

HANNA RÓŻYCKA, PAWEŁ REK

*Zakład Ekologii Behawioralnej
Instytut Środowiska
Wydział Biologii
Uniwersytet im. Adama Mickiewicza w Poznaniu
Uniwersytetu Poznańskiego 6, 61-614 Poznań
E-mail: hanroz@amu.edu.pl*

INTEGRACJA MULTISENSORYCZNA: WAŻNY PROCES PERCEPCJI

WSTĘP

Funkcjonujemy w złożonym i dynamicznym środowisku pełnym bodźców. W najbardziej podstawowym, czyli w fizjologicznym rozumieniu, bodźce to czynniki fizyczne lub biochemiczne wykrywalne przez receptory komórek nerwowych i wywołujące ich reakcje lub ciąg reakcji (SADOWSKI 2006). Czynniki te muszą cechować się minimalną siłą oddziaływania, tj. przekroczyć próg oddziaływania receptorów komórek nerwowych (ang. threshold), natomiast receptory komórek nerwowych określoną wrażliwością (ang. sensitivity) (SADOWSKI 2006). Z perspektywy psychologicznej z kolei bodziec jest zdarzeniem, które poprzez układ nerwowy powoduje reakcję ruchową lub emocjonalną (GREGORY i współaut. 2004). Istnieją jeszcze inne definicje bodźca, które znajdują zastosowanie w węższych dziedzinach badawczych, np. w behawioryzmie czy psychologii poznawczej. W tej pierwszej bodziec będzie określeniem podstawy konkretnego zachowania (SKINNER 1984), w drugiej, np. falą elektromagnetyczną wykrywaną za pomocą zmysłów, a więc podstawą procesu percepcji (EYSENCK i KEANE 2020). Mnogość definicji wynika ze złożoności środowiska i różnorodności sposobów przetwarzania informacji, którymi dysponujemy. Efektywne operowanie w takiej przestrzeni wymaga odbioru informacji na wielu poziomach, niezbędny jest zatem wielopłaszczyznowy system ich przetwarzania.

ŁĄCZENIE A INTEGRACJA BODŹCÓW

Łączenie i integracja bodźców środowiskowych to klucz do spójnego obrazu rzeczywistości (STEIN i MEREDITH 1993). Istnieją dwie

główne strategie dotyczące łączenia bodźców (ERNST i BÜLTHOFF 2004). Pierwsza polega na maksymalizacji dostarczanych danych z różnych źródeł w otoczeniu. Druga natomiast to zwiększenie wiarygodności otrzymywanych danych poprzez zmniejszenie wariancji ich estymacji. Istotna różnica pomiędzy tymi dwiema strategiami leży w samych właściwościach bodźców i ich redundancji. Redundancja w tym kontekście oznacza równoczesne przedstawienie tej samej lub zbliżonej informacji za pomocą więcej niż jednego rodzaju danych (LANG 1995). Bodźce redundantne operują w identycznych jednostkach, koordynatach i dotyczą tego samego zjawiska w środowisku (ERNST i BÜLTHOFF 2004). Bodźce nieredundantne z kolei to takie, które mogą mieć różne jednostki operacyjne (np. dźwięk i obraz), ale podobne koordynaty i mogą się wzajemnie uzupełniać (ERNST i BÜLTHOFF 2004). Tak więc łączenie sensoryczne (ang. sensory combination) dotyczy wszelkich interakcji pomiędzy bodźcami nieredundantnymi, a integracja sensoryczna (ang. sensory integration) pomiędzy redundantnymi (Ryc. 1).

Podczas picia wody uzyskujemy co najmniej cztery różne informacje: wzrokową, smakową, dotykową i propriocepcji. Te informacje to bodźce nieredundantne, a więc operujące w różnych jednostkach. Bodziec wzrokowy to fala elektromagnetyczna, bodziec smakowy to substancja chemiczna, bodźce dotykowe i propriocepcja to, najogólniej, fale mechaniczne. Wszystkie łączone są za pomocą oddzielnych zmysłów (receptorów). Transformacja tych informacji na redundantne (o tych samych jednostkach) będzie skutkowałą procesem integracji sensorycznej.



Ryc. 1. Łączenie bodźców nieredundantnych. W – zmysł wzroku, S – zmysł smaku, D – zmysł dotyku, P – propriocepcja.

Dodatkowo bodźce dzielą się na modalnie specyficzne (unimodalne) i cross-modalne (multimodalne). Modalność to inaczej główny aspekt bodźca, a podstawowe modalności to światło, dźwięk, smak, temperatura, zapach i ciśnienie. Bodźce modalnie specyficzne będą się zatem ograniczały do jednej sensorycznej modalności, np. dla zmysłu słuchu modalnością jest dźwięk. Bodźce cross-modalne natomiast są złożone z dwóch lub więcej odrębnych modalności specyficznych, np. dla zmysłu słuchu i wzroku modalnościami będą zarówno światło, jak i dźwięk (bodziec audiowizualny).

ŁĄCZENIE BODŹCÓW

Codziennie konstruujemy koherentną reprezentację rzeczywistości. Na proces percepcji składają się trzy główne etapy: stymulacja, przetwarzanie neuronalne i reakcja organizmu (GOLDSTEIN 2010). Stymulacja to interakcja bodźca z receptorem, czyli strukturą organizmu kompatybilną z bodźcem (SADOWSKI 2006). Przetwarzanie neuronalne odnosi się do procesów transdukcji, transmisji sygnału i jego przetwarzania. Transdukcja to proces przetwarzający informację niesioną przez bodziec na informację użyteczną dla układu nerwowego, czyli sygnał elektryczny (LODISH 2008). Informacja jest następnie transportowana

w procesie transmisji sygnału do mózgowia, gdzie w kolejnym etapie zostanie przetworzona. Reakcja to główny cel percepcji i ostatni jej etap, czyli właściwe rozpoznanie bodźca i określone zachowanie. Percepcja jest multisensoryczna (STEIN i MEREDITH 1993). Tak więc mamy zdolność do symultanicznego odbierania różnych typów bodźców za pomocą wielu zmysłów. Na przykład trzymając szklankę z wodą w dłoni łączymy przynajmniej cztery różne informacje. Obok informacji wizualnej o samym obiekcie, kolorze czy kształcie, odbieramy informację dotykową o teksturze przedmiotu, temperaturze i smaku. Finalnie uzyskujemy multisensoryczną reprezentację gładkiej szklanki z zimną wodą (Ryc. 1).

Najczęściej jeden typ bodźca i samodzielnie działający zmysł nie wystarczają do właściwej, wiarygodnej oceny napotykaných zjawisk. Dane zbierane są sukcesywnie do momentu rozwiązania wszelkich dwuznaczności o doświadczanym zjawisku. Przykładem takiego procesu może być jazda tramwajem. Kiedy znajdujemy się w stojącym tramwaju i obserwujemy ruszający obok inny tramwaj, przez jakiś czas nie jesteśmy w stanie stwierdzić czy to my czy ten drugi pojazd ruszył. Wrażenie trwa, dopóki nie zbierzemy więcej danych z otoczenia. Rozstrzyganie takich dwuznaczności nie jest jednak możliwe wyłącznie poprzez odbiór bodźców i ich połączenie. Do tego potrzebna jest jeszcze nabyta wcześniej wiedza, a cały proces zachodzi na poziomie neuronalnym. Przypomina to wnioskowanie na podstawie tzw. prawdopodobieństwa bayesowskiego. Zgodnie z nim szansa wystąpienia zjawiska wynika nie tylko z jego rozkładu, ale także z rozkładów wszelkich powiązanych z nim zjawisk oraz nabywanego doświadczenia. Innymi słowy polega na aktualizacji prawdopodobieństwa hipotez w oparciu o dotychczasowe prawdopodobieństwo i nowe dane (BAYES 1763, KNILL i POUGET 2004). Modelowanie bayesowskie jest wykorzystywane w tworzeniu modeli dotyczących ludzkiej percepcji i zachowania (MAMASSIAN i współaut. 2002, KERSTEN i YUILLE 2003, REGENBOGEN i współaut. 2016, ZHOU i współaut. 2018, COLONIUS i DIEDERICH 2020, LI i współaut. 2020).

INTEGRACJA MULTISENSORYCZNA – PERSPEKTYWA NEURONALNA

Zazwyczaj dysponujemy więcej niż jednym estymatorem sensorycznym podczas percepcji zjawisk. Na przykład percepcja smaku to kombinacja sygnałów z receptorów smakowych i węchowych (ROLLS 2019). Jednak sam odbiór bodźców za pomocą różnych komórek receptorowych nie wystarcza do ich integracji. Dla wspólnego przetwarzania danych potrzebne

jest jeszcze narzędzie integrujące. Owym narzędziem jest proces tzw. integracji multisensorycznej (STEIN i MEREDITH 1993). Integracja ta zachodzi na poziomie układu nerwowego i polega na zintegrowaniu, scaleniu sygnałów z różnych receptorów nerwowych w nową informację. Innymi słowy integracja multisensoryczna jest procesem łączącym w jedną spójną informację różnego rodzaju bodźce, które są odbierane przez układ nerwowy. Proces ten może być rozpatrywany zarówno z poziomu układu nerwowego, jak i z poziomu ludzkiego zachowania. Niezależnie od przyjętej perspektywy istotny jest fakt, że reakcja, czy neuronów czy behawioralna organizmu na połączone bodźce unimodalne, różni się od reakcji na każdy z tych bodźców z osobna. Najczęściej ta różnica jest pozytywna i korzystna, tzn. pozwala na szybsze reakcje, np. w sytuacji zagrożenia, lub na efektywniejszą komunikację, np. rozmowa w zatłoczonym pomieszczeniu. Na przykładzie sytuacji zagrożenia: pożar zostanie szybciej wykryty, kiedy połączy się bodźce węchowe (zapach dymu) i wzrokowe (widok ognia), niż gdyby każdy z nich dotarł do nas osobno. Integrację multisensoryczną można więc zdefiniować jako multisensoryczną odpowiedź neuronalną lub behawioralną, która znacząco się różni od odpowiedzi na bodźce modalnie specyficznie. Czym więc jest ta znacząca różnica? Z perspektywy komórki nerwowej odpowiada różnicy impulsów wywoływanych przez bodźce, czyli aktywności neuronów, co przedstawia klasyczne równanie ilościowe (MEREDITH i STEIN 1983, KING i PALMER 1985, STEIN i MEREDITH 1993, COLONIUS i DIEDERICH 2017):

$$CRE = \frac{CM}{SM_{max}} \cdot 100$$

gdzie CM to odchylenie bezwzględne liczby impulsów neuronalnych (czyli ich aktywności) w odpowiedzi na bodźce cross-modalne (multimodalne), SM_{max} to odchylenie bezwzględne liczby impulsów neuronalnych w odpowiedzi na bodziec modalnie specyficzny (unimodalny). Zatem, CRE określać będzie tzw. wzmocnienie cross-modalne, które jest wprost proporcjonalne do najsilniejszej odpowiedzi na bodziec unimodalny. Wzmocnienie cross-modalne jest więc najbardziej niezawodnym ilościowym wskaźnikiem integracji multisensorycznej informującym o tym, jak duża jest różnica w odpowiedzi organizmu pomiędzy bodźcami zintegrowanymi a niezintegrowanymi.

Aktywność neuronów (impulsów) zaangażowanych w odpowiedź na bodźce multimodalne może być superaddytywna, subaddytywna lub addytywna (STEIN i MEREDITH 1993, PERRAULT i współaut. 2003, STANFORD i STEIN 2007, MILLER i współaut. 2017). Załóżmy, że A to odpowiedź

na bodziec dźwiękowy, V odpowiedź na bodziec wizualny, natomiast AV to odpowiedź na bodziec audiowizualny, czyli na wynik ich integracji. Jeśli $AV > (A+V)$ odpowiedź jest superaddytywna, kiedy $AV < (A+V)$ odpowiedź jest subaddytywna, natomiast gdy $AV = (A+V)$ to odpowiedź addytywna. Superaddytywność i subaddytywność obserwuje się tylko w przypadku bardzo silnych albo bardzo słabych bodźców (LAURIENTI i współaut. 2005, STANFORD i STEIN 2007). Istnieje kilka modyfikacji przedstawionego wcześniej równania określającego siłę integracji multisensorycznej, które rozszerzają zestaw narzędzi do pomiaru i analizy tych procesów (POPULIN i YIN 2002, PERRAULT i współaut. 2005, STEIN i współaut. 2009). Dzięki takim modyfikacjom możliwe jest badanie różnych aspektów procesu integracji multisensorycznej w różnych scenariuszach, które mogą zachodzić w środowisku naturalnym. Jednym z nich jest tzw. model addytywny (BESLE i współaut. 2004, STANFORD i współaut. 2005, ROWLAND i współaut. 2007). W owym modelu SM_{MAX} jest zastąpiony sumą impulsów bodźców unimodalnych. Zależności w równaniu nie muszą ograniczać się tylko do pomiarów impulsów nerwowych. Poza tym mierzy się, np. czas reakcji na bodźce (ang. reaction time, RT). Z reguły integracja multisensoryczna charakteryzuje się szybszym czasem reakcji badanych na bodźce multisensoryczne niż w przypadku bodźców unimodalnych (DIEDERICH 1994, TODD 1912, DIEDERICH i COLONIUS 2004). Zależność będzie zatem następująca:

$$CRE_{RT} = \frac{\min\{ERT_V, ERT_A\} \cdot ERT_{VA}}{\min\{ERT_V, ERT_A\}} \cdot 100$$

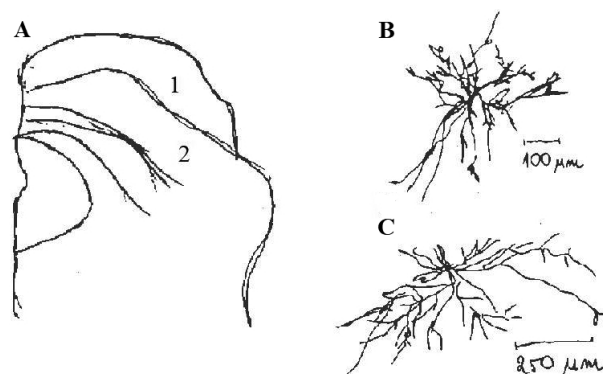
Gdzie ERT_{VA} jest średnią RT na bodziec cross-modalny (w przykładzie – audiowizualny), a $\min\{ERT_V, ERT_A\}$ jest szybszym ze średniego RT na bodźce cross-modalne prezentowane z opóźnieniem względem siebie (). Przykładowo, jeśli $CRE_{RT} = 20$ oznacza to, że średni czas reakcji na bodziec cross-modalny jest o 20% szybszy niż na te same bodźce pojedynczo (unimodalne). Równanie może być też zmodyfikowane tak, aby znalazło zastosowanie w obliczaniu prawdopodobieństwa, np. w ogóle wykrycia bodźców przez badanych (STEVENSON i współaut. 2014). Te zależności i możliwości analizy procesów pozwalają na wnioskowanie o integracji multisensorycznej i ciągłą poprawę naszej wiedzy na temat możliwych mechanizmów zjawiska. Wszelkie modyfikacje już istniejących mechanizmów i nowe wnioski po kolejnych badaniach rozszerzają bazę danych na temat integracji multisensorycznej. Jest to pomocne nie tylko z perspektywy wiedzy o samym procesie, ale też umożliwia zastosowanie modeli w badaniach

z innych dziedzin, a powiązanych z percepcją, np. badania nad chorobami neuronalnymi (COFFMAN i współaut. 2020, KAWAKAMI i współaut. 2020).

Zrozumienie neuronalnych mechanizmów omawianych procesów wymaga również zrozumienia struktury funkcjonalno-anatomicznej mózgowia. To, w jaki sposób aktywność neuronalna zainicjowana przez bodziec fizyczny skutkuje konkretnym zachowaniem, zależy od kilku czynników: typu komórek nerwowych i ich pobudliwości, właściwości fizycznych bodźca oraz od ścieżek, którymi informacja jest przekazywana (TOLKIEHN i SCHULTZ 2019). Ścieżki przetwarzania i przekazywania informacji to sieci neuronalne, utworzone z wielu obwodów neuronalnych, czyli neuronów połączonych synapsami (HOPFIELD i TANK 1986). Sieci te można przedstawić jako mapę połączeń pomiędzy konkretnymi strukturami mózgowia, tzw. konektom (SPORNS i współaut. 2005, BEHRENS i SPORNS 2012). Termin „konektom” najczęściej jest używany w odniesieniu do projektu dotyczącego jego opisanie. W literaturze powszechnie stosuje się terminy „sieci neuronalnej” lub „sieci połączeń”. Do tej pory jedynym w pełni poznanym konektomem jest ten u nicienia *Caenorhabditis elegans* (COOK 2019). Jest to organizm nieposiadający centralnego układu nerwowego, a więc konektom różni się od spodziewanej sieci połączeń u ludzi. Poznanie ludzkiego konektomu pozwoliłoby na stworzenie kompletnego modelu funkcjonowania mózgowia. Taki model ukazywałby dokładną drogę bodźca od momentu odbioru do reakcji organizmu. Znajomość takiej mapy pozwoliłaby nie tylko na określanie funkcjonalności konkretnych obszarów, przez które informacja wędruje, ale też na zrozumienie sposobu kodowania informacji w mózgowiu. Co więcej, mogłaby być pomocna przy badaniach nad chorobami neuronalnymi i psychicznymi oraz przy badaniach ewolucyjnych. Dotychczas mapowaniem konektomu ludzkiego zajmował się tzw. Human Connectome Project (HCP) (VAN ESSEN i współaut. 2013). Projekt rozpoczął się w 2009 r. i miał trwać 8 lat, jednak pomimo pochłonięcia ogromnych funduszy nie został ukończony. W 2021 r. udało się jednak stworzyć najbardziej szczegółowy fragment mapy połączeń neuronalnych do tej pory. Mapa powstała na bazie wyciętego fragmentu mózgowia – hipokampa dorosłej kobiety, który składa się z 50 000 komórek i 130 milionów synaps. Dane dotyczące tej mapy ważą około 1,4 petabajta, a mapa w całości jest dostępna online. [źródło: <https://h01-release.storage.googleapis.com/data.html>]

Obserwacje aktywności neuronalnej w odpowiedzi na bodźce pozwoliły na sformułowanie podstawowych reguł opisujących proces inte-

gracji multisensorycznej. Te reguły to spójne wnioski, wysnute na podstawie obserwacji aktywności wzgórk czworaczego (łac. *superior colliculi*, SC) (STEIN i MEREDITH 1993), struktury znajdującej się w śródmózgowiu ssaków. Wzgórki górne leżą pod płatem ciała modzelowatego, a ponad nimi znajduje się szyszynka. Stanowią podkorowy ośrodek wzroku – z istoty szarej wzgórków wychodzi droga pokrywowordzeniowa, która odpowiada za wzrokowe i słuchowe odruchy obronne. Wzgórek górny początkowo był charakteryzowany wyłącznie jako struktura odpowiedzialna za odbiór bodźców wzrokowych i kontrolę ruchu gałek ocznych. SC bierze jednak udział w szeregu procesów związanych z odbiorem różnego rodzaju bodźców, a przede wszystkim w fizycznym kierowaniu uwagi (ruchy oka) na bodźce najistotniejsze. Nadrzędną funkcją SC jest zatem orientacja, czyli zachowanie pozwalające narządom zmysłów na zbiór istotnych informacji o otoczeniu (BASSO i MAY 2017, CRAPSE i współaut. 2018). Funkcjonalnie SC dzieli się na dwa połączone ze sobą regiony (Ryc. 2). Region pierwszy tworzą warstwy powierzchniowe neuronów (I-III), które składają się z komórek odpowiadających tylko na bodźce wzrokowe. Neurony warstwy powierzchniowej odbierają bodźce wizualne bezpośrednio z siatkówki oka i pośrednio poprzez korę wzrokową, a więc ich rola jest wyłącznie sensoryczna (ISA i HALL 2009). Region drugi tworzą warstwy średnie i głębokie neuronów (IV-VII), w skład których wchodzi zarówno neurony unisensoryczne (wizualne, słuchowe i somatosensoryczne), jak i grupy neuronów multisensorycznych. Neurony multisensoryczne odpowiadają na wszystkie możliwe kombinacje modalności, a ich funkcja jest zarówno motoryczna, jak i sensoryczna (ISA i HALL 2009). Neurony SC odpowiadają na bodźce, które pojawiają się w tzw. polu receptoro-



Ryc. 2. Budowa wzgórka czworaczego *Superior colliculus*. A – budowa warstwowa: 1 – warstwa powierzchniowa SC, 2 – głębsze warstwy SC, B – neuron warstwy powierzchniowej, C – neuron warstwy głębszej.

wym (STEIN i MEREDITH 1993, ISA i HALL 2009). Pole receptorowe to obszar sensoryczny składający się z dendrytów, zdolny do wywołania aktywności elektrycznej komórki pod wpływem bodźca (SADOWSKI 2006). W porównaniu do innych obszarów mózgowia pola receptorowe SC są znacznie większe, a poszczególne warstwy SC posiadają mapy przestrzenne dla każdej modalności, które wzajemnie się przenikają (ISA i HALL 2009, BASSO i MAY 2017). Innymi słowy, pola receptorowe neuronów poszczególnych warstw tworzą strukturę 3D, dzięki której możliwa jest integracja i dzielenie odbieranych informacji (BASSO i MAY 2017).

Nakładające się na siebie mapy przestrzenne każdego ze zmysłów są korzystne dla procesu percepcji. Po pierwsze, neurony warstw głębokich SC mogą integrować informacje z różnych modalności (URSINO i współaut. 2014, BASSO i MAY 2017). Najczęściej integracja skutkuje wzmocnieniem odpowiedzi organizmu na otrzymane bodźce i jest korzystna, ponieważ wzmocnienie podnosi efektywność reakcji na zdarzenia istotne, np. zagrażające życiu (STEIN i STANFORD 2008). Drugą korzyścią z zachodzących na siebie pól receptorowych neuronów jest możliwość kontroli motorycznej i skupiania uwagi na istotnych elementach środowiska (CRAPSE i współaut. 2018). Neurony zlokalizowane w warstwie powierzchniowej, a więc odpowiedzialne za odbieranie cech otoczenia, są aktywne w trakcie skanowania środowiska (BASSO i MAY 2017). Skanowanie środowiska odbywa się za pomocą ruchów sakkadowych, czyli mimowolnych ruchów oka, wykonywanych podczas obserwacji obiektów i w trakcie reakcji na obiekty pojawiające się na peryferiach pola widzenia (HORWITZ i NEWSOME 2001). Okazuje się, że aktywność neuronów warstwy powierzchniowej jest poprzedzona znaczną aktywnością neuronów warstw głębokich (BASSO i WURTZ 1998, MCPPEEK i KELLER 2002, FURLAN i współaut. 2015). Prawdopodobnie to właśnie warstwy głębokie kontrolują warstwy powierzchniowe SC, kierując ruchem gałek ocznych, a tym samym wymuszając skupianie uwagi. Dzisiaj wiadomo, że struktur związanych z integracją multisensoryczną jest więcej.

Opisano trzy reguły charakteryzujące proces integracji multisensorycznej. „Reguła czasowa” zakłada, że integracja multisensoryczna jest silniejsza lub bardziej prawdopodobna, gdy składowe unimodalne bodźce multimodalnego pojawiają się w zbliżonym czasie. Skoro do różnych kanałów sensorycznych bodźce docierają w tym samym czasie, prawdopodobnie dotyczą tego samego zjawiska. Istnieją jednak granice wyznaczające zakres tolerowanej różnicy czasowej docierających bodźców, w których ulegają integracji. Granice te wyznacza

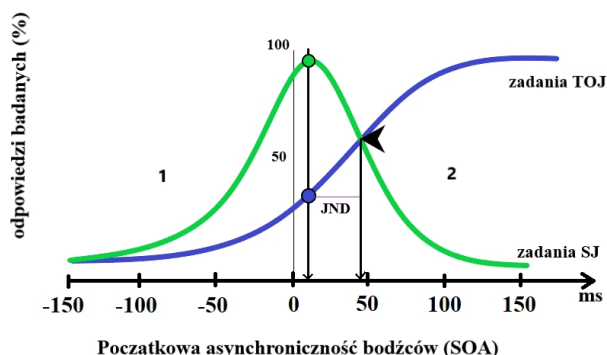
tw. okno czasowe integracji multisensorycznej (ang. temporal window of multisensory integration) (MEREDITH i współaut. 1987, YABE i współaut. 1998, MEREDITH 2002, CONREY i PISONI 2003, VAN WASSENHOVE i współaut. 2007, VAN DER STOEP i współaut. 2020). Zgodnie z „regułą przestrzenną” integracja multisensoryczna jest silniejsza lub bardziej prawdopodobna, gdy źródła bodźców znajdują się w zbliżonej lokalizacji (STEIN i MEREDITH 1993). Skoro bodźce wychodzą ze zbliżonej lokalizacji, to prawdopodobnie dotyczą tego samego zjawiska (SPENCE 2013). Ostatnia, „reguła odwróconej efektywności” zakłada, że integracja multisensoryczna jest silniejsza lub bardziej prawdopodobna, gdy najlepsza z odpowiedzi na bodźce unimodalne jest relatywnie słaba (STEIN i MEREDITH 1993, HOLMES 2007, 2009). Załóżmy, że A to odpowiedź na bodziec dźwiękowy, a V na bodziec wizualny, AV (najsilniejsze A oraz najsilniejsze V) jest maksymalne wtedy, gdy najsilniejsze odpowiedzi na A i na V są słabe. Gdy jedna z komponent jest wystarczająco silna do wywołania efektywnej reakcji, integracja multisensoryczna nie zachodzi. Innymi słowy, dla integracji multisensorycznej ważna jest względna a nie bezwzględna miara odpowiedzi. W odróżnieniu od reguł czasowej i przestrzennej, które odnoszą się do właściwości bodźców, reguła odwróconej efektywności dotyczy relacji między efektywnością integracji multisensorycznej i efektywnością odpowiedzi unisensorycznej.

OKNO CZASOWE INTEGRACJI MULTISENSORYCZNEJ

Okno czasowe integracji multisensorycznej jest zakresem czasowym, podczas którego bodźce cross-modalne mają większą szansę na integrację. Zakres okna czasowego integracji multisensorycznej jest plastyczny i zależy od modalności bodźców, różnic osobniczych oraz wieku organizmu (WANG i współaut. 2005, HORVÁTH i współaut. 2007, KOPPEN i SPENCE 2007a, NOESSELT i współaut. 2007, HILLOCK i współaut. 2011, HILLOCK-DUNN i WALLACE 2012, LEWKOWICZ i FLOM 2014). To, czy bodźce cross-modalne będą odebrane jako synchroniczne, zależy od ich własności fizycznych i od czasu ich przetwarzania neuronalnego (ZHI i współaut. 2005, KAGANOVICH i SCHUMAKER 2016). Różnice fizyczne wynikają z cech samego bodźca, np. różnic w prędkości dźwięku i światła. Przetwarzanie neuronalne natomiast różni się w zależności od typu bodźca. Bodziec dźwiękowy jest np. przetwarzany szybciej niż bodziec wzrokowy (50 ms–10 ms). Zakres okna czasowego integracji multisensorycznej zmienia się również w zależności od złożoności bodźca. Dla prostych bodźców, takich jak błyski światła

czy dźwięki tonalne, zakres okna może wynosić poniżej 50 ms, natomiast dla bodźców złożonych, takich jak mowa i ruchy mimiczne twarzy, zakres może być bardzo szeroki, tj. nawet powyżej 200 ms (VAN WASSENHOVE i współaut. 2007, APTHORP i współaut. 2013). Okno czasowe integracji multisensorycznej bada się najczęściej za pomocą dwóch podstawowych paradymatów eksperymentalnych (KOSTAKI i VATAKIS 2018). Pierwszy polega na porównaniu czasu reakcji na bodźce cross-modalne i unimodalne badanych i wyznaczeniu wskaźnika integracji multisensorycznej (ang. *redundantsignals RT task*). Drugi dotyczy zadań kolejności czasowej (ang. *temporal order judgment task*) i zadań oceny synchroniczności (ang. *simultaneity judgment task*) (Ryc. 3). Badani decydują, który z bodźców wykryli jako pierwszy, np. bodziec wzrokowy przed dźwiękowym. W zadaniach oceny synchroniczności bodźce również są przedstawiane z różnymi poziomami asynchroniczności początkowej, a badani decydują czy bodźce pojawiają się synchronicznie czy też nie. Istotnymi parametrami badań jest punkt subiektywnej synchroniczności (ang. *point of subjective simultaneity*, PSS) i prawie zauważalna różnica (ang. *just noticeable difference*, JND) (KOSTAKI i VATAKIS 2018). Punkt subiektywnej synchroniczności w zadaniach kolejności czasowej jest miarą pośrednią postrzeganej synchroniczności bodźców; reprezentuje taką wartość asynchroniczności bodźców, która uniemożliwia badanym określenie ich kolejności (Ryc. 3). W zadaniach oceny synchroniczności punkt subiektywnej synchroniczności jest bezpośrednią miarą postrzeganej synchroniczności bodźców (Ryc. 3).

Prawie zauważalna różnica odpowiada z kolei najmniejszemu interwałowi, w oparciu o który badani mogą ocenić wiarygodnie kolejność bodźców lub wykryć ich asynchroniczność (Ryc. 3). Najczęściej zakres okna czasowego



Ryc. 3. Wykres czasowego okna integracji multisensorycznej. Zielone i niebieskie kółka – punkty PSS dla odpowiednich zadań, 1 – bodziec wizualny poprzedza dźwiękowy, 2 – bodziec dźwiękowy poprzedza wizualny (na podstawie KOSTAKI i VATAKIS 2018)

integracji multisensorycznej bada się poprzez wykorzystanie bodźców wzrokowego i dźwiękowego (VAN ELJK i współaut. 2008, BINDER 2015, VIDAL 2017). Badania wykazują, że wrażenie synchroniczności jest większe, gdy bodziec wzrokowy poprzedza dźwiękowy, oraz niską tolerancję asynchroniczności dla bodźców, w których dźwięk poprzedza obraz (VIDAL 2017). Oznacza to, że okno czasowe integracji audio-wizualnej może być asymetryczne. Mechanizm tłumaczący tolerancję asynchroniczności bodźców nie jest jednak jasny. Badani, którym po wykonaniu zadań pokazywano popełnione przez nich błędy, byli natomiast bardziej wrażliwi na asynchroniczności w kolejnych próbach (POWERS i współaut. 2009, STEVENSON i współaut. 2013). Dodatkowo, wielokrotne powtarzanie testów może skutkować tzw. rekaliczacją. Rekaliczacja jest strategią przystosowującą do długotrwałego braku synchroniczności pomiędzy bodźcami, która polega na zwiększaniu tolerancji badanych na opóźnienia (FUJISAKI i współaut. 2004, VROOMEN i współaut. 2004, VATAKIS i współaut. 2007).

INTEGRACJA MULTISENSORYCZNA – PERSPEKTYWA BEHAVIORALNA

O integracji multisensorycznej wnioskujemy na podstawie wywoływanych efektów, czyli na podstawie odpowiedzi na bodźce cross-modalne (STEIN i MEREDITH 1993). Sam mechanizm procesu integracji multisensorycznej pozostaje nieznany, ponieważ wciąż nie znamy dokładnych mechanizmów funkcjonowania mózgu. Nasza wiedza przypomina trochę analizę działania komputera na podstawie tego, co widzimy na jego ekranie. To mówi nam jednak niewiele o oprogramowaniu i samej budowie komputera. Istnieje jednak kilka eksperymentalnych paradymatów, które potencjalnie mogą tłumaczyć zachodzenie integracji multisensorycznej oraz efektów jakie ten proces wywołuje.

Dominacja wzroku

Skupianie uwagi to zasadniczy proces poznawczy, pozwalający na ciągły i dynamiczny wybór bodźców istotnych spośród dostępnych w środowisku (YANTIS 2008, WHITE i współaut. 2014). Teoria rywalizacji skierowanej (ang. *biased competition theory*) łączy wiele aspektów dotyczących uwagi (DUNCAN 1996, BECK i KASTNER 2009). Zgodnie z nią wszystkie obiekty w naszym polu widzenia konkurują ze sobą o przetworzenie neuronalne. Zatem skupianie uwagi to proces polegający na rywalizacji bodźców, a miarą ich siły jest wydatność bodźca albo lepsze dopasowanie bodźców do celu nałożonego przez organizm. Wydatnością bodźca określana jest jego zdolność do wyróżniania

się na tle innych oddziaływań w środowisku (ZEHETLEITNER i współaut. 2013). Przykładem bodźca wydatnego jest np. jasna plamka na czarnym tle. Skupianie uwagi to proces bezpośrednio związany ze zmysłem wzroku, który może przebiegać w dwojaki sposób. Mechanizm top-down określa selektywne i dobrowolne skupianie uwagi (BECK i KASTNER 2009). Opiera się na informacjach zapisanych w pamięci roboczej, które ułatwiają interpretację analizowanych obiektów. Ten mechanizm odnosi się do właściwości analizowanego obiektu, np. kształtu, koloru, wielkości czy faktury. Wiedza zapisana w pamięci roboczej pozwala na poszukiwanie za pomocą zmysłu wzroku obiektów w przestrzeni o konkretnych właściwościach i ignorowanie obiektów nieistotnych. Mechanizm top-down jest stosowany wówczas, gdy organizm odnosi korzyść z wyboru konkretnego bodźca w przypadku konfliktu kilku bodźców. Mechanizm bottom-up jest z kolei automatyczny i niezależny od naszej woli. Jest stosowany, gdy obiekt pojawia się nagle w polu widzenia (ang. pop-out effect) (BECK i KASTNER 2009). Taka nagła zmiana w polu widzenia ogranicza świadome przetwarzanie bodźca, niezależnie od tego jaka jest jego siła i właściwości. Oba mechanizmy mogą się wzajemnie uzupełniać, a ich funkcją jest poprawne nadawanie priorytetów informacjom środowiskowym (TALSMA i współaut. 2010, MCMAINS i KASTNER 2011, COCO i współaut. 2014). Ta interakcja prawdopodobnie czyni zmysł wzroku bardziej wydajnym. Oba mechanizmy skupiania uwagi sugerują, że wzrok jest zmysłem dominującym (COLAVITA 1974, 1982). W większości badań wzrok dominuje niezależnie od intensywności pozostałych bodźców. Jest to tzw. efekt Colavity (COLAVITA 1974). Zjawisko występuje też niezależnie od poziomu złożoności zadań czy rodzaju towarzyszącego bodźca (BOTVINICK i COHEN 1998, PAVANI i współaut. 2000, HARTCHER-O'BRIEN i współaut. 2008, HECHT i REINER 2009). Pierwszych dowodów na dominację wzroku (ang. visual capture) nad innymi zmysłami dostarczył eksperyment, w którym badani trzymając obiekt o prostych krawędziach patrzyli na niego przez zakrzywiające szkło pryzmatyczne (HAY i współaut. 1965). Dotyk, który bezpośrednio wskazywał na proste krawędzie obiektu, nie znosił wrażenia ich zakrzywienia. Dodatkowo, wzrok dominuje nad słuchem w przetwarzaniu informacji przestrzennej, natomiast słuch często dominuje nad wzrokiem w przetwarzaniu informacji czasowej (ROBINSON i SLOUTSKY 2013, ORTEGA i współaut. 2014).

Hipoteza modalności właściwej

Według hipotezy modalności właściwej (ang. modality appropriateness hypothesis)

(WELCH i WARREN 1980), wszelkie rozbieżności rozwiązywane są za pomocą najbardziej właściwej modalności. Sam termin „modalność” może być nieco mylący. Właściwa modalność nie będzie odnosić się ani do modalności ani do bodźca, ale do narzędzia (zmysłu), który dysponuje najlepszym estymatorem dla oceny bodźca (KITAGAWA i ICHIHARA 2002, RECANZONE 2003). Na przykład do lokalizacji obiektu w przestrzeni zostanie wykorzystany zmysł wzroku, a do oceny zależności czasowych zmysł słuchu (ROBINSON i SLOUTSKY 2013, ORTEGA i współaut. 2014). Innymi słowy, zmysły cechują się różną dokładnością i predyspozycjami do odbioru informacji. Wzrok jako skaner otoczenia jest efektywniejszy w ocenie zależności przestrzennych (KOPPEN i SPENCE 2007b, EIMER 2004). Słuch natomiast to zmysł bardziej czuły na rejestrację zależności czasowych (GUTTMAN i współaut. 2005, ORTEGA i współaut. 2014).

Model MLE

Głównym założeniem procesu integracji multisensorycznej jest tworzenie najbardziej wiarygodnych estymacji. Badania dotyczące zmysłu wzroku i dotyku potwierdzają, że estymacja sensoryczna jest zgodna z funkcją liniową modelu MLE (ang. the maximum likelihood estimation model) (MYUNG 2003). Model ten odpowiada na pytanie o najbardziej wydajny system estymacji, a w zasadzie „mierzenia” informacji. Każdy sygnał sensoryczny obok informacji właściwej posiada tzw. szum informacyjny. Może on wynikać zarówno z cech natury fizycznej bodźca, jak i samego procesu transformacji tej informacji czy spontanicznych wyładowań neuronów. Oznacza to, że mierząc odpowiedzi na bodźce danego zjawiska kilka razy, uzyskamy za każdym razem nieco inny wynik pomiaru. Przyjmując, że szum jest zmienną niezależną a rozkład jest normalny, estymator z najmniejszym odchyleniem standardowym jest szukanym MLE (ERNST i BÜLT-HOFF 2004).

Zamieszanie terminologiczne

Zagadnienie integracji multisensorycznej łączy w sobie wiele dziedzin, co jest przyczyną zamieszania terminologicznego. Psychologia, neurobiologia, psychiatria, kognitywistyka, pedagogika to tylko niektóre z dziedzin zajmujących się procesem integracji multisensorycznej. Każda z tych dziedzin operuje nie tylko własną terminologią, ale także swoistym, podbudowanym historycznie, rozumieniem terminów interdyscyplinarnych. Wymienne stosowanie określeń w odniesieniu do różnych poziomów omawiania integracji multisensorycznej, tj. na poziomie behawioralnym, komórkowym czy anatomicznym, rodzi wiele nieścisłości.

Możliwym rozwiązaniem problemu jest dokładne definiowanie zjawisk opisywanych w literaturze i konsekwencja w używaniu terminologii.

Terminy „integracja multimodalna” i „integracja multisensoryczna” często są używane zamiennie, choć mają różne znaczenia. Multimodalność oznacza wiele źródeł informacji, a multisensoryczność odnosi się do angażowania więcej niż jednego zmysłu. W przypadku opisu integracji bodźców różnica pomiędzy tymi pojęciami dotyczy poziomu, na którym ten proces jest omawiany. Termin integracji multimodalnej powinien być używany w odniesieniu do procesu integracji zachodzącego na poziomie całego mózgowia, czyli na wielu jego obszarach. Efekty obserwowane są za pomocą technik neuroobrazowania, takich jak fMRI (funkcjonalne obrazowanie metodą rezonansu magnetycznego) czy MEG (magnetoencefalografia), wraz z dodatkowo przeprowadzanymi testami behawioralnymi i percepcyjnymi. Integracja multisensoryczna dotyczy natomiast efektów wywoływanych przez bodźce na poziomie pojedynczej komórki nerwowej lub populacji komórek. Aktywność komórek nerwowych mierzona jest za pomocą EEG (elektroencefalografia), a więc obserwowana jest bioelektryczna czynność mózgowia. Integrację multisensoryczną można zatem uznać za składową szerszego zjawiska jakim jest integracja multimodalna.

Ujednolicenie stosowanej terminologii byłoby korzystne nie tylko dla odbiorców, ale także pozwoliłoby na bardziej efektywne stawianie hipotez, wniosków czy modeli. Każde środowisko naukowe stosuje znaną sobie terminologię, co może być problemem w komunikacji pomiędzy tymi środowiskami, a interdyscyplinarność jest korzystna w opisywaniu różnego rodzaju zjawisk, ponieważ pozwala na holistyczne spojrzenie na badane zjawiska. Być może na wiele pytań można odpowiedzieć, ale z powodu braku jednolitego nazewnictwa, a tym samym rozumienia opisywanych zjawisk trudno jest to zauważyć. Na przykład w pedagogice bardzo często bada się integrację sensoryczną (SI) u dzieci i powiązane z tym procesem zaburzenia. W literaturze istnieją trzy różne pojęcia dotyczące zaburzeń SI, tj. SID – sensory integration disorder, SPD – sensory processing disorder, SMD – sensory modulation disorder (KOZIOL i współaut. 2011). Jak podają autorzy, wszystkie trzy pojęcia dzielą te same neurobiologiczne mechanizmy, które powodują obserwowane symptomy. Wspólny język i zgoda co do podstaw teoretycznych zjawiska dałyby lepsze zrozumienie nieprawidłowości rozwojowych. To z kolei pozwoliłoby na identyfikację zaburzenia i wcześniejsze rozpoczęcie leczenia.

Streszczenie

Środowisko, w którym żyjemy, jest dynamiczne i pełne bodźców. Na większość zjawisk składa się przynajmniej kilka typów informacji, które odbierane są symultanicznie za pomocą różnych zmysłów. Prawidłowe łączenie tych danych i ich późniejsza integracja to zatem kluczowe elementy efektywnego funkcjonowania w takiej przestrzeni. Proces integracji multisensorycznej pozwala na integrację bodźców na poziomie układu nerwowego. Integracja multisensoryczna to zagadnienie szeroko omawiane w różnych dziedzinach nauki, które stale budzi wiele pytań. W literaturze brakuje jednak opracowań poruszających temat całościowo, z różnych perspektyw. Artykuł ma na celu przedstawienie najważniejszych zagadnień, takich jak perspektywy behawioralne i neuronalne oraz podstawowe reguły charakteryzujące proces.

LITERATURA

- APTHORP D., ALAIS D., BOENKE L. T., 2013. *Flash illusions induces by visual, auditory, and audiovisual stimuli*. J. Vision 13, doi:10.1167/13.5.3.
- BASSO M. A., MAY P. J., 2017. *Circuits for action and cognition: A view from the superior colliculus*. Annu. Rev. Vis. Sci. 3, 197-226.
- BASSO M. A., WURTZ R. H., 1998. *Modulation of neuronal activity in superior colliculus by changes in target probability*. J. Neurosci. 18, 7519-7534.
- BAYES T., 1763. *An essay towards solving a problem in the doctrine of chances*. Philosoph. Transact. 53, 370-418.
- BECK D. M., KASTNER S., 2009. *Top-down and bottom-up mechanisms in biasing competition in the human brain*. Vision Res. 49, 1154-1165.
- BEHRENS T. E. J., SPORNS O., 2012. *Human connectomics*. Curr. Opin. Neurobiol. 22, 144-153.
- BESLE J., FORT A., GIARD M. H., 2004. *Interest and validity of the additive model in electrophysiological studies of multisensory interactions*. Cognit. Proc. 5, 189-192.
- BINDER M., 2015. *Neural correlates of audiovisual temporal processing – Comparison of temporal order and simultaneity judgments*. Neuroscience 300, 432-447.
- BOTVINICK M., COHEN J., 1998. *Rubber hands 'feel' touch that eyes see*. Nature 391, 756-756.
- COCO M. I., MALCOLM G. L., KELLER F., 2014. *The interplay of bottom-up and top-down mechanisms in visual guidance during object naming*. Quart. J. Exp. Psychol. 67, 1096-1120.
- COFFMAN B. A., CANDELARIA-COOK F. T., STEPHEN J. M., 2020. *Unisensory and multisensory responses in fetal alcohol spectrum disorders (FASD): Effects of spatial congruence*. Neuroscience 430, 34-46.
- COLAVITA F. B., 1974. *Human sensory dominance*. Percept. Psychophys. 16, 409-412.

- COLAVITA F. B., 1982. *Visual dominance and attention in space*. Bull. Psychonom. Soc. 19, 261-262.
- COLONIUS H., DIEDERICH A., 2017. *Measuring multisensory integration: from reaction times to spike counts*. Scient. Rep. 7, doi:10.1038/s41598-017-03219-5.
- COLONIUS H., DIEDERICH A., 2020. *Formal models and quantitative measures of multisensory integration: a selective overview*. Eur. J. Neurosci. 51, 1161-1178.
- CONREY B., PISONI D., 2003. *Detection of auditory-visual asynchrony in speech and nonspeech signals*. Research on Spoken Language Processing 26.
- COOK S. J., JARREL T. A., BRITTIN C. A., WANG Y., BLONIAZ A. E., YAKOVLEV M. A., NGUYEN K. C. Q., TANG L. T. H., BAYER E. A., DUERR J. S., BÜLOW H. E., HOBERT O., HALL D. H., EMMONS S. W., 2019. *Whole-animal connectomes of both Caenorhabditis elegans sexes*. Nature 571, 63-71.
- CRAPSE T. B., LAU H., BASSO M. A., 2018. *A role for the superior colliculus in decision criteria*. Neuron 97, 181-194.
- DIEDERICH A., 1994. *A diffusion model for intersensory facilitation of reaction time*. [W:] Contributions to Mathematical Psychology, Psychometrics, and Methodology. FISCHER G. H., LAMING D. (red.). Springer-Verlag, New York, 207-220.
- DIEDERICH A., COLONIUS H., 2004. *Bimodal and trimodal multisensory enhancement: effects of stimulus onset and intensity on reaction time*. Percept. Psychophys. 66, 1388-1404.
- DUNCAN J., 1996. *Cooperating brain systems in selective perception and action*. [W:] Attention and performance 16: Information integration in perception and communication. INUI T., MCCLELLAND J. L. (red.). Cambridge, MA, US, The MIT Press, 549-578.
- EIMER M., 2004. *Multisensory integration: how visual experience shapes spatial perception*. Curr Biol. 14, R115-R117.
- ERNST M. O., BÜLTHOFF H. H., 2004. *Merging the senses into a robust percept*. Trends Cognit. Sci. 8, 162-169.
- EYSENCK M., KEANE M., 2020. *Cognitive psychology: a student's handbook*. A Physiology Press Book.
- FUJISAKI W., SHIMOJO S., KASHINO M., NISHIDA S. Y., 2004. *Recalibration of audiovisual simultaneity*. Nat. Neurosci. 7, 773-778.
- FURLAN M., SMITH A. T., WALKER R., 2015. *Activity in the human superior colliculus relating to endogenous saccade preparation and execution*. J. Neurophysiol. 114, 1048-1058.
- GOLDSTEIN E. B., 2010. *Sensation and perception*. Wadsworth, Cengage Learning, Belmont, CA.
- GREGORY R. L., 2004. *The oxford companion to the mind*. Oxford University Press.
- GUTTMAN S. E., GILROY L. A., BLAKE R., 2005. *Hearing what the eyes see: auditory encoding of visual temporal sequences*. Psychol. Sci. 16, 228-235.
- HARTCHER-O'BRIEN J., GALLACE A., KRINGS B., KOPPEN C., SPENCE C., 2008. *When vision 'extinguishes' touch in neurologically-normal people: extending the colavita visual dominance effect*. Exp. Brain Res. 186, 643-658.
- HAY J. C., PICK H. L., IKEDA K., 1965. *Visual capture produced by prism spectacles*. Psychonom. Sci. 2, 215-216.
- HECHT D., REINER M., 2009. *Sensory dominance in combinations of audio, visual and haptic stimuli*. Exp. Brain Res. 193, 307-314.
- HILLOCK-DUNN A., WALLACE M. T., 2012. *Developmental changes in the multisensory temporal binding window persist into adolescence*. Dev. Sci. 15, 688-696.
- HILLOCK A. R., POWERS A. R., WALLACE M. T., 2011. *Binding of sights and sounds: Age-related changes in multisensory temporal processing*. Neuropsychologia 49, 461-467.
- HOLMES N. P., 2007. *The law of inverse effectiveness in neurons and behaviour: multisensory integration versus normal variability*. Neuropsychologia 45, 3340-3345.
- HOLMES N. P., 2009. *The principle of inverse effectiveness in multisensory integration: some statistical considerations*. Brain Topogr. 21, 168-176.
- HOPFIELD J., TANK D., 1986. *Computing with neural circuits: a model*. Science 233, 625-633.
- HORVÁTH J., CZIGLER I., WINKLER I., TEDER-SÄLEJÄRVI W. A., 2007. *The temporal window of integration in elderly and young adults*. Neurobiol. Aging 28, 964-975.
- HORWITZ G. D., NEWSOME W. T., 2001. *Target selection for saccadic eye movements: direction-selective visual responses in the superior colliculus*. J. Neurophysiol. 86, 2527-2542.
- ISA T., HALL W. C., 2009. *Exploring the superior colliculus in vitro*. J. Neurophysiol. 102, 2581-2593.
- KAGANOVICH N., SCHUMAKER J., 2016. *Electrophysiological correlates of individual differences in perception of audiovisual temporal asynchrony*. Neuropsychologia 86, 119-130.
- KAWAKAMI S., UONO S., OTSUKA S., YOSHIMURA S., ZHAO S., TOICHI M., 2020. *Atypical multisensory integration and the temporal binding window in autism spectrum disorder*. J Autism Dev Disord., doi:10.1007/s10803-020-04452-0.
- KERSTEN D., YUILLE A., 2003. *Bayesian models of object perception*. Curr. Opin. Neurobiol. 13, 150-158.
- KING A. J., PALMER A. R., 1985. *Integration of visual and auditory information in bimodal*

- neurones in the guinea-pig superior colliculus. *Exp. Brain Res.* 60, 492-500.
- KITAGAWA N., ICHIHARA S., 2002. *Hearing visual motion in depth.* *Nature* 416, 172-174.
- KNILL D. C., POUGET A., 2004. *The bayesian brain: the role of uncertainty in neural coding and computation.* *Trends Neurosci.* 27, 712-719.
- KOPPEN C., SPENCE C., 2007a. *Audiovisual asynchrony modulates the Colavita visual dominance effect.* *Brain Res.* 1186, 224-232.
- KOPPEN C., SPENCE C., 2007b. *Spatial coincidence modulates the Colavita visual dominance effect.* *Neurosci. Lett.* 417, 107-111.
- KOSTAKI M., VATAKIS A. 2018. *Temporal order and synchrony judgments: a primer for students.* [W:] *Timing and time perception: procedures, measures, and applications.* VATAKIS A., BALCÝ F., DI LUCA M., CORREA Á. (red.), doi:10.1163/9789004280205_012
- KOZIOL L. F., BUDDING D. E., CHIDEKEL D., 2011. *Sensory integration, sensory processing, and sensory modulation disorders: putative functional neuroanatomic underpinnings.* 770-792.
- LANG A., 1995. *Defining audio/video redundancy from a limited-capacity information processing perspective.* *Commun. Res.* 22, 115-186.
- LAURIENTI P. J., PERRAULT T. J., STANFORD T. R., WALLACE M. T., STEIN B. E., 2005. *On the use of superadditivity as a metric for characterizing multisensory integration in functional neuroimaging studies.* *Exp. Brain Res.* 166, 289-297.
- LEWKOWICZ D. J., FLOM R., 2014. *The audio-visual temporal binding window narrows in early childhood.* *Child Dev.* 85, 685-694.
- LI L., REHR R., BRUNS P., GERKMANN T., RÖDER B. 2020. *A survey on probabilistic models in human perception and machines.* *Front Robot AI* 7, 85.
- LODISH H., BERK A., KAISER C. A., KRIEGER M., SCOTT M. P., BRETESCHER A., i współaut., 2008. *Molecular cell biology.* W. H. Freeman and Company, Nowy Jork
- MAMASSIAN P., LANDY M., MALONEY L., LEWICKI S., 2002. *Bayesian modelling of visual perception.* [W:] *Probabilistic models of the brain: perception and neural function.* RAO R. P. N., OLSHAUSEN B. A., LEWICKI M. S. (red.). The MIT Press, doi:10.7551/mitpress/5583.003.0005
- MCMAINS S., KASTNER S., 2011. *Interactions of top-down and bottom-up mechanisms in human visual cortex.* *J. Neurosci.* 31, 587-597.
- MCPEEK R., KELLER E., 2002. *Saccade target selection in the superior colliculus during a visual search task.* *J. Neurophysiol.* 88, 2019-2034.
- MEREDITH M. A., 2002. *On the neuronal basis for multisensory convergence: a brief overview.* *Brain Res. Cognit. Brain Res* 14, 31-40.
- MEREDITH M. A., NEMITZ J. W., STEIN B. E., 1987. *Determinants of multisensory integration in superior colliculus neurons. I. Temporal factors.* *J. Neurosci.* 7, 3215-3229.
- MEREDITH M. A., STEIN B. E., 1983. *Interactions among converging sensory inputs in the superior colliculus.* *Science* 221, 389-391.
- MILLER R. L., STEIN B. E., ROWLAND B. A., 2017. *Multisensory integration uses a real-time unisensory-multisensory transform.* *J. Neurosci.* 37, 5183-5194.
- MYUNG I. J., 2003. *Tutorial on maximum likelihood estimation.* *J. Math. Psychol.* 47, 90-100.
- NOSSELT T., RIEGER J. W., SCHOENFELD M. A., KANOWSKI M., HINRICHS H., HEINZE H. J., i współaut., 2007. *Audiovisual temporal correspondence modulates human multisensory superior temporal sulcus plus primary sensory cortices.* *J. Neurosci.* 27, 11431-11441.
- ORTEGA L., GUZMAN-MARTINEZ E., GRABOWECKY M., SUZUKI S. 2014. *Audition dominates vision in duration perception irrespective of salience, attention, and temporal discriminability.* *Atten. Percept. Psychophys.* 76, 1485-1502.
- PAVANI F., SPENCE C., DRIVER J., 2000. *Visual capture of touch: out-of-the-body experiences with rubber gloves.* *Psychol. Sci.* 11, 353-359.
- PERRAULT T. J., VAUGHAN J. W., STEIN B. E., WALLACE M. T., 2005. *Superior colliculus neurons use distinct operational modes in the integration of multisensory stimuli.* *J. Neurophysiol.* 93, 2575-2586.
- PERRAULT T. J., VAUGHAN J. W., STEIN B. E., WALLACE M. T., 2003. *Neuron-specific response characteristics predict the magnitude of multisensory integration.* *J. Neurophysiol.* 90, 4022-4026.
- POPULIN L. C., YIN T. C. T., 2002. *Bimodal interactions in the superior colliculus of the behaving cat.* *J. Neurosci.* 22, 2826-2834.
- POWERS A. R., HILLOCK A. R., WALLACE M. T., 2009. *Perceptual training narrows the temporal window of multisensory binding.* *J. Neurosci.* 29, 12265-12274.
- RECANZONE G. H., 2003. *Auditory influences on visual temporal rate perception.* *J. Neurophysiol.* 89, 1078-1093.
- REGENBOGEN C., JOHANSSON E., ANDERSSON P., OLSSON M. J., LUNDSTRÖM J. N., 2016. *Bayesian-based integration of multisensory naturalistic perithreshold stimuli.* *Neuropsychologia* 88, 123-130.
- ROBINSON C. W., SLOUTSKY V. M., 2013. *When audition dominates vision: evidence from cross-modal statistical learning.* *Exp. Psychol.* 60, 113-121.
- ROLLS E. T., 2019. *Taste and smell processing in the brain.* *Handbook Clin. Neurol.* 164, 97-118.
- ROWLAND B. A., QUESSY S., STANFORD T. R., STEIN B. E., 2007. *Multisensory integration short-*

ens physiological response latencies. *J. Neurosci.* 27, 5879-5884.

SADOWSKI B., 2006. *Biologiczne mechanizmy zachowania się ludzi i zwierząt*. Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa.

SKINNER B. F., 1984. *The evolution of behavior*. *J. Exp. Anal. Behav.* 41, 217-221.

SPENCE C., 2013. Just how important is spatial coincidence to multisensory integration? *Evaluating the spatial rule*. *Ann. NY Acad. Sci.* 1296, 31-49.

SPORNS O., TONONI G., KÖTTER R., 2005. *The human connectome: a structural description of the human brain*. *PLoS Comput Biol.* 1, e42.

STANFORD T. R., QUESSY S., STEIN B. E., 2005. *Evaluating the operations underlying multisensory integration in the cat superior colliculus*. *J. Neurosci.* 25, 6499-6508.

STANFORD T. R., STEIN B. E., 2007. *Super-additivity in multisensory integration: putting the computation in context*. *Neuroreport* 18, 787-792.

STEIN B. E., MEREDITH M. A., 1993. *The merging of the senses*. *Cognitive neuroscience series*. MIT Press, Cambridge, Mass., 211.

STEIN B. E., STANFORD T. R., 2008. *Multisensory integration: current issues from the perspective of the single neuron*. *Nat. Rev. Neurosci.* 9, 255-266.

STEIN B. E., STANFORD T. R., RAMACHANDRAN R., PERRAULT T. J., ROWLAND B. A., 2009. *Challenges in quantifying multisensory integration: alternative criteria, models, and inverse effectiveness*. *Exp. Brain Res.* 198, 113-126.

STEVENSON R. A., GHOSE D., FISTER J. K., SARKO D. K., ALTIERI N. A., KURELA L. R., i współaut., 2014. *Identifying and quantifying multisensory integration: a tutorial review*. *Brain Topogr.* 27, 707-730.

STEVENSON R. A., WILSON M. M., POWERS A. R., WALLACE M. T., 2013. *The effects of visual training on multisensory temporal processing*. *Exp. Brain Res.* 225, 479-489.

TALSMA D., SENKOWSKI D., SOTO-FARACO S., WOLDORFF M. G., 2010. *The multifaceted interplay between attention and multisensory integration*. *Trends Cognit. Sci.* 14, 400-410.

TODD J. W., 1912. *Reaction to multiple stimuli*. The Science Press, doi:10.1037/13053-000.

TOLKIEHN M., SCHULTZ S. R., 2019. *Neural ensemble activity depends on stimulus type in mouse primary visual cortex*. *bioRxiv*, doi:10.1101/708636.

URSINO M., CUPPINI C., MAGOSSO E., 2014. *Neurocomputational approaches to modelling multisensory integration in the brain: a review*. *Neural Netw.* 60, 141-165.

VAN DER STOEP N., COLONIUS H., NOEL J-P., WALLACE M. T., DIEDERICH A., 2020. *Audiovisual*

integration in depth: Modeling the effect of distance and stimulus effectiveness using the TWIN model. *J. Math. Psychol.* 99, 102443.

VAN EIJK R. L., KOHLRAUSCH A., JUOLA J. F., VAN DE PAR S., 2008. *Audiovisual synchrony and temporal order judgments: effects of experimental method and stimulus type*. *Percept. Psychophys.* 70, 955-968.

VAN ESSEN D. C., SMITH S. M., BARCH D. M., BEHRENS T. E. J., TACOUB E., UGURBIL K., 2013. *The WU-minn human connectome project: an overview*. *Neuroimage* 80, 62-79.

VAN WASSENHOVE V., GRANT K. W., POEPEL D., 2007. *Temporal window of integration in auditory-visual speech perception*. *Neuropsychologia* 45, 598-607.

VATAKIS A., NAVARRA J., SOTO-FARACO S., SPENCE C., 2007. *Temporal recalibration during asynchronous audiovisual speech perception*. *Exp. Brain Res.* 181, 173-181.

VIDAL M., 2017. *Hearing flashes and seeing beeps: Timing audiovisual events*. *PLoS One* 12, e0172028.

VROOMEN J., KEETELS M., DE GELDER B., BERTELSON P., 2004. *Recalibration of temporal order perception by exposure to audio-visual asynchrony*. *Cognit. Brain Res.* 22, 32-35.

WANG W., DATTA H., SUSSMAN E., 2005. *The development of the length of the temporal window of integration for rapidly presented auditory information as indexed by MMN*. *Clin. Neurophysiol.* 116, 1695-1706.

WELCH R. B., WARREN D. H., 1980. *Immediate perceptual response to intersensory discrepancy*. *Psychol. Bull.* 88, 638-667.

WHITE A. L., LUNAU R., CARRASCO M., 2014. *The attentional effects of single cues and color singletons on visual sensitivity*. *J. Exp. Psychol.* 40, 639-652.

YABE H., TERVANIEMI M., SINKKONEN J., HUOTILAINEN M., ILMONIEMI R. J., NÄÄTÄNEN R., 1998. *Temporal window of integration of auditory information in the human brain*. *Psychophysiology* 35, 615-619.

YANTIS S., 2008. *The neural basis of selective attention: cortical sources and targets of attentional modulation*. *Curr. Dir. Psychol. Sci.* 17, 86-90.

ZEHETLEITNER M., KOCH A. I., GOSCHY H., MÜLLER H. J., 2013. *Salience-based selection: attentional capture by distractors less salient than the target*. *PLoS One* 8, e52595.

ZHI X., SUN Q., YAMAKI K., SAITO Y., 2005. *Multisensory processes of auditory-visual stimuli onset asynchrony in human cortex*. *Int. Congr. Ser.* 1278, 141-144.

ZHOU Y., ACERBI L., MA W. J., 2018. *The role of sensory uncertainty in simple perceptual organization*. *bioRxiv*, doi:10.1371/journal.pcbi.1006308.

HANNA RÓŻYCKA, PAWEŁ REK

*Department of Behavioural Ecology, Institute of Environmental Biology, Faculty of Biology, Adam Mickiewicz University in Poznań,
Uniwersytetu Poznańskiego 8, 61-614 Poznań, e-mail: hanroz@amu.edu.pl*

MULTISENSORY INTEGRATION: AN IMPORTANT PROCESS OF PERCEPTION

Summary

The environment in which we live is dynamic and full of stimuli. Most phenomena consist of at least a few different types of information that are received simultaneously using different senses. Proper combining and integrating data are therefore key elements for effective functioning in such a space. The process of multisensory integration allows the integration of stimuli at the level of the nervous system. Multisensory integration is an issue that is widely discussed in various fields of science, which constantly raises many questions. However, there is a lack of papers that touch on the subject holistically. The article aims to present the most important issues related to this process, such as behavioral and neural perspectives and the basic rules that characterize it.

Key words: multisensory integration, perception, stimuli, senses, nervous system