head direction cells before eye opening in rat pups. *Current Biology*, *25*(1), 103–108.
- Bohne, P., Schwarz, M. K., Herlitze, S., & Mark, M. D. (2019). A new projection from the deep cerebellar nuclei to the hippocampus via the ventrolateral and laterodorsal thalamus in mice. *Frontiers in Neural Circuits*, *13*, 51.
- Bestelmann, M., Ruggeri, P., Rita Circelli, A., Costanzo, F., Menghini, D., Vicari, S., ... Banta Lavenex, P. (2020). Path integration and cognitive mapping capacities in Down and Williams syndromes. *Frontiers in Psychology*, *11*, 571394.
- Bottini, R., & Doeller, C. F. (2020). Knowledge across reference frames: Cognitive maps and image spaces. *Trends in Cognitive Sciences*, *24*(8), 606–619.
- Bouvier, G., Senzai, Y., & Scanziani, M. (2020). Head movements control the activity of primary visual cortex in a luminance-dependent manner. *Neuron*, *108*(3), 500–511.
- Brandt, T., Schautzer, F., Hamilton, D. A., Brüning, R., Markowitsch, H. J., Kalla, R., ... Strupp, M. (2005). Vestibular loss causes hippocampal atrophy and impaired spatial memory in humans. *Brain*, *128*(11), 2732–2741.
- Brooks, J. X., & Cullen, K. E. (2014). Early vestibular processing does not discriminate active from passive self-motion if there is a discrepancy between predicted and actual proprioceptive feedback. *Journal of Neurophysiology*, *111*(12), 2465–2478.
- Buckley, M. G., Austen, J. M., Myles, L. A., Smith, S., Ihssen, N., Lew, A. R., & McGregor, A. (2021). The effects of spatial stability and cue type on spatial learning: Implications for theories of parallel memory systems. *Cognition*, *214*, 104802.
- Burgess, N. (2008a). Spatial cognition and the brain. *Annals of the New York Academy of Sciences*, *1124*(1), 77–97.
- Burgess, N. (2008b). Grid cells and theta as oscillatory interference: Theory and predictions. *Hippocampus*, *18*(12), 1157–1174.
- Burkhardt, M., Bergelt, J., Gönner, L., Dinkelbach, H. Ü., Beuth, F., Schwarz, A., ... Hamker, F. H. (2023). A large-scale neurocomputational model of spatial cognition integrating memory with vision. *Neural Networks*, *167*, 473–488.
- Butler, W. N., Smith, K. S., van der Meer, M. A., & Taube, J. S. (2017). The head-direction signal plays a functional role as a neural compass during navigation. *Current Biology*, *27*(9), 1259–1267.
- Calton, J. L., Stackman, R. W., Goodridge, J. P., Archey, W. B., Dudchenko, P. A., & Taube, J. S. (2003). Hippocampal place cell instability after lesions of the head direction cell network. *Journal of Neuroscience*, *23*(30), 9719–9731.
- Chen, A., DeAngelis, G. C., & Angelaki, D. E. (2011). Representation of vestibular and visual cues to self-motion in ventral intraparietal cortex. *Journal of Neuroscience*, *31*(33), 12036–12052.
- Chen, X., McNamara, T. P., Kelly, J. W., & Wolbers, T. (2017). Cue combination in human spatial navigation. *Cognitive Psychology*, *95*, 105–144.
- Chen, X., Vieweg, P., & Wolbers, T. (2019). Computing distance information from landmarks and self-motion cues-Differential contributions of anterior-lateral vs. posterior-medial entorhinal cortex in humans. *NeuroImage*, *202*, 116074.
- Chen, X., Wei, Z., & Wolbers, T. (2022). Coexistence of Cue-specific and Cue-independent Spatial Representations for Landmarks and Self-motion Cues in Human Retrosplenial Cortex. *BioRxiv*, 2022–05.
- Chen, Y., & Mou, W. (2024). Path integration, rather than being suppressed, is used to update spatial views in familiar environments with constantly available landmarks. *Cognition*, *242*, 105662.
- Chen, Y., & Mou, W. (2025). Disrupted orientation after path integration by absence of anticipated prevalent spatial views. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*. *51*(9), 1412–1429.
- Cheng, K., & Newcombe, N. S. (2005). Is there a geometric module for spatial orientation? Squaring theory and evidence. *Psychonomic Bulletin & Review*, *12*(1), 1–23.
- Cheng, K., Shettleworth, S. J., Huttenlocher, J., & Rieser, J. J. (2007). Bayesian integration of spatial information. *Psychological Bulletin*, *133*(4), 625–637.
- Chiandetti, C., & Vallortigara, G. (2008). Spatial reorientation in large and small enclosures: Comparative and developmental perspectives. *Cognitive Processing*, *9*(4), 229–238.
- Clark, B. J., LaChance, P. A., Winter, S. S., Mehlman, M. L., Butler, W., LaCour, A., & Taube, J. S. (2024). Comparison of head direction cell firing characteristics across thalamoparahippocampal circuitry. *Hippocampus*, *34*(4), 168–196.
- Clark, B. J., & Taube, J. S. (2012). Vestibular and attractor network basis of the head direction cell signal in subcortical circuits. *Frontiers in Neural Circuits*, *6*, 7.
- Crapse, T. B., & Sommer, M. A. (2008). Corollary discharge circuits in the primate brain. *Current Opinion in Neurobiology*, *18*(6), 552–557.
- Cullen, K. E. (2011). The neural encoding of self-motion. *Current Opinion in Neurobiology*, *21*(4), 587–595.
- Cullen, K. E. (2012). The vestibular system: Multimodal integration and encoding of self-motion for motor control.

- Trends in Neurosciences*, 35(3), 185–196.
- Cullen, K. E., & Brooks, J. X. (2015). Neural correlates of sensory prediction errors in monkeys: Evidence for internal models of voluntary self-motion in the cerebellum. *The Cerebellum*, 14(1), 31–34.
- Cullen, K. E., & Taube, J. S. (2017). Our sense of direction: Progress, controversies and challenges. *Nature Neuroscience*, 20(11), 1465–1473.
- Dalton, M. A., McCormick, C., & Maguire, E. A. (2019). Differences in functional connectivity along the anterior-posterior axis of human hippocampal subfields. *NeuroImage*, 192, 38–51.
- Doeller, C. F., & Burgess, N. (2008). Distinct error-correcting and incidental learning of location relative to landmarks and boundaries. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105(15), 5909–5914.
- Dokka, K., DeAngelis, G. C., & Angelaki, D. E. (2015). Multisensory integration of visual and vestibular signals improves heading discrimination in the presence of a moving object. *Journal of Neuroscience*, 35(40), 13599–13607.
- Dokka, K., MacNeilage, P. R., DeAngelis, G. C., & Angelaki, D. E. (2015). Multisensory self-motion compensation during object trajectory judgments. *Cerebral Cortex*, 25(3), 619–630.
- Du, Y., Mou, W., & Zhang, L. (2020). Unidirectional influence of vision on locomotion in multimodal spatial representations acquired from navigation. *Psychological Research*, 84(5), 1284–1303.
- Easton, R. D., & Sholl, M. J. (1995). Object-array structure, frames of reference, and retrieval of spatial knowledge. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, 21(2), 483–500.
- Ekstrom, A. D., Kahana, M. J., Caplan, J. B., Fields, T. A., Isham, E. A., Newman, E. L., & Fried, I. (2003). Cellular networks underlying human spatial navigation. *Nature*, 425(6954), 184–188.
- El Mahmoudi, N., Laurent, C., Péricat, D., Watabe, I., Lapotre, A., Jacob, P. Y., ... Sargolini, F. (2023). Long-lasting spatial memory deficits and impaired hippocampal plasticity following unilateral vestibular loss. *Progress in Neurobiology*, 223, 102403.
- Elyoseph, Z., Geisinger, D., Zaltzman, R., Hartman, T. G., Gordon, C. R., & Mintz, M. (2023). The overarching effects of vestibular deficit: Imbalance, anxiety, and spatial disorientation. *Journal of the Neurological Sciences*, 451, 120723.
- Etienne, A. S., & Jeffery, K. J. (2004). Path integration in mammals. *Hippocampus*, 14(2), 180–192.
- Etienne, A. S., Maurer, R., Boulens, V., Levy, A., & Rowe, T. (2004). Resetting the path integrator: A basic condition for route-based navigation. *Journal of Experimental Biology*, 207(9), 1491–1508.
- Fetsch, C. R., Pouget, A., DeAngelis, G. C., & Angelaki, D. E. (2012). Neural correlates of reliability-based cue weighting during multisensory integration. *Nature Neuroscience*, 15(1), 146–154.
- Flossmann, T., & Rochefort, N. L. (2021). Spatial navigation signals in rodent visual cortex. *Current Opinion in Neurobiology*, 67, 163–173.
- Friedman, A., Ludvig, E. A., Legge, E. L. G., & Vuong, Q., C. (2013). Bayesian combination of two-dimensional location estimates. *Behavior Research*, 45(1), 98–107.
- Frost, B. E., Martin, S. K., Cafalchio, M., Islam, M. N., Aggleton, J. P., & O'Mara, S. M. (2021). Anterior thalamic inputs are required for subiculum spatial coding, with associated consequences for hippocampal spatial memory. *Journal of Neuroscience*, 41(30), 6511–6525.
- Fyhn, M., Molden, S., Witter, M. P., Moser, E. I., & Moser, M. B. (2004). Spatial representation in the entorhinal cortex. *Science*, 305(5688), 1258–1264.
- Gallistel, C. R. (1990). *The organization of learning*. The MIT Press.
- Gallistel, C. R., & Matzel, L. D. (2013). The neuroscience of learning: Beyond the Hebbian synapse. *Annual Review of Psychology*, 64(1), 169–200.
- Galloni, A. R., Ye, Z., & Rancz, E. (2022). Dendritic domain-specific sampling of long-range axons shapes feedforward and feedback connectivity of L5 neurons. *Journal of Neuroscience*, 42(16), 3394–3405.
- Gammeri, R., Léonard, J., Toupet, M., Hautefort, C., Van Nechel, C., Besnard, S., ... Lopez, C. (2022). Navigation strategies in patients with vestibular loss tested in a virtual reality T-maze. *Journal of Neurology*, 269(8), 4333–4348.
- Gardner, R. J., Hermansen, E., Pachitariu, M., Burak, Y., Baas, N. A., Dunn, B. A., ... Moser, E. I. (2022). Toroidal topology of population activity in grid cells. *Nature*, 602(7895), 123–128.
- Georges-François, P., Rolls, E. T., & Robertson, R. G. (1999). Spatial view cells in the primate hippocampus: Allocentric view not head direction or eye position or place. *Cerebral Cortex*, 9(3), 197–212.
- Gerb, J., Brandt, T., & Dieterich, M. (2022). Different strategies in pointing tasks and their impact on clinical bedside tests of spatial orientation. *Journal of Neurology*, 269(11), 5738–5745.
- Gerb, J., Brandt, T., & Dieterich, M. (2023). Different approaches to test orientation of self in space: Comparison of a 2D pen-and-paper test and a 3D real-world pointing task. *Journal of Neurology*, 270(2), 642–650.
- Gerlei, K., Passlack, J., Hawes, I., Vandrey, B., Stevens, H., Papastathopoulos, I., & Nolan, M. F. (2020). Grid cells are modulated by local head direction. *Nature Communications*, 11(1), 4228.
- Giocomo, L. M., Stensola, T., Bonnevie, T., Van Cauter, T.,

- Moser, M. B., & Moser, E. I. (2014). Topography of head direction cells in medial entorhinal cortex. *Current Biology*, 24(3), 252–262.
- Griffiths, B. J., Schreiner, T., Schaefer, J. K., Vollmar, C., Kaufmann, E., Quach, S., ... Staudigl, T. (2024). Electrophysiological signatures of veridical head direction in humans. *Nature Human Behaviour*, 8(7), 1334–1350.
- Gu, Y., Angelaki, D. E., & DeAngelis, G. C. (2008). Neural correlates of multisensory cue integration in macaque MSTd. *Nature Neuroscience*, 11(10), 1201–1210.
- Guitchoyants, G., Masis, J., Wolff, S. B., & Cox, D. (2020). Encoding of 3D head orienting movements in the primary visual cortex. *Neuron*, 108(3), 512–525.
- Hafting, T., Fyhn, M., Bonnevie, T., Moser, M. B., & Moser, E. I. (2008). Hippocampus-independent phase precession in entorhinal grid cells. *Nature*, 453(7199), 1248–1252.
- Hafting, T., Fyhn, M., Molden, S., Moser, M. B., & Moser, E. I. (2005). Microstructure of a spatial map in the entorhinal cortex. *Nature*, 436(7052), 801–806.
- Hamburger, K. (2020). Visual landmarks are exaggerated: A theoretical and empirical view on the meaning of landmarks in human wayfinding. *KI-Künstliche Intelligenz*, 34(4), 557–562.
- Hampton, R. R., Hampstead, B. M., & Murray, E. A. (2004). Selective hippocampal damage in rhesus monkeys impairs spatial memory in an open-field test. *Hippocampus*, 14(7), 808–818.
- Han, X., & Becker, S. (2014). One spatial map or many? Spatial coding of connected environments. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, 40(2), 511–531.
- Hardcastle, K., Ganguli, S., & Giocomo, L. M. (2015). Environmental boundaries as an error correction mechanism for grid cells. *Neuron*, 86(3), 827–839.
- Harland, B., Grieves, R. M., Bett, D., Stentiford, R., Wood, E. R., & Dudchenko, P. A. (2017). Lesions of the head direction cell system increase hippocampal place field repetition. *Current Biology*, 27(17), 2706–2712.
- Harootyan, S. K., Ekstrom, A. D., & Wilson, R. C. (2022). Combination and competition between path integration and landmark navigation in the estimation of heading direction. *PLoS Computational Biology*, 18(2), e1009222.
- Harris, L. R., Jenkin, M., & Zikovitz, D. C. (2000). Visual and non-visual cues in the perception of linear self motion. *Experimental Brain Research*, 135(1), 12–21.
- Hartley, T., & Burgess, N. (2005). Complementary memory systems: Competition, cooperation and compensation. *Trends in Neurosciences*, 28(4), 169–170.
- Hashimoto, R., & Nakano, I. (2014). The card placing test: A new test for evaluating the function of the retrosplenial and posterior cingulate cortices. *European Neurology*, 72(1–2), 38–44.
- He, Q., & McNamara, T. P. (2018). Spatial updating strategy affects the reference frame in path integration. *Psychological Bulletin & Review*, 25(3), 1073–1079.
- Hirono, N., Mori, E., Ishii, K., Ikejiri, Y., Imamura, T., Shimomura, T., ... Sasaki, M. (1998). Hypofunction in the posterior cingulate gyrus correlates with disorientation for time and place in Alzheimer's disease. *Journal of Neurology, Neurosurgery & Psychiatry*, 64(4), 552–554.
- Hsieh, L. T., & Ranganath, C. (2015). Cortical and subcortical contributions to sequence retrieval: Schematic coding of temporal context in the neocortical recollection network. *Neuroimage*, 121, 78–90.
- Huang, Y., Zhang, X., Tang, J., Xia, Y., Yang, X., Zhang, Y., ... Liu, Y. (2023). Vestibular cognition assessment system: Tablet-based computerized visuospatial abilities test battery. *Frontiers in Psychology*, 14, 1095777.
- Huffman, D. J., & Ekstrom, A. D. (2021). An important step toward understanding the role of body-based cues on human spatial memory for large-scale environments. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 33(2), 167–179.
- Iggenga, D., Jeung, S., Maier, P. M., Ploner, C. J., Gramann, K., & Finke, C. (2023). Multisensory input modulates memory-guided spatial navigation in humans. *Communications Biology*, 6(1), 1167.
- Jabbari, Y., Kenney, D. M., von Mohrenschildt, M., & Shedden, J. M. (2021). Vestibular cues improve landmark-based route navigation: A simulated driving study. *Memory & Cognition*, 49(8), 1633–1644.
- Jacob, P. Y., Casali, G., Spieser, L., Page, H., Overington, D., & Jeffery, K. (2017). An independent, landmark-dominated head-direction signal in dysgranular retrosplenial cortex. *Nature Neuroscience*, 20(2), 173–175.
- Jacobs, J., Weidemann, C. T., Miller, J. F., Solway, A., Burke, J. F., Wei, X. X., ... Kahana, M. J. (2013). Direct recordings of grid-like neuronal activity in human spatial navigation. *Nature Neuroscience*, 16(9), 1188–1190.
- Jacobs, L. F., & Schenk, F. (2003). Unpacking the cognitive map: The parallel map theory of hippocampal function. *Psychological Review*, 110(2), 285–315.
- Jacobs, R. A. (1999). Optimal integration of texture and motion cues to depth. *Vision Research*, 39(21), 3621–3629.
- Janzen, G., & van Turennout, M. (2004). Selective neural representation of objects relevant for navigation. *Nature Neuroscience*, 7(6), 673–677.
- Jeffery, K. J. (2024). The mosaic structure of the mammalian cognitive map. *Learning & Behavior*, 52(1), 19–34.
- Jeffery, K. J., & Burgess, N. (2006). A metric for the cognitive map: Found at last?. *Trends in Cognitive Sciences*, 10(1), 1–3.
- Kaboodvand, N., Bäckman, L., Nyberg, L., & Salami, A. (2018). The retrosplenial cortex: A memory gateway between the cortical default mode network and the medial temporal lobe. *Human Brain Mapping*, 39(5), 2020–2034.

- Kalia, A. A., Schrater, P. R., & Legge, G. E. (2013). Combining path integration and remembered landmarks when navigating without vision. *PLoS ONE*, *8*(9), e72170.
- Karim, A. M., Rumalla, K., King, L. A., & Hullar, T. E. (2018). The effect of spatial auditory landmarks on ambulation. *Gait & Posture*, *60*, 171–174.
- Kay, K., Chung, J. E., Sosa, M., Schor, J. S., Karlsson, M. P., Larkin, M. C., ... Frank, L. M. (2020). Constant sub-second cycling between representations of possible futures in the hippocampus. *Cell*, *180*(3), 552–567.
- Keller, A. M., Taylor, H. A., & Brunyé, T. T. (2020). Uncertainty promotes information-seeking actions, but what information?. *Cognitive Research: Principles and Implications*, *5*(1), 42.
- Keller, G. B., & Mrsic-Flogel, T. D. (2018). Predictive processing: A canonical cortical computation. *Neuron*, *100*(2), 424–435.
- Keller, G. B., Bonhoeffer, T., & Hübener, M. (2012). Sensorimotor mismatch signals in primary visual cortex of the behaving mouse. *Neuron*, *74*(5), 809–815.
- Kelly, J. W., Avraamides, M. N., & Loomis, J. M. (2007). Sensorimotor alignment effects in the learning environment and in novel environments. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, *33*(6), 1092–1107.
- Kelly, J. W., & McNamara, T. P. (2010). Reference frames during the acquisition and development of spatial memories. *Cognition*, *116*(3), 409–420.
- Keshavarzi, S., Bracey, E. F., Faville, R. A., Campagner, D., Tyson, A. L., Lenzi, S. C., ... Margrie, T. W. (2021). The retrosplenial cortex combines internal and external cues to encode head velocity during navigation. *BioRxiv*, 2021–01.
- Keshavarzi, S., Bracey, E. F., Faville, R. A., Campagner, D., Tyson, A. L., Lenzi, S. C., ... Margrie, T. W. (2022). Multisensory coding of angular head velocity in the retrosplenial cortex. *Neuron*, *110*(3), 532–543.
- Keshavarzi, S., Velez-Fort, M., & Margrie, T. W. (2023). Cortical integration of vestibular and visual cues for navigation, visual processing, and perception. *Annual Review of Neuroscience*, *46*(1), 301–320.
- Kessler, F., Frankenstein, J., & Rothkopf, C. A. (2024). Human navigation strategies and their errors result from dynamic interactions of spatial uncertainties. *Nature Communications*, *15*(1), 5677.
- Khona, M., & Fiete, I. R. (2022). Attractor and integrator networks in the brain. *Nature Reviews Neuroscience*, *23*(12), 744–766.
- Knill, D. C., & Pouget, A. (2004). The Bayesian brain: The role of uncertainty in neural coding and computation. *Trends in Neuroscience*, *27*(12), 712–719.
- Kozlowski, L. T., & Bryant, K. J. (1977). Sense of direction, spatial orientation, and cognitive maps. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, *3*(4), 590–598.
- Lavenex, P. B., & Lavenex, P. (2009). Spatial memory and the monkey hippocampus: Not all space is created equal. *Hippocampus*, *19*(1), 8–19.
- Lee, S. A. (2017). The boundary-based view of spatial cognition: A synthesis. *Current Opinion in Behavioral Sciences*, *16*, 58–65.
- Lei, X., & Mou, W. (2021). Updating self-location by self-motion and visual cues in familiar multiscale spaces. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, *47*(9), 1439–1452.
- Lei, X., Mou, W., & Zhang, L. (2020). Developing global spatial representations through across-boundary navigation. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, *46*(1), 1–23.
- Leinweber, M., Ward, D. R., Sobczak, J. M., Attinger, A., & Keller, G. B. (2017). A sensorimotor circuit in mouse cortex for visual flow predictions. *Neuron*, *95*(6), 1420–1432.
- Lever, C., Burton, S., Jeewajee, A., O'Keefe, J., & Burgess, N. (2009). Boundary vector cells in the subiculum of the hippocampal formation. *Journal of Neuroscience*, *29*(31), 9771–9777.
- Lew, A. R. (2011). Looking beyond the boundaries: Time to put landmarks back on the cognitive map?. *Psychological Bulletin*, *137*(3), 484–507.
- Lomi, E., Mathiasen, M. L., Cheng, H. Y., Zhang, N., Aggleton, J. P., Mitchell, A. S., & Jeffery, K. J. (2021). Evidence for two distinct thalamocortical circuits in retrosplenial cortex. *Neurobiology of Learning and Memory*, *185*, 107525.
- Long, X., Wang, X., Deng, B., Shen, R., Lv, S. Q., & Zhang, S. J. (2024). Intrinsic bipolar head-direction cells in the medial entorhinal cortex. *Advanced Science*, *11*(40), 2401216.
- Long, X., & Zhang, S. J. (2021). A novel somatosensory spatial navigation system outside the hippocampal formation. *Cell Research*, *31*(6), 649–663.
- Loomis, J. M., Klatzky, R. L., & Giudice, N. A. (2013). Representing 3-D space in working memory: Spatial images from vision, hearing, touch, and language. In S. Lacey & R. Lawson (Eds.), *Multisensory imagery: Theory and applications* (pp. 131–155). New York, NY: Springer.
- Lu, R., Yu, C., Li, Z., Mou, W., & Li, Z. (2020). Set size effects in spatial updating are independent of the online/offline updating strategy. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, *46*(9), 901–911.
- Ma, W. J. (2019). Bayesian decision models: A primer. *Neuron*, *104*(1), 164–175.
- Madl, T., Chen, K., Montaldi, D., & Trapp, R. (2015). Computational cognitive models of spatial memory in navigation space: A review. *Neural Networks*, *65*, 18–43.
- Marchette, S. A., Vass, L. K., Ryan, J., & Epstein, R. A.

- (2014). Anchoring the neural compass: Coding of local spatial reference frames in human medial parietal lobe. *Nature Neuroscience*, *17*(11), 1598–1606.
- Marlinski, V., & McCrea, R. A. (2009). Self-motion signals in vestibular nuclei neurons projecting to the thalamus in the alert squirrel monkey. *Journal of Neurophysiology*, *101*(4), 1730–1741.
- Martins, D. M., Manda, J. M., Goard, M. J., & Parker, P. R. (2024). Building egocentric models of local space from retinal input. *Current Biology*, *34*(23), R1185–R1202.
- McNamara, T. P., & Chen, X. (2022). Bayesian decision theory and navigation. *Psychonomic Bulletin & Review*, *29*(3), 721–752.
- Medendorp, W. P., Goltz, H. C., Vilis, T., & Crawford, J. D. (2003). Gaze-centered updating of visual space in human parietal cortex. *Journal of Neuroscience*, *23*(15), 6209–6214.
- Medrea, I., & Cullen, K. E. (2013). Multisensory integration in early vestibular processing in mice: The encoding of passive vs. active motion. *Journal of Neurophysiology*, *110*(12), 2704–2717.
- Mehta, M. R., Barnes, C. A., & McNaughton, B. L. (1997). Experience-dependent, asymmetric expansion of hippocampal place fields. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *94*(16), 8918–8921.
- Mesulam, M. M., Nobre, A. C., Kim, Y. H., Parrish, T. B., & Gitelman, D. R. (2001). Heterogeneity of cingulate contributions to spatial attention. *Neuroimage*, *13*(6), 1065–1072.
- Meyer, A. F., Poort, J., O’Keefe, J., Sahani, M., & Linden, J. F. (2018). A head-mounted camera system integrates detailed behavioral monitoring with multichannel electrophysiology in freely moving mice. *Neuron*, *100*(1), 46–60.
- Miller, J. F., Neufang, M., Solway, A., Brandt, A., Trippel, M., Mader, I., ... Schulze-Bonhage, A. (2013). Neural activity in human hippocampal formation reveals the spatial context of retrieved memories. *Science*, *342*(6162), 1111–1114.
- Moon, H. J., Gauthier, B., Park, H. D., Faivre, N., & Blanke, O. (2022). Sense of self impacts spatial navigation and hexadirectional coding in human entorhinal cortex. *Communications Biology*, *5*(1), 406.
- Mou, W., McNamara, T. P., Valiquette, C. M., & Rump, B. (2004). Allocentric and egocentric updating of spatial memories. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, *30*(1), 142–157.
- Mou, W., & Spetch, M. L. (2013). Object location memory: Integration and competition between multiple context objects but not between observers’ body and context objects. *Cognition*, *126*(2), 181–197.
- Mou, W., & Zhang, L. (2014). Dissociating position and heading estimations: Rotated visual orientation cues perceived after walking reset headings but not positions. *Cognition*, *133*(3), 553–571.
- Munn, R. G., Mallory, C. S., Hardcastle, K., Chetkovich, D. M., & Giocomo, L. M. (2020). Entorhinal velocity signals reflect environmental geometry. *Nature Neuroscience*, *23*(2), 239–251.
- Nadasdy, Z., Nguyen, T. P., Török, Á., Shen, J. Y., Briggs, D. E., Modur, P. N., & Buchanan, R. J. (2017). Context-dependent spatially periodic activity in the human entorhinal cortex. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *114*(17), E3516–E3525.
- Nardini, M., Jones, P., Bedford, R., & Braddick, O. (2008). Development of cue integration in human navigation. *Current Biology*, *18*(9), 689–693.
- Newman, P. M., & McNamara, T. P. (2020). A comparison of methods of assessing cue combination during navigation. *Behavior Research Methods*, *53*(1), 390–398.
- Newman, P. M., Qi, Y., Mou, W., & McNamara, T. P. (2023). Statistically optimal cue integration during human spatial navigation. *Psychonomic Bulletin & Review*, *30*(5), 1621–1642.
- Nguyen, T. T., Nam, G. S., Kang, J. J., Han, G. C., Kim, J. S., Dieterich, M., & Oh, S. Y. (2021a). The differential effects of acute right-vs. left-sided vestibular deafferentation on spatial cognition in unilateral labyrinthectomized mice. *Frontiers in Neurology*, *12*, 789487.
- Nguyen, T. T., Nam, G. S., Kang, J. J., Han, G. C., Kim, J. S., Dieterich, M., & Oh, S. Y. (2021b). Galvanic vestibular stimulation improves spatial cognition after unilateral labyrinthectomy in mice. *Frontiers in Neurology*, *12*, 716795.
- Oh, S. Y., Nguyen, T. T., Kang, J. J., Kirsch, V., Boegle, R., Kim, J. S., & Dieterich, M. (2023). Visuospatial cognition in acute unilateral peripheral vestibulopathy. *Frontiers in Neurology*, *14*, 1230495.
- O’Keefe, J., & Dostrovsky, J. (1971). The hippocampus as a spatial map: Preliminary evidence from unit activity in the freely-moving rat. *Brain research*, *34*(1), 171–175.
- O’keefe, J., & Nadel, L. (1978). *The hippocampus as a cognitive map*. Oxford University Press.
- Ottink, L., van Raalte, B., Doeller, C. F., Van der Geest, T. M., & Van Wezel, R. J. A. (2022). Cognitive map formation through tactile map navigation in visually impaired and sighted persons. *Scientific Reports*, *12*(1), 11567.
- Parker, P. R., Abe, E. T., Leonard, E. S., Martins, D. M., & Niell, C. M. (2022). Joint coding of visual input and eye/head position in V1 of freely moving mice. *Neuron*, *110*(23), 3897–3906.
- Patai, E. Z., Javadi, A. H., Ozubko, J. D., O’Callaghan, A., Ji, S., Robin, J., ... Spiers, H. J. (2019). Hippocampal and retrosplenial goal distance coding after long-term consolidation of a real-world environment. *Cerebral Cortex*, *29*(6), 2748–2758.
- Payne, H. L., Lynch, G. F., & Aronov, D. (2021). Neural representations of space in the hippocampus of a food-

- caching bird. *Science*, 373(6552), 343–348.
- Peer, M., Brunec, I. K., Newcombe, N. S., & Epstein, R. A. (2021). Structuring knowledge with cognitive maps and cognitive graphs. *Trends in Cognitive Sciences*, 25(1), 37–54.
- Peyrache, A., Lacroix, M. M., Petersen, P. C., & Buzsáki, G. (2015). Internally organized mechanisms of the head direction sense. *Nature Neuroscience*, 18(4), 569–575.
- Peyrache, A., Schieferstein, N., & Buzsáki, G. (2017). Transformation of the head-direction signal into a spatial code. *Nature Communications*, 8(1), 1752.
- Powell, A. L., Vann, S. D., Olarte-Sánchez, C. M., Kinnavane, L., Davies, M., Amin, E., ... Nelson, A. J. (2017). The retrosplenial cortex and object recency memory in the rat. *European Journal of Neuroscience*, 45(11), 1451–1464.
- Presson, C. C., & Montello, D. R. (1988). Points of reference in spatial cognition: Stalking the elusive landmark. *British Journal of Developmental Psychology*, 6(4), 378–381.
- Proske, U., & Gandevia, S. C. (2012). The proprioceptive senses: Their roles in signaling body shape, body position and movement, and muscle force. *Physiological Reviews*, 92(4), 1651–1697.
- Qi, Y., & Mou, W. (2023). Sources of systematic errors in human path integration. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 49(2), 197–225.
- Qi, Y., & Mou, W. (2024). Relative cue precision and prior knowledge contribute to the preference of proximal and distal landmarks in human orientation. *Cognition*, 247, 105772.
- Qi, Y., Mou, W., & Lei, X. (2021). Cue combination in goal-oriented navigation. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 74(11), 1981–2001.
- Riecke, B. E., & McNamara, T. P. (2017). Where you are affects what you can easily imagine: Environmental geometry elicits sensorimotor interference in remote perspective taking. *Cognition*, 169, 1–14.
- Robinson, N. T., Descamps, L. A., Russell, L. E., Buchholz, M. O., Bicknell, B. A., Antonov, G. K., ... Häusser, M. (2020). Targeted activation of hippocampal place cells drives memory-guided spatial behavior. *Cell*, 183(6), 1586–1599.
- Rohde, M., van Dam, L. C. J., & Ernst, M. O. (2016). Statistically optimal multisensory cue integration: A practical tutorial. *Multisensory Research*, 29(4–5), 279–317.
- Rolls, E. T. (2022). The hippocampus, ventromedial prefrontal cortex, and episodic and semantic memory. *Progress in Neurobiology*, 217, 102334.
- Rolls, E. T., Treves, A., Robertson, R. G., Georges-François, P., & Panzeri, S. (1998). Information about spatial view in an ensemble of primate hippocampal cells. *Journal of Neurophysiology*, 79(4), 1797–1813.
- Rolls, E. T., & Xiang, J. Z. (2006). Spatial view cells in the primate hippocampus and memory recall. *Reviews in the Neurosciences*, 17(1–2), 175–200.
- Safaryan, K., & Mehta, M. R. (2021). Enhanced hippocampal theta rhythmicity and emergence of eta oscillation in virtual reality. *Nature Neuroscience*, 24(8), 1065–1070.
- Salinas, E., & Sejnowski, T. J. (2001). Book review: Gain modulation in the central nervous system: Where behavior, neurophysiology, and computation meet. *The Neuroscientist*, 7(5), 430–440.
- Sarel, A., Finkelstein, A., Las, L., & Ulanovsky, N. (2017). Vectorial representation of spatial goals in the hippocampus of bats. *Science*, 355(6321), 176–180.
- Sargolini, F., Fyhn, M., Hafting, T., McNaughton, B. L., Witter, M. P., Moser, M. B., & Moser, E. I. (2006). Conjunctive representation of position, direction, and velocity in entorhinal cortex. *Science*, 312(5774), 758–762.
- Savelli, F., Luck, J. D., & Knierim, J. J. (2017). Framing of grid cells within and beyond navigation boundaries. *Elife*, 6, e21354.
- Schöberl, F., Pradhan, C., Grosch, M., Brendel, M., Jostes, F., Obermaier, K., ... Zwergal, A. (2021). Bilateral vestibulopathy causes selective deficits in recombining novel routes in real space. *Scientific Reports*, 11(1), 2695.
- Schwarz, M., & Hamburger, K. (2024). Memory effects of visual and olfactory landmark information in human wayfinding. *Cognitive Processing*, 25(1), 37–51.
- Senova, S., Fomenko, A., Gondard, E., & Lozano, A. M. (2020). Anatomy and function of the fornix in the context of its potential as a therapeutic target. *Journal of Neurology, Neurosurgery & Psychiatry*, 91(5), 547–559.
- Sharp, P. E., Blair, H. T., & Cho, J. (2001). The anatomical and computational basis of the rat head-direction cell signal. *Trends in Neurosciences*, 24(5), 289–294.
- Sharp, P. E., Tinkelman, A., & Cho, J. (2001). Angular velocity and head direction signals recorded from the dorsal tegmental nucleus of gudden in the rat: Implications for path integration in the head direction cell circuit. *Behavioral Neuroscience*, 115(3), 571–588.
- Sharp, P. E., & Turner-Williams, S. (2005). Movement-related correlates of single-cell activity in the medial mammillary nucleus of the rat during a pellet-chasing task. *Journal of Neurophysiology*, 94(3), 1920–1927.
- Shayman, C. S., Peterka, R. J., Gallun, F. J., Oh, Y., Chang, N. Y. N., & Hullar, T. E. (2020). Frequency-dependent integration of auditory and vestibular cues for self-motion perception. *Journal of Neurophysiology*, 123(3), 936–944.
- Sherrill, K. R., Erdem, U. M., Ross, R. S., Brown, T. I., Hasselmo, M. E., & Stern, C. E. (2013). Hippocampus and retrosplenial cortex combine path integration signals for successful navigation. *Journal of Neuroscience*, 33(49), 19304–19313.
- Shettleworth, S. J., & Sutton, J. E. (2005). Multiple systems for spatial learning: Dead reckoning and beacon homing in rats. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 31(2), 125–141.

- Shine, J. P., Valdés-Herrera, J. P., Hegarty, M., & Wolbers, T. (2016). The human retrosplenial cortex and thalamus code head direction in a global reference frame. *The Journal of Neuroscience*, *36*(24), 6371–6381.
- Shine, J. P., & Wolbers, T. (2021). Global and local head direction coding in the human brain. *BioRxiv*, 2021–10.
- Sholl, M. J., Kenny, R. J., & DellaPorta, K. A. (2006). Allocentric-heading recall and its relation to self-reported sense-of-direction. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, *32*(3), 516–533.
- Shrager, Y., Kirwan, C. B., & Squire, L. R. (2008). Neural basis of the cognitive map: Path integration does not require hippocampus or entorhinal cortex. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *105*(33), 12034–12038.
- Siegenthaler, D., Denny, H., Skromne Carrasco, S., Mayer, J. L., Levenstein, D., Peyrache, A., ... Macé, É. (2024). Visual objects refine head direction coding. *Science*, *389*(6765), eadu9828.
- Sit, K. K., & Goard, M. J. (2023). Coregistration of heading to visual cues in retrosplenial cortex. *Nature Communications*, *14*(1), 1992.
- Sjolund, L. A., Kelly, J. W., & McNamara, T. P. (2018). Optimal combination of environmental cues and path integration during navigation. *Memory & Cognition*, *46*(1), 89–99.
- Solstad, T., Boccara, C. N., Kropff, E., Moser, M. B., & Moser, E. I. (2008). Representation of geometric borders in the entorhinal cortex. *Science*, *322*(5909), 1865–1868.
- Solstad, T., Moser, E. I., & Einevoll, G. T. (2006). From grid cells to place cells: A mathematical model. *Hippocampus*, *16*(12), 1026–1031.
- Sosa, M., & Giocomo, L. M. (2021). Navigating for reward. *Nature Reviews Neuroscience*, *22*(8), 472–487.
- Spalla, D., Treves, A., & Boccara, C. N. (2022). Angular and linear speed cells in the parahippocampal circuits. *Nature Communications*, *13*(1), 1907.
- Srinivasan, M. V., Zhang, S. W., & Bidwell, N. J. (1997). Visually mediated odometry in honeybees. *Journal of Experimental Biology*, *200*(19), 2513–2522.
- Street, J. S., & Jeffery, K. J. (2024). The dorsal thalamic lateral geniculate nucleus is required for visual control of head direction cell firing direction in rats. *The Journal of Physiology*, *602*(20), 5247–5267.
- Sulpizio, V., Committeri, G., Lambrey, S., Berthoz, A., & Galati, G. (2013). Selective role of lingual/parahippocampal gyrus and retrosplenial complex in spatial memory across viewpoint changes relative to the environmental reference frame. *Behavioural Brain Research*, *242*, 62–75.
- Taube, J. S. (1995). Head direction cells recorded in the anterior thalamic nuclei of freely moving rats. *Journal of Neuroscience*, *15*(1), 70–86.
- Taube, J. S. (2007). The head direction signal: Origins and sensory-motor integration. *Annual Review of Neuroscience*, *30*(1), 181–207.
- Taube, J. S., Muller, R. U., & Ranck, J. B. (1990a). Head-direction cells recorded from the postsubiculum in freely moving rats. I. Description and quantitative analysis. *Journal of Neuroscience*, *10*(2), 420–435.
- Taube, J. S., Muller, R. U., & Ranck, J. B. (1990b). Head-direction cells recorded from the postsubiculum in freely moving rats. II. Effects of environmental manipulations. *Journal of Neuroscience*, *10*(2), 436–447.
- Taube, J. S., & Yoder, R. M. (2020). The impact of vestibular signals on cells responsible for orientation and navigation. In B. Fritsch (Ed.), *The senses: A comprehensive reference* (2nd ed., pp. 496–511). Elsevier.
- Tcheang, L., Bühlhoff, H. H., & Burgess, N. (2011). Visual influence on path integration in darkness indicates a multimodal representation of large-scale space. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *108*(3), 1152–1157.
- Tomás, D. J., Alves, P. N., & Silva-Nunes, M. V. (2023). Spatial orientation: A relationship with inferential memory. *Brain and Cognition*, *170*, 106059.
- Tosi, A., Pickering, M. J., & Branigan, H. P. (2020). Speakers' use of agency and visual context in spatial descriptions. *Cognition*, *194*, 104070.
- Turner-Evans, D. B., Jensen, K. T., Ali, S., Paterson, T., Sheridan, A., Ray, R. P., ... Jayaraman, V. (2020). The neuroanatomical ultrastructure and function of a biological ring attractor. *Neuron*, *108*(1), 145–163.
- Valerio, S., & Taube, J. S. (2016). Head direction cell activity is absent in mice without the horizontal semicircular canals. *Journal of Neuroscience*, *36*(3), 741–754.
- van der Goes, M. S. H., Voigts, J., Newman, J. P., Toloza, E. H., Brown, N. J., Murugan, P., & Harnett, M. T. (2024). Coordinated head direction representations in mouse anterodorsal thalamic nucleus and retrosplenial cortex. *Elife*, *13*, e82952.
- van Wijngaarden, J. B., Babl, S. S., & Ito, H. T. (2020). Entorhinal-retrosplenial circuits for allocentric-egocentric transformation of boundary coding. *Elife*, *9*, e59816.
- Vann, S. D., & Aggleton, J. P. (2005). Selective dysgranular retrosplenial cortex lesions in rats disrupt allocentric performance of the radial-arm maze task. *Behavioral Neuroscience*, *119*(6), 1682–1686.
- Vélez-Fort, M., Bracey, E. F., Keshavarzi, S., Rousseau, C. V., Cossell, L., Lenzi, S. C., ... Margrie, T. W. (2018). A circuit for integration of head-and visual-motion signals in layer 6 of mouse primary visual cortex. *Neuron*, *98*(1), 179–191.
- Vélez-Fort, M., Cossell, L., Porta, L., Clopath, C., & Margrie, T. W. (2025). Motor and vestibular signals in the visual cortex permit the separation of self versus externally generated visual motion. *Cell*, *188*(8), 2175–2189.
- Vesuna, S., Kauvar, I. V., Richman, E., Gore, F., Oskotsky, T.,

- Sava-Segal, C., ... Deisseroth, K. (2020). Deep posteromedial cortical rhythm in dissociation. *Nature*, 586(7827), 87–94.
- Viejo, G., & Peyrache, A. (2020). Precise coupling of the thalamic head-direction system to hippocampal ripples. *Nature Communications*, 11(1), 2524.
- Wall, M. B., & Smith, A. T. (2008). The representation of egomotion in the human brain. *Current Biology*, 18(3), 191–194.
- Waller, D., & Hodgson, E. (2006). Transient and enduring spatial representations under disorientation and self-rotation. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, 32(4), 867–882.
- Waller, D., Loomis, J. M., & Haun, D. B. (2004). Body-based senses enhance knowledge of directions in large-scale environments. *Psychonomic Bulletin & Review*, 11(1), 157–163.
- Wallman, J., & Fuchs, A. F. (1998). Saccadic gain modification: Visual error drives motor adaptation. *Journal of Neurophysiology*, 80(5), 2405–2416.
- Wang, C., Chen, X., & Knierim, J. J. (2020). Egocentric and allocentric representations of space in the rodent brain. *Current Opinion in Neurobiology*, 60, 12–20.
- Wang, R. F. (2017). Spatial updating and common misinterpretations of spatial reference frames. *Spatial Cognition and Computation*, 17(3), 222–249.
- Warren Jr, W. H., & Hannon, D. J. (1988). Direction of self-motion is perceived from optical flow. *Nature*, 336(6195), 162–163.
- Whishaw, I. Q., Maaswinkel, H., Gonzalez, C. L., & Kolb, B. (2001). Deficits in allothetic and idiothetic spatial behavior in rats with posterior cingulate cortex lesions. *Behavioural Brain Research*, 118(1), 67–76.
- Whittington, J. C., Muller, T. H., Mark, S., Chen, G., Barry, C., Burgess, N., & Behrens, T. E. (2020). The Tolman-Eichenbaum machine: Unifying space and relational memory through generalization in the hippocampal formation. *Cell*, 183(5), 1249–1263.
- Winter, S. S., Clark, B. J., & Taube, J. S. (2015). Disruption of the head direction cell network impairs the parahippocampal grid cell signal. *Science*, 347(6224), 870–874.
- Wolbers, T., & Büchel, C. (2005). Dissociable retrosplenial and hippocampal contributions to successful formation of survey representations. *Journal of Neuroscience*, 25(13), 3333–3340.
- Xu, Z., Wu, W., Winter, S. S., Mehlman, M. L., Butler, W. N., Simmons, C. M., ... Clark, B. J. (2019). A comparison of neural decoding methods and population coding across thalamo-cortical head direction cells. *Frontiers in Neural Circuits*, 13, 75.
- Yamamoto, N., & Shelton, A. L. (2005). Visual and proprioceptive representations in spatial memory. *Memory & Cognition*, 33(1), 140–150.
- Yesiltepe, D., Conroy Dalton, R., & Ozbil Torun, A. (2021). Landmarks in wayfinding: A review of the existing literature. *Cognitive Processing*, 22(3), 369–410.
- Yoder, R. M., Clark, B. J., & Taube, J. S. (2011). Origins of landmark encoding in the brain. *Trends in Neurosciences*, 34(11), 561–571.
- Yoder, R. M., & Taube, J. S. (2014). The vestibular contribution to the head direction signal and navigation. *Frontiers in Integrative Neuroscience*, 8, 32.
- Zhang, L., & Mou, W. (2017). Piloting systems reset path integration systems during position estimation. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, 43(3), 472–491.
- Zhang, L., Mou, W., Lei, X., & Du, Y. (2020). Cue combination used to update the navigator's self-localization, not the home location. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, 46(12), 2314–2339.
- Zhao, M., & Warren, W. H. (2015). How you get there from here: Interaction of visual landmarks and path integration in human navigation. *Psychological Science*, 26(6), 915–924.
- Zhou, R., & Mou, W. (2019). The effects of cue placement on the relative dominance of boundaries and landmark arrays in goal localization. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 72(11), 2614–2631.
- Zwergal, A., Grabova, D., & Schöberl, F. (2024). Vestibular contribution to spatial orientation and navigation. *Current Opinion in Neurology*, 37(1), 52–58.

Cognitive and neural mechanisms of multimodal information integration underlying the sense of direction in spatial navigation

ZHANG Junheng, HUANG Lei, LI Kuiliang, WANG Jing, JI Ming

(School of Psychology, Shaanxi Normal University, Xi'an 710062, China)

Abstract: The sense of direction is a core capacity enabling humans and animals to navigate through space. However, previous research has lacked systematic exploration of the cognitive processes and neural mechanisms underlying its multimodal information integration. A review of the literature reveals that individuals establish, maintain, and update their sense of direction through the independent encoding and optimal integration of multimodal inputs—including visual, vestibular, and proprioceptive cues—as well as

their interaction with spatial memory. At the neural level, various spatially tuned cells within the vestibular–visual pathway dynamically coordinate to provide the physiological basis for this function. Future research should expand the scope of information integration to investigate how auditory, olfactory, and tactile cues contribute to sense of direction, thereby advancing a more comprehensive multimodal integration model. It is also essential to develop computational neural models of directional processing to inform the next generation of navigation and orientation technologies in fields such as aviation and driving. Furthermore, exploring the mechanisms by which individuals verbally express their sense of direction may help optimize information transfer in human–machine cooperative navigation systems.

Keywords: sense of direction, spatial navigation, vestibular system, retrosplenial cortex, visual cortex