

不同注意任务类型及难度对猕猴微眼动的影响*

叶晶莹^{1)**} 薛林雁^{1, 2)**} 黄丹¹⁾ 杨月皎¹⁾ 陈 焱^{1)***}

(¹⁾上海交通大学生物医学工程学院, 上海 200240; (²⁾河北大学质量技术监督学院, 保定 071000)

摘要 微眼动是视觉注视过程中幅度最大、速度最快的眼动, 可以消除由于神经系统适应性而产生的视觉衰退现象, 在视觉信息处理过程中发挥着重要作用. 基于微眼动与视觉感知功能的相关性, 设计实验研究猕猴完成显性、隐性注意任务以及不同难度显性注意任务时, 视觉注视情况下微眼动的差异. 通过对不同难度显性注意任务下微眼动的参数进行比较, 发现随着任务难度的增加, 微眼动的幅度、速率和频率都被抑制. 另一方面, 对比不同类型的视觉感知任务(显性注意和隐性注意), 发现在相似的实验范式下, 隐性注意对微眼动的频率有明显的抑制作用, 但幅度和频率没有得到一致的结果, 这表明视觉注意任务类型的不同或将导致猕猴完成任务的策略不同. 这些工作将为今后进一步研究微眼动产生的神经机制以及视觉注意过程中眼动的作用机制奠定良好的基础.

关键词 微眼动, 显性注意, 隐性注意, 任务难度

学科分类号 R338.2+5, R339.14+5, R339.14+6

DOI: 10.3724/SP.J.1206.2014.00122

视觉信息经过视网膜初步处理到达初级视皮层(V1)后再进行深入加工, 最终产生视觉认知, 视觉认知的产生与视觉注意密切相关. 视觉注意是指利用有限的大脑视觉神经系统资源从外界提供的大量视觉信息中选取最重要信息, 同时滤除无关信息的知觉过程^[1]. 根据注意在视觉空间中转移时眼球是否移动可将注意分为显性注意(overt attention)和隐性注意(covert attention)^[2-3]. 显性注意时注视点和注意焦点是重合的, 注意焦点的转移伴随着眼球的移动, 而隐性注意在发生注意焦点转移时眼球始终盯着注视点不变. 隐性注意被广泛用于研究视觉注意的神经机制. 隐性地把注意力集中于视野中的某个区域, 我们可以更快地对发生于这个区域的刺激作出反应. 任务难度的增加可以增大注意负荷(attention load), 减少目标周围无关刺激(distractor)的干扰, 降低注意焦点转移的可能性. 已有的人功能磁共振成像(fMRI)^[4]和猕猴神经电生理研究发现, 视觉注意任务难度的变化对 V1^[5]、V4^[6]、下颞区(inferior temporal cortex)^[7]、前额叶(prefrontal cortex)^[8]等视觉皮层的功能活动有影响, 这种调制被认为与大脑的眼动调节密切相关.

视觉注视时眼球并非完全静止, 而是不断进行

非自主的小幅度的眼球运动, 包括震颤(tremor)、漂移(drift)和微眼动(microsaccade). 其中, 微眼动是注视过程中幅度最大、速度最快的眼球运动^[1, 9-11]. 早期的心理物理学实验中, 被试报告在长时间注视一个物体时, 注视点外周物体逐渐消失(troxler fading 现象^[12]), 而微眼动可使消失的物体重新被感知, 说明微眼动和视觉感知之间存在密切关系. 神经生理学实验也表明微眼动可以改变 V1^[13]、V4^[14]、中颞区(middle temporal cortex, MT)^[15]、后顶叶皮层外侧顶内沟区(lateral intraparietal area, LIP)^[15]、腹顶内沟区(ventral intraparietal area, VIP)^[15]等皮层神经元的电活动, 并与上丘(superior colliculus, SC)^[16]神经元的峰电位发放水平密切相关. 在视觉搜索过程中, 快速眼动的抑制被认为是保持视觉稳定性的必要条件, 行为学研究发现微眼动同样具有

* 国家自然科学基金(31070981, 91120304, 11104058), 河北省自然科学基金(A2011201155)和河北省高等学校科学技术研究项目(Z2013045)资助项目.

** 共同第一作者.

*** 通讯联系人.

Tel: 021-34204076, E-mail: yao.chen@sjtu.edu.cn

收稿日期: 2014-04-27, 接受日期: 2014-07-08

抑制效应^[17-18]。微眼动的发生频率在视觉刺激出现以后很短的时间内下降, 并且 MT、LIP、VIP 的神经元活动被抑制^[15]。微眼动的抑制作用可能是保持静态物体认知功能的一个有效补充。

行为学研究发现快速眼动和微眼动具有相似的生理和功能特性, 表明两者具有相似的神经机制。喙侧上丘(SC)神经元的活动被认为是产生微眼动的主要原因^[1, 19-20]。上丘接收来自前眼动区(frontal eye fields, FEF)、顶叶眼动区(parietal eye fields)和辅助眼动区(supplementary eye fields)的兴奋性输入和来自基底神经节(basal ganglia)的抑制性输入, 以及来自视觉或其他感觉系统的信息输入, 这些输入信息组成了一个对刺激空间位置进行编码的二维视网膜拓扑图(retinotopic map)。根据拓扑图中输入信息空间位置的区别, 可将上丘分成喙侧和尾侧两个区域, 其中喙侧主要通过驱动 OPNs (omnipause neurons) 神经元来抑制眼动的发生, 对注视的稳定性起到重要作用。上丘尾侧主要驱动 LLBNs (long-lead burst neurons) 神经元。上丘的这两条通路是相互抑制的, 没有微眼动时处于抑制平衡状态。在注视时, 上丘视网膜拓扑图活动以代表注视点的喙侧区域为主, 因此, OPNs 兴奋, LLBNs 受到了 OPNs 的抑制。持续注视时, 由于神经系统的适应性使上丘尾侧输入减弱, 或者由于随机性神经噪声和注视错误, 上丘视网膜拓扑图活动中心偏离代表注视中心点的尾侧区域, 从而使 OPNs 的输入减弱, LLBNs 的输入增强, 此时 LLBNs 对 OPNs 的抑制作用逐渐增加, 直到打破了两条通路相互抑制的平衡, 就可以驱动 BNs (burst neurons) 产生一个动作电位, 进而出现一个微眼动。这个机制对快速眼动同样适用, 只不过快速眼动发生时 BNs 发放的活动脉冲幅度更大、持续时间更长。

目前的研究^[21-24]表明, 当产生视觉注意的神经系统和产生微眼动的神经系统广泛重叠时, 微眼动的方向、频率和幅度明显受到隐性注意的调制。比如, 一个表明空间位置的视觉注意线索会使得微眼动朝向或者反向偏离这个线索^[10]。这些研究都只关注了隐性注意对微眼动的调制, 没有比较显性注意和隐性注意对微眼动调制的区别。此外, 关于不同任务难度对微眼动影响的研究较少, 并且已知的研究没有得到任务难度对微眼动影响的一致性结论。比如, Pastukhov 和 Braun^[25]发现微眼动的频率会随着视觉任务难度的增加而减少; Benedetto 等^[26]发现在模拟驾驶任务时微眼动的频率随任务难度的增加

而增加; Chen 等^[5]发现任务难度对灵长类动物的微眼动频率没有影响。

为了比较显性注意和隐性注意对微眼动的调制, 以及不同难度的视觉显性注意任务对微眼动的影响, 本文设计了两种视觉注意任务类型, 一种是注视点和注意焦点重合的显性注意任务, 另一种是注意焦点在注视点外周的隐性注意任务, 其中显性注意任务又按任务难度分为简单和复杂显性注意任务。结果发现, 在显性注意任务中, 任务难度的增加对猕猴微眼动的频率、幅度和速率有明显的抑制作用, 隐性注意下微眼动的频率比显性注意有显著下降, 但幅度和速率并没有被抑制。

1 材料与方法

1.1 动物准备

本实验数据收集于 G 和 N 2 只成年健康猕猴(体重 6~9 kg)。在全身麻醉和严格无菌条件下, 每只猕猴进行了头部固定棒(head post)植入和眼部线圈(eye coil)植入等外科手术, 手术过程简述如下。

用盐酸氯胺酮(ketamine hydrochloride, 25 mg/kg, i.m.)进行术前麻醉诱导, 并辅助硫酸阿托品(atropine sulfate, i.m.)抑制唾液分泌, 注射地塞米松(dexamethasone sodium, i.m.)防止脑水肿。随后进行静脉插管和气体插管, 快速静脉推入丙泊酚(propofol)使动物进入深度麻醉, 同时进行人工辅助呼吸。在整个实验过程中记录和监护动物的体温、心率、呼吸率、血氧饱和度和呼气末二氧化碳浓度等生命体征, 适时调整麻醉气体异氟烷的浓度(1.5%~3%)使猴子处于平稳的麻醉状态。同时, 手术过程中通过加热毯保持猴子的体温(加热毯的温度设定为 38℃~40℃)。在实施眼部线圈的植入手术时, 沿角膜缘后约 2 mm 位置剪开巩膜, 钝性分离巩膜实质层(此层几乎无血管)约 1 cm, 放入线圈, 并将线圈的两根导线经皮下穿出后焊接到连接头的引脚上。在实施头部固定棒植入手术时, 在猴子头骨中央用头骨螺丝固定一根竖直的金属棒, 以后的动物实验利用这根棒固定猴子的头部。实验动物的使用遵照 NIH 实验动物使用条例, 并获得上海交通大学实验动物管理及伦理委员会的许可。

1.2 实验方法和行为学任务

实验室搭建了视觉行为学实验系统平台, 包括视觉刺激(visionworks)、奖励系统(reward)、抓放棒设备(bar)、眼动采集(eye coil)、控制系统(cortex)和信号采集与放大设备(omniplex)等软硬件。视觉刺

激由 Visionworks(Vision Research Graphics, Inc.)程序产生, 通过一台 CRT 显示器(SONY GDM-F520)呈现, 刷新率为 150 Hz, 屏幕分辨率 640×480, 覆盖 40°×30°视角; Reward 系统用蠕动泵(创锐, BT100M)控制给水量和给水时间; Eye coil (ScleraTrak™, Crist Instrument Inc, 采样频率 1000 Hz, 空间分辨率小于 0.003 deg.)系统用电磁

线圈法测量眼动信号, 并传送到 Cortex 和 Omniplex 系统; Cortex 通过与其他系统的信号交互对整个实验流程进行控制; 眼动数据最终由 Omniplex (Omniplex® D Neural Data Acquisition System, PlexonInc)系统采集并进行后续处理.

视觉行为学任务的设计如图 1 所示, 其中图 1a 为简单显性注意任务, 图 1b 为隐性注意任务.

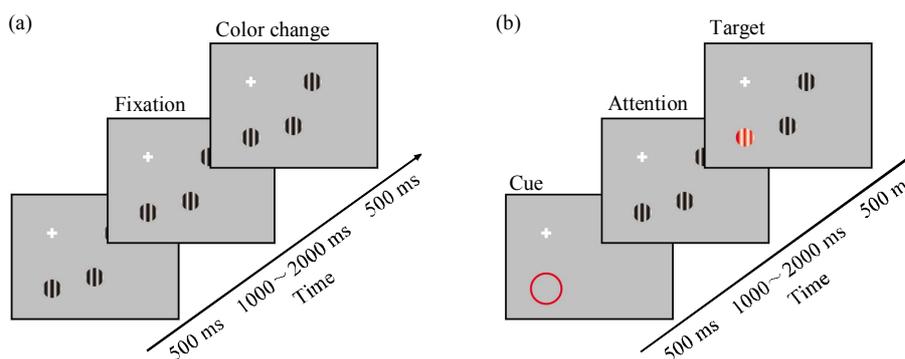


Fig. 1 Illustration of the attentional tasks

(a) Trial sequence with fixation and response interval of easy overt attentional task. A small white cross appeared in the upper left of the screen and three drifting gratings with the same eccentricity were simultaneously presented at the directions of 0°, -90° and -45°. Following a randomized period of time, the fixation point changed color and the animal must release bar within 0.5 s. (b) Covert attention task. Two rhesus monkeys were trained to fixate a small cross while covertly attending to a spatial location that was cued at the beginning of each trail. Following the cue, which was a thin red ring larger than the target, drifting gratings were presented simultaneously at three different spatial locations for 1~2 s. Following a randomized period of time, the target changed color and animal was tasked with detecting the change by releasing a bar within 0.5 s.

在显性注意任务中, Cortex 控制系统发出“滴”的声音提示一次任务(trial)开始, 此时猕猴需要手握金属棒, 同时显示器左上角出现一个白色的十字作为注视点. 为了进行显性注意和隐性注意的对比, 我们设计和隐性注意任务类似的三个运动光栅(drift grating), 同时出现在十字周围水平向右 0°、垂直向下-90°和右下角-45°三个位置, 并且从 trail 开始到结束一直出现. 经过一段随机时间(1000~2000 ms)后十字变色, 猕猴需尽快做出放棒反应以得到果汁奖励(反应时间越短奖励越多, 1000 ms 以上则没有奖励). 在每次完成任务的过程中, 猕猴必须将注视点放在十字周围 2×2 视度(deg.)的注视框(fixation window)内, 否则本次 trial 将提前终止. 检测目标的颜色变化分为简单和困难两类, 在简单显性注意任务中, 中心十字由白色变为红色(RGB: 255, 0, 0); 在困难显性注意任务中, 中心十字由白色变为浅红色(RGB: 120, 0, 0). 截取十字变色前 1200 ms 的眼动数据进行分析.

在隐性注意任务中, 猕猴的注视点仍然是十字, 注意的区域与注视点分离. 实验开始时在屏幕左上角出现一个白色十字, 同时在十字水平向右 0°、垂直向下-90°或右下角-45°三个位置随机出现一个红色的圆环作为视觉注意线索(cue), 整个实验过程中, 猴子的注视点都必须保持在十字周围 2 视度的注视框内. 注意线索出现 500 ms 后消失, 在十字附近的三个随机位置出现三个运动光栅作为视觉刺激, 三个光栅除了空间位置不同, 其他参数包括朝向(orientation)、方向(direction)、空间频率(spatial frequency)、时间频率(temporal frequency)和大小(size)等都相同. 在接下来的 1000~2000 ms 之间的某个随机时间, 注意线索指示位置的光栅变为红色, 猴子需尽快做出放棒反应以获取奖励.

实验中调整猴坐椅的位置, 保证注视点在猕猴双眼正前方 57 cm 处, 这样显示器上 1 cm 长度对应了 1 deg. 视度. 呈现视觉刺激时, 将注视点放在显示器左上角位置, 这是为了在之后的电生理实验

中测定初级视皮层神经元的感受野, 同时在显示器中给呈现的视觉刺激(光栅)留出足够的空间. 经过一年的视觉注视与视觉注意训练, 猕猴完成视觉任务的正确率在 70% 以上, 可以认为猕猴对于行为学实验任务均理解掌握.

1.3 微眼动的采集

我们参考了 Susana M C 团队采用的判断微眼动的算法^[13]. 对每个正确的任务截取目标刺激变色前 1200 ms 的眼动数据(包括水平和垂直方向眼动), 由于采样频率为 1000 Hz, 因此在水平和垂直方向各得到 1200 个采样点. 接下来计算连续两个采样点的眼动幅度变化, 得到水平和垂直方向上的瞬时速率. 为了降低噪声, 对每个瞬时速率进行宽度为 31 ms 的滤波平滑. 经过平滑后的水平瞬时速率和垂直瞬时速率可以合并为瞬时眼动向量, 向量的模表示两个采样点间瞬时眼动的速率(单位: deg/s), 向量的角度表示瞬时眼动的方向(单位: °). 我们将微眼动瞬时速率限定为 3 deg/s 以下, 将超出这个阈值的眼动标记为微眼动结束. 由于微眼动是一段时间内的连续眼球运动, 设置微眼动的最低持续时间为 12 ms, 如果在 12 ms 内眼动结束, 那么这样的眼动就不能作为微眼动. 在一个连续的微眼动周期内, 连续采样点之间眼动方向的变化不大, 因此, 如果连续两个眼动的方向变化(转弯速率)超过 15°, 我们就认为微眼动结束. 转弯速率对于微眼动的判断有重要的意义, 因为即使经过平滑, 眼动的瞬时速率也几乎不为零, 这可能是由于记录噪声或眼动漂移造成的. 在一段连续的时间内, 为确定一个微眼动总体的偏移距离和方向, 将满足瞬时速率、转弯速率和持续时间的连续采样点的瞬时眼动进行矢量叠加, 叠加后的矢量就是一个微眼动, 该矢量的模即为微眼动的幅度. 为了区分更小幅度的眼动(震颤和漂移)和更大幅度的快速眼动, 将幅度的阈值设置为 0.05 到 2 视度之间.

按照上述算法筛选出合格的微眼动后, 可以进一步计算微眼动的速率峰值, 峰值速率取微眼动持续时间内最大的瞬时速率. 最后将每个微眼动的开始时刻、结束时刻、幅度和峰值速率存储到 Matlab 的一个元胞数组中.

为了验证该算法的有效性, 我们画出每次任务截取时间段内的水平方向和垂直方向的眼动, 将出现微眼动的时刻做出标记, 同时经过数据处理, 发现采集的微眼动与微眼动的限定条件吻合. 图 2 为猕猴 N 某一次任务的微眼动, 黑色实线为水平方

向眼动幅度信号, 灰色实线为垂直方向眼动幅度信号, 阴影部分为程序判断出来的微眼动. 接着我们对猕猴 G 和 N 所有的微眼动作出幅度 - 峰值速率的点图, 由图 3 可以看到, 微眼动的幅度和峰值速率呈线性分布. 由此得知该程序可以很好地判断出微眼动并计算其幅度和频率.

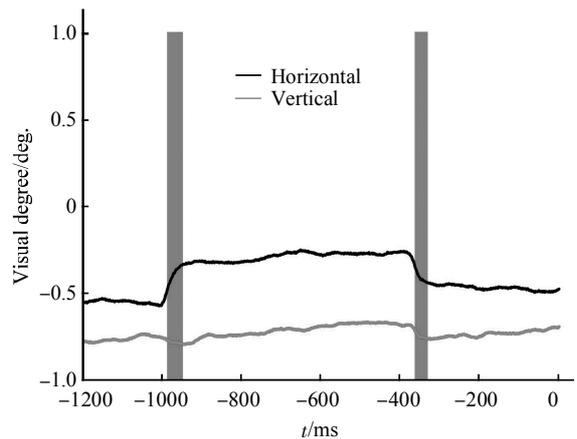


Fig. 2 Illustration of the microsaccade

Horizontal (black) and vertical (gray) eye position traces from one representative trial with microsaccades indicated by gray bars.

1.4 数据处理

首先对每只猕猴的每次任务进行单独处理, 计算出微眼动的幅度、峰值速率和此次任务的反应时间, 接着分析微眼动出现的频率, 最后分别对两种实验范式下所有的微眼动进行总体分析: 计算出微眼动幅度、峰值速率、频率和反应时间的平均值, 采用 Wilcoxon 检验或 Kruskal-Wallis 检验验证显著性差异; 对比分析简单任务和困难任务下所有微眼动幅度的分布(bin width=0.02 deg.)、峰值速率的分布(bin width=0.5 deg./s)和反应时间的分布(bin width=50 ms).

2 结 果

分析两只猕猴 G 和 N 在不同视觉任务(显性注意和隐性注意)和不同任务难度(简单显性任务和困难显性任务)下微眼动的幅度和速率, 发现微眼动的幅度和速率有着线性关系, 即对于幅度较小的微眼动, 其速率也较小; 对于幅度较大的微眼动, 其速率也较大, 图 3a 和 3b 分别为猕猴 G 和猕猴 N 在显性任务下微眼动幅度和频率的关系图. 这一结果也与国外研究微眼动的小组得出的结论相吻合^[13,27].

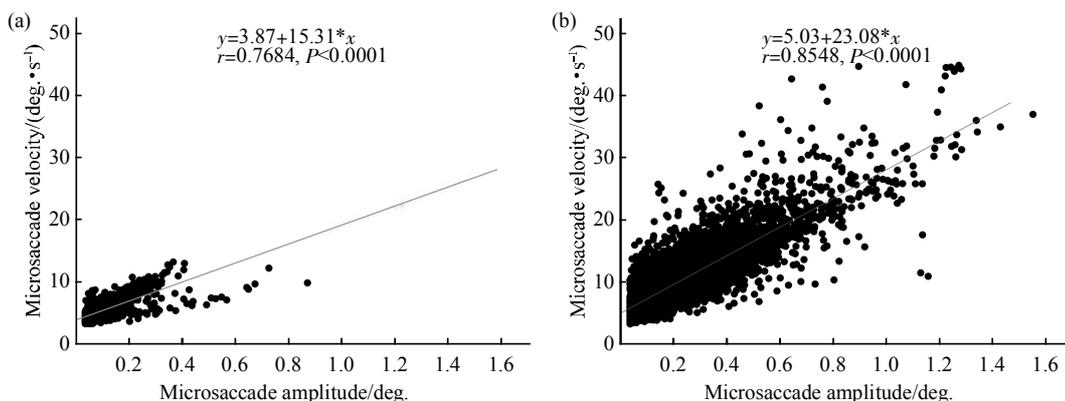


Fig. 3 Relationship between amplitude and velocity in the overt attention tasks

(a, b) Peak velocities of microsaccades as a function of their amplitudes. Each black dot represents a microsaccade with amplitude indicated on the x-axis and peak velocity indicated on the y-axis (a) Macaque G (b) Macaque N.

为了比较不同任务类型和不同任务难度对微眼动的影响，我们选取同一动物相同时间的三种视觉任务，将两只猕猴在不同任务类型下的微眼动参数进行对比，结果见表 1。表中的“*”代表数据之间有显著性差异，包括三类任务的幅度、频率和反

应时间以及显性注意任务下两种难度的峰值速率；没有标记的参数代表没有显著性差异，包括显性任务和隐性任务下的峰值速率。下面我们将分别分析三种任务下反应时间、微眼动频率、微眼动幅度和微眼动速率的对比结果。

Table 1 Physical parameters of microsaccades with Macaque G & N

	Macaque G			Macaque N		
	Easy overt attention	Hard overt attention	Covert attention	Easy overt attention	Hard overt attention	Covert attention
Amplitude/deg.	max: 0.8699 mean: 0.1041*	max: 1.1266 mean: 0.0998*	max: 0.7421 mean: 0.1218*	max: 0.9810 mean: 0.2042*	max: 0.8362 mean: 0.1977*	max: 1.9749 mean: 0.2625*
Velocity/(deg.·s ⁻¹)	min:3.2694 max:13.2211 mean:5.4602*	min:3.2714 max:26.6983 mean:5.4019*	min:3.2240 max:23.8233 mean:5.6431	min:6.0008 max:34.5936 mean:11.9558*	min:5.8003 max:51.8294 mean:11.7038*	min:5.4899 max:62.4493 mean:13.4589
Frequency/Hz	mean: 1.21*	mean: 0.97*	mean: 0.62*	mean: 1.74*	mean: 1.27*	mean: 1.48*
Reaction time/ms	min:156.85 max:517.23 mean:259.42*	min:156.48 max:596.17 mean:281.57*	min:188.63 max:560.60 mean:305.93*	min:181.88 max:307.5 mean:225.66*	min:155.48 max:484.05 mean:257.58*	min:196.08 max:594.43 mean:263.07*

*Kruskal-Wallis test, $P < 0.05$.

2.1 反应时间的对比分析

由表 1 可知，猕猴 N 和猕猴 G 在两种视觉任务下的最小反应时间都小于 200 ms，说明它们对于这两种任务都是理解的，并且两只猕猴在隐性注意下的平均反应时间均比显性注意下的平均反应时

间长。为了进一步证明该结论，我们比较了简单显性注意、困难显性注意和隐性注意下的反应时间，如图 4 所示。我们标出了反应时间在 150~650 ms 区间的频率分布，图中每个区间的步长为 50 ms。

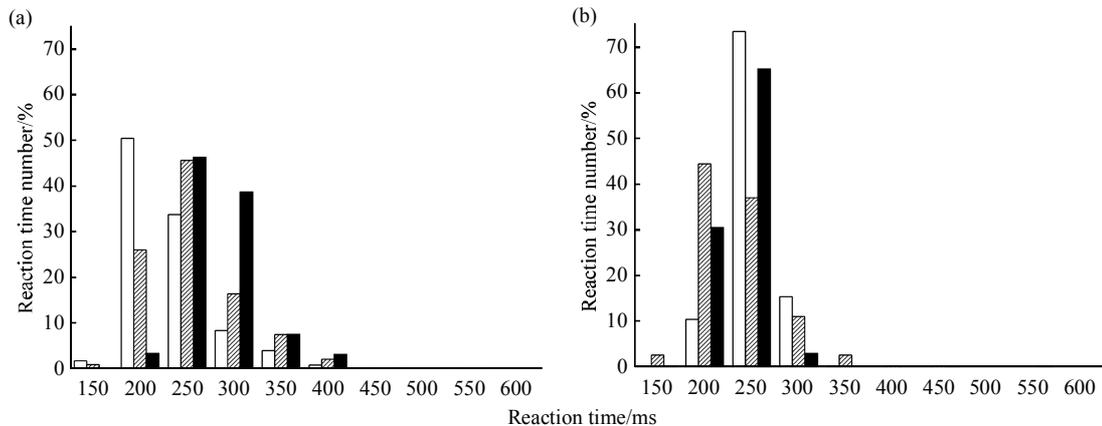


Fig. 4 Frequency histogram of reaction time in different visual tasks

The distribution of reaction time of each task type. (a) Macaque G; (b) Macaque N. □: Easy overt attention; ▨: Hard overt attention; ■: Covert attention.

由图 4 可知, 在显性注意任务中, 猕猴 G 的反应时间集中在 200~300 ms 之间, 而在隐性注意任务中, 猕猴 G 的反应时间多为 250~350 ms. 猕猴 N 也有相似的结论 ($P < 0.0001$, Kruskal-Wallis 检验). 同样, 不难发现困难显性注意任务的反应时间要高于简单显性注意任务的反应时间 ($P < 0.0001$, Kruskal-Wallis 检验), 说明我们设计的两种任务难度是有区分度的.

2.2 频率的对比分析

分析不同任务类型对猕猴微眼动影响时, 由于每天猕猴的状态不同, 因此我们采用同一天的简单显性注意任务和隐性注意任务进行对比. 用于分析猕猴 N 不同视觉任务的有效对数为 17 对, 可用于分析微眼动的显性任务为 803 次, 隐性任务为 2509 次, 频率分别为 1.74 个/s 和 1.27 个/s, 用于分析猕猴 G 不同视觉任务的有效对数为 22 对, 可用于分析微眼动的显性任务为 1155 次, 隐性任务为 3540 次, 频率分别为 1.21 个/s 和 0.62 个/s, 两只猕猴的数据表明隐性任务的微眼动频率均明显小于显性任务 ($P < 0.0001$, Wilcoxon test). 具体对比结果见表 1.

分析不同难度的显性注意任务对猕猴微眼动影响时, 我们也同样采用同一天的简单显性任务和困难显性任务进行对比. 猕猴 N 的 42 天有效数据中简单显性注意任务共计 1 682 次, 困难显性注意任务共计 1 876 次, 出现微眼动的频率分别为 1.74 个/s 和 1.48 个/s. 猕猴 G 的 22 天有效数据

中简单显性注意任务共计 1 155 次, 困难显性注意任务共计 1 172 次, 出现微眼动的频率分别为 1.21 个/s 和 0.97 个/s. 可以看到, 两只猕猴在显性注意下困难任务的微眼动频率均明显小于简单任务 ($P < 0.0001$, Wilcoxon 检验). 具体对比结果见表 1.

2.3 幅度的对比分析

在图 3 中我们已经看到了猕猴 N 和猕猴 G 在显性任务下的微眼动总体情况, 幅度较小 (小于 1 deg.) 的微眼动比例很大, 为了进一步比较两种视觉注意下幅度的不同, 对不同难度的显性注意任务和隐性注意任务下微眼动幅度的频率分布进行了比较 (图 5), 幅度跨度从 0.03~1 deg., 组距为 0.02 deg., 由于 1~2 deg. 之间的微眼动很少, 因此作为累积统计. 图中箭头上标注的数字代表平均幅度, 箭头指向平均幅度所在的位置, 纵轴代表微眼动幅度在某个区间内的频率分布.

对两只猕猴进行在显性任务下不同难度的微眼动幅度对比, 发现随着任务难度的增加微眼动的平均幅度减小 ($P_{\text{Macaque G}}=0.008$, $P_{\text{Macaque N}}=0.046$, Kruskal-Wallis 检验), 说明随着任务难度的增加微眼动的幅度受到抑制. 对两只猕猴进行不同视觉注意类型的微眼动幅度对比, 发现在隐性注意任务下的微眼动平均幅度大于显性注意任务 ($P_{\text{Macaque G}} < 0.0001$, $P_{\text{Macaque N}}=0.0067$, Kruskal-Wallis 检验), 说明在隐性任务下微眼动幅度未被抑制, 也就是说, 隐性注意任务中微眼动的幅度更大.

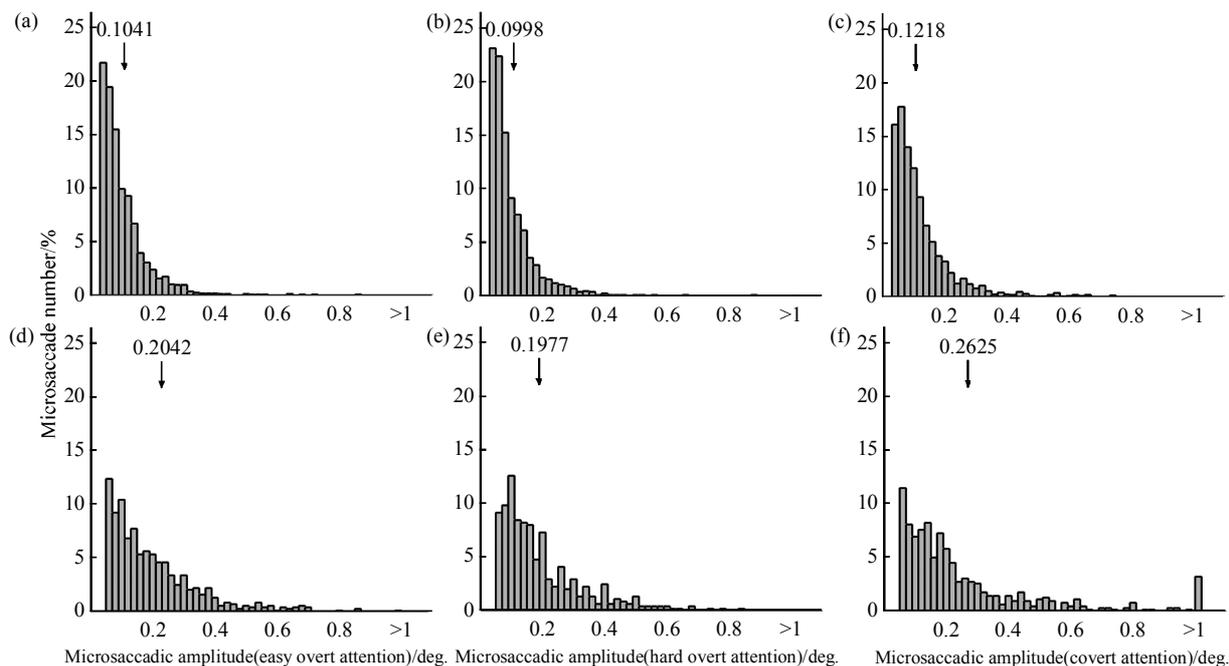


Fig. 5 Frequency histogram of amplitude in different visual tasks

(a ~ f) The distribution of microsaccadic amplitude of easy overt attention task, hard overt attention task and covert attention task. (a, b, c) Macaque G. (d, e, f) Macaque N.

2.4 峰值速率的对比分析

我们对两只猕猴在不同任务下的微眼动速率进行比较(图 6), 速率跨度从 3~30 deg./s, 组距为

0.5 deg./s, 由于 30~45 deg./s 之间的微眼动很少, 因此作为累积统计. 箭头表示峰值速率的平均值.

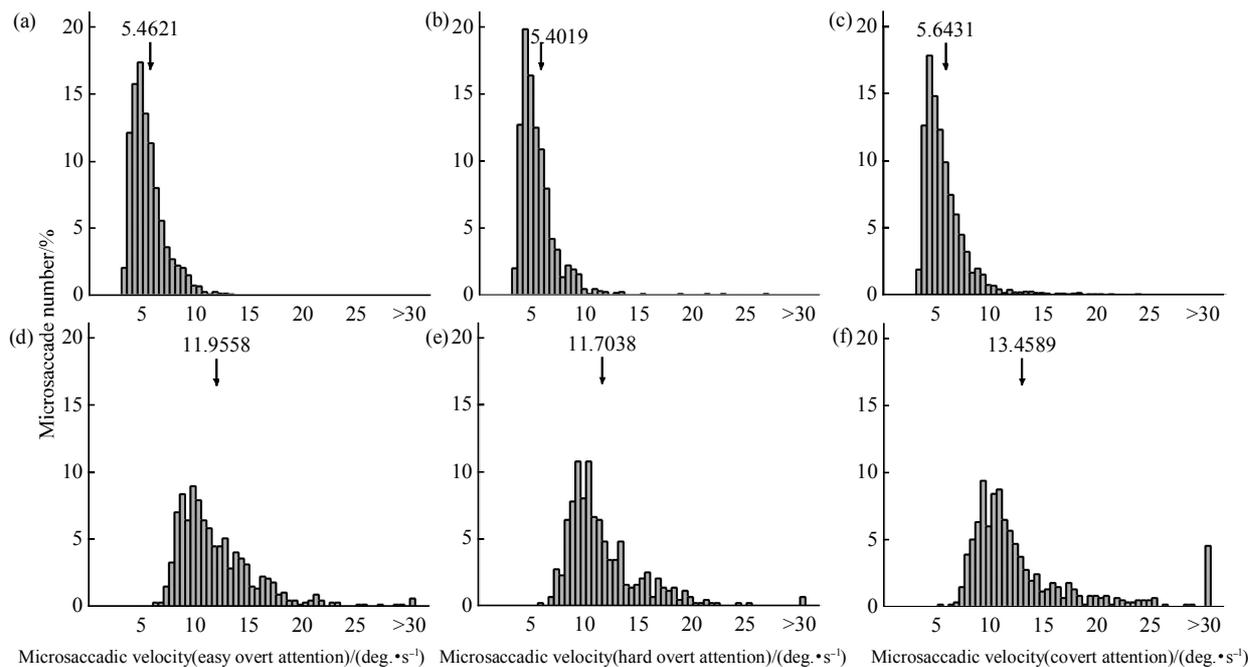


Fig. 6 Frequency histogram of velocity in different visual tasks

(a ~ f) The distribution of microsaccadic peak velocities of easy overt attention task, hard overt attention task and covert attention task. (a, b, c) Macaque G. (d, e, f) Macaque N.

从平均速率对比可以得到与幅度一致的结果, 即在不同难度的显性任务下, 随着任务难度的增加, 猕猴 G 和猕猴 N 微眼动平均速率减小($P_{\text{Macaque G}}=0.03$, $P_{\text{Macaque N}} < 0.001$, Kruskal-Wallis 检验), 说明随着任务难度的增加微眼动的速率受到抑制. 而在不同视觉注意类型的微眼动速率比较下, 隐性注意任务下微眼动的峰值速率与显性注意任务下的峰值速率相比, 没有显著性差异($P_{\text{Macaque G}}=0.3704$, $P_{\text{Macaque N}}=0.1124$, Kruskal-Wallis 检验).

3 讨 论

微眼动与眼动具有相似的幅度 - 峰值速率之间的线性关系^[8], 但是微眼动的幅度比快速眼动小得多, 因此对眼动信号采集设备的精度要求很高. 目前研究微眼动的实验对象可以用人或动物, 眼动记录常见的方法有基于瞳孔和角膜反射的红外眼动仪记录法和巩膜植入线圈记录法. 我们采用清醒猴作为研究对象, 给实验动物单眼植入眼部线圈, 与其他记录手段相比, 具有精度高、噪声小等优点. 我们的眼动采样频率为 1000 Hz, 空间分辨率小于 0.003 视度. 此外, 在清醒动物进行眼动研究可为后续的大脑皮层电生理记录实验奠定良好的基础.

为了比较不同注意类型和不同任务难度对微眼动的影响, 我们设计了三种视觉注意任务, 对灵长类动物在简单显性注意、困难显性注意和隐性注意任务下产生的微眼动进行了对比分析. 视觉注意不能被精确测量, 难以直接对照有注意和无注意两种情况. 在隐性注意任务中不能将注视点等同于注意焦点, 只能通过注意线索引导动物的注意焦点位置. 此外, 我们通过改变任务难度影响任务要求的注意负载, 目标颜色变化越小越不容易检测, 可能需要分配更多的大脑资源. 在隐性注意任务中我们在一组实验中随机加入了大约 10% 的错误线索任务, 也就是说注意线索出现在目标刺激以外的某个位置, 猕猴检测线索以外某个运动光栅的变色. 结果显示, 此类任务的平均反应时间比正确线索任务(线索指示处的光栅变色)的平均反应时间多了 22 ms($P < 0.001$, Wilcoxon 检验), 说明猕猴经过训练, 确实将视觉注意放在线索指示的目标刺激位置.

从行为学表现的角度来看, 三种任务下两只猕猴的反应时间都很短, 证明无论是简单任务还是困难任务, 猕猴都积极地最大限度地获取奖励. 对于相似的实验范式, 显性注意下任务难度的增加导致

反应时间增加, 显性注意比隐性注意所需的反应时间更短, 证明任务难度和任务类型对行为学表现有影响, 也证明了我们设计的任务难度是有区分度的.

从微眼动的参数来看, 在显性注意任务中, 随着任务难度的增加, 微眼动的频率、幅度和速率都减小, 证明任务难度对微眼动有明显的抑制作用. 在对比两种注意任务时, 隐性注意任务下微眼动的频率减小, 说明微眼动的产生也在一定程度上被抑制了. 但同时我们看到, 与显性注意相比, 隐性注意下微眼动的幅度和速率都有变大的趋势, 说明在隐性注意下, 猕猴将视觉注意放在位于注视点外围刺激所在的区域, 导致微眼动偏离注视点的趋势更明显, 随后出现的微眼动又会以更强的幅度和相反的方向来纠正这个偏差, 所以隐性注意下的微眼动幅度和速率可能比显性注意更大. 另外, 我们分别将每个微眼动的幅度、峰值速率和这个微眼动对应的一次任务的反应时间进行分析, 发现任务反应时间和微眼动幅度没有直接联系, 与其他小组的研究结果一致^[1, 26]. 根据文献报道, 微眼动的频率一般在 4 Hz 以下^[2], 幅度在 3 min arc 到 1 deg. 之间, 峰值速率范围在 3~100 deg/s 之间^[28]. 从每只猕猴个体来看, 我们得到的微眼动的参数都在合理范围内. 经过长期训练, 猕猴 N 的微眼动频率明显下降, 均值从 3.11 Hz 下降到 1.48 Hz, 而猕猴 G 的微眼动频率比较稳定, 说明动物行为学的实验数据受到个体差异和训练的影响. 实验中我们对比的是同一动物同一时间相同天数的微眼动数据, 因此可以排除个体差异与训练程度对实验结果的影响.

目前关于注意负载对微眼动频率的影响有两种观点, 一种是随着注意负载的增加, 微眼动受到抑制作用^[12, 23, 29-30]; 而另一种关于微眼动功能的理论^[21, 31]认为, 当注意负载增大时, 微眼动的频率增加. 这些研究设计了不同的视觉任务, 得到了任务难度对微眼动频率的不同调制作用, 并且这些研究都只关注了隐性注意对微眼动的调制, 没有比较显性注意和隐性注意对微眼动调制强度的区别. 我们的结果不仅证明了视觉注意对微眼动的调制作用, 同时支持了第一种观点, 即任务难度对微眼动有明显的抑制. 在我们设计的三类视觉任务中, 显性注意任务难度的增加使注视点处的注意增强, 隐性注意任务下注意的强度比显性注意更大. 上丘活动依赖于前额叶和顶叶皮层区域的兴奋性输入, 以及基底神经节细胞的抑制性输入, 这些皮层区域与视觉注意密切相关, 因此, 注意强度的增加必然增强上丘喙侧

在视觉注视时的活动，抑制了上丘尾侧到 LLBNs (long-lead burst neurons) 神经元通路产生动作电位，因此出现的微眼动减少，微眼动的频率、幅度和峰值速率都被抑制。

微眼动的产生机制表明，上丘的节律性波动触发的微眼动会导致注视点出现偏差，但是如果这种偏差足够大，可能会随之出现一系列纠正这种偏差的微眼动。Susana Martinez-Conde 小组的研究结果发现，幅度大的微眼动之后会出现连续的相反方向的微眼动^[32]。因此，微眼动的主要功能就是纠正视觉注视时的注视偏差，并且消除视觉系统在持续注视时的神经适应性。虽然视觉注意可以抑制上丘的活动导致微眼动减少，但微眼动并不能完全被抑制，所以不会出现视觉适应(troxler fading 现象)。另一方面，视觉注意可以通过对大脑资源的动态分配提高注意焦点处的认知能力，抑制注意焦点外视野信息的处理。这些都有利于视觉任务的完成。因此，视觉注意对微眼动的调制可能与微眼动在认知任务的过程中能够消除神经适应的功能有关，也就是说，视觉注意等认知过程可以调制微眼动的产生，以便动态提高或抑制低水平的视觉信息。

我们的研究关注了不同难度的显性注意任务对微眼动的调制作用，今后将进一步研究隐性注意下任务难度对微眼动参数的调制以及微眼动抑制作用时程的变化。

参 考 文 献

- [1] Susana M C, Macknik S L, Troncoso X G, *et al.* Microsaccades: a neurophysiological analysis. *Trends in Neurosciences*, 2009, **32**(9): 463-475
- [2] Lu Z L, Liu C Q, Doshier B A. Attention mechanisms for multi-location first-and second-order motion perception. *Vision Research*, 2000, **40**(2): 173-186
- [3] Pestilli F, Carrasco M. Attention enhances contrast sensitivity at cued and impairs it at uncued locations. *Vision Research*, 2005, **45**(14): 1867-1875
- [4] Schwartz S, Vuilleumier P, Hutton C, *et al.* Attentional load and sensory competition in human vision: modulation of fMRI responses by load at fixation during task-irrelevant stimulation in the peripheral visual field. *Cerebral Cortex*, 2005, **15**(6): 770-786
- [5] Chen Y, Susana M C, Macknik S L, *et al.* Task difficulty modulates the activity of specific neuronal populations in primary visual cortex. *Nature Neuroscience*, 2008, **11**(8): 974-982
- [6] Boudreau C E, Williford T H, Maunsell J H. Effects of task difficulty and target likelihood in. *Journal of Neurophysiol*, 2006, **96**: 2377-2387
- [7] Spitzer H, Richmond B. Task difficulty: ignoring, attending to, and discriminating a visual stimulus yield progressively more activity in inferior temporal neurons. *Experimental Brain Research*, 1991, **83**(2): 340-348
- [8] Hasegawa R P, Blitz A M, Goldberg M E. Neurons in monkey prefrontal cortex whose activity tracks the progress of a three-step self-ordered task. *J Neurophysiol*, 2004, **92**(3): 1524-1535
- [9] Susana M C, Macknik S L, Hubel D H. The role of fixational eye movements in visual perception. *Nat Rev Neurosci*, 2004, **5**(3): 229-240
- [10] Susana M C, Jorge O M, Macknik S L. The impact of microsaccades on vision: towards a unified theory of saccadic function. *Nat Rev Neurosci*, 2013, **14**(2): 83-96
- [11] Rolfs M. Microsaccades: small steps on a long way. *Vision Research*, 2009, **49**(20): 2415-2441
- [12] Susana M C, Macknik S L, Troncoso X G, *et al.* Microsaccades counteract visual fading during fixation. *Neuron*, 2006, **49**(2): 297-305
- [13] Susana M C, Macknik S L, Hubel D H. Microsaccadic eye movements and firing of single cells in the striate cortex of macaque monkeys. *Nat Neurosci*, 2000, **3**(3): 251-258
- [14] Bosman C A, Womelsdorf T, Desimone R, *et al.* A microsaccadic rhythm modulates gamma-band synchronization and behavior. *J Neurosci*, 2009, **29**(30): 9471-9480
- [15] Herrington T M, Masse N Y, Hachmeh K J, *et al.* The effect of microsaccades on the correlation between neural activity and behavior in middle temporal, ventral intraparietal, and lateral intraparietal areas. *J Neurosci*, 2009, **29**(18): 5793-5805
- [16] Hafed Z M, Krauzlis R J. Microsaccadic suppression of visual bursts in the primate superior colliculus. *J Neurosci*, 2010, **30**(28): 9542-9547
- [17] Beeler J R, Gorge W. Visual threshold changes resulting from spontaneous saccadic eye movements. *Vision research*, 1967, **7**(9): 769-775
- [18] Zuber B, Stark L. Saccadic suppression: elevation of visual threshold associated with saccadic eye movements. *Experimental Neurology*, 1966, **16**(1): 65-79
- [19] Hafed Z M. Mechanisms for generating and compensating for the smallest possible saccades. *European Journal of Neuroscience*, 2011, **33**(11): 2101-2013
- [20] Jorge O M, Macknik S L, Serra A, *et al.* Triggering mechanisms in microsaccade and saccade generation: a novel proposal. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 2011, **1233**(1): 107-116
- [21] Hafed Z M, Clark J J. Microsaccades as an overt measure of covert attention shifts. *Vision Research*, 2002, **42**(22): 2533-2545
- [22] Laubrock J, Engbert R, Kliegl R. Microsaccade dynamics during covert attention. *Vision Research*, 2005, **45**(6): 721-730
- [23] Laubrock J, Kliegl R, Rolfs M, *et al.* When do microsaccades follow spatial attention?. *Attention, Perception, & Psychophysics*, 2010, **72**(3): 683-694
- [24] Turatto M, Valsecchi M, Tame L, *et al.* Microsaccades distinguish between global and local visual processing. *Neuroreport*, 2007, **18**(10): 1015-1018

- [25] Pastukhov A, Braun J. Rare but precious: microsaccades are highly informative about attentional allocation. *Vision Research*, 2010, **50**(12): 1173–1184
- [26] Benedetto S, Pedrotti M, Bridgeman B. Microsaccades and exploratory saccades in a naturalistic environment. *Journal of Eye Movement Research*, 2011, **4**(2): 1–10
- [27] Rolfs M, Kliegl R, Engbert R. Toward a model of microsaccade generation: The case of microsaccadic inhibition. *Journal of Vision*, 2008, **8**(11): 5, 1–23
- [28] Jorge O M, Castro J L, Macknik S L, *et al.* Unsupervised clustering method to detect microsaccades. *Journal of Vision*, 2014, **14**(2): 18, 1–17
- [29] Engbert R, Mergenthaler K. Microsaccades are triggered by low retinal image slip. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2006, **103** (18): 7192–7197
- [30] Engbert R, Mergenthaler K, Sinn P, *et al.* An integrated model of fixational eye movements and microsaccades. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2011, **108**(39): 765–770
- [31] Engbert R, Kliegl R. Microsaccades uncover the orientation of covert attention. *Vision Research*, 2003, **43**(9): 1035–1045
- [32] Jorge OM, Serra A, Leigh RJ, *et al.* Distinctive features of saccadic intrusions and microsaccades in progressive supranuclear palsy. *The Journal of neuroscience: the official Journal of the Society for Neuroscience*, 2011, **31**(12): 4379–4387

The Effect of Attentional Task and Task Difficulty on Microsaccades in Macaques*

YE Jing-Ying^{1)**}, XUE Lin-Yan^{1,2)**}, HUANG Dan¹⁾, YANG Yue-Jiao¹⁾, CHEN Yao^{1)***}

¹⁾ School of Biomedical Engineering, Shanghai Jiao Tong University, Shanghai 200240, China;

²⁾ College of Quality and Technical Supervision, Hebei University, Baoding 071002, China)

Abstract Microsaccades are the largest and fastest of the fixational eye movements during attempted visual fixation. They can overcome visual fading that is due to neural adaptation and play an important role in the process of visual perception and cognition. We designed experiments to explore the difference of the microsaccades on the fixation tasks and attention tasks based on the correlation between microsaccades and visual perception. Comparing microsaccadic parameters in the different difficulty levels in fixation tasks, we found that amplitude, velocity and frequency of macaques' microsaccades are decreased with increasing task difficulty. On the other side, we don't get the same results on the two macaques on comparing the different visual tasks. It represents the different kind of visual tasks maybe lead to the different visual means. This conclusion will provide the basis for the further study on the mechanism of microsaccades.

Key words microsaccade, overt attention, covert attention, task difficulty

DOI: 10.3724/SP.J.1206.2014.00122

*This work was supported by grants from The National Natural Science Foundation of China (31070981, 91120304, 11104058), The National Natural Science Foundation of Hebei Province (A2011201155) and The Science and Technology Research Project of Colleges and Universities in Hebei Province (Z2013045).

**These authors contributed equally to this work.

***Corresponding author.

Tel: 86-21-34204076, E-mail: yao.chen@sjtu.edu.cn

Received: April 27, 2014 Accepted: July 8, 2014