

# 眼跳的双相调节理论的行为证据\*

赵 益<sup>1</sup> 何东军<sup>\*\*1, 2</sup>

(<sup>1</sup> 成都医学院心理学院, 成都, 610500)

(<sup>2</sup> 北京大学心理与认知科学学院, 北京, 100871)

**摘 要** 为了研究眼跳的双相调节理论是否适用于人类的视觉系统, 本研究测量了人类被试对分别呈现在三种眼跳时间段(基线、眼跳抑制和眼跳增强)内的光栅的朝向辨别准确率。研究发现: 相对于光栅呈现在基线时间段内, 被试对呈现在抑制(或增强)时间段内的光栅的朝向辨别准确率显著地更低(或更高)(实验1); 另外, 只有使用低或中等空间频率光栅作为测试刺激时, 才有这种双相调节作用(实验2)。这些结果表明: 人类的视觉系统在眼跳过程中存在双相调节机制, 并且这种双相调节机制具有刺激选择性。

**关键词** 眼跳 眼跳遗漏 眼跳抑制 后向掩蔽 双相调节理论

## 1 引言

眼跳(saccade)是指个体通过预计划地快速眼动, 在多个感兴趣的物体之间转移注视点(Gegenfurtner, 2016; Ibbotson & Cloherty, 2009; Krekelberg, 2010; Wurtz, 2008)。虽然眼跳能够把对视觉信息最敏感的中央凹从一个感兴趣区域快速地移动到另一个感兴趣区域上, 从而对感兴趣区域进行精细的加工。但它也给视觉系统带来了很大的麻烦: 在每次眼跳过程中, 视网膜接受的视觉输入都会因为眼睛的快速移动而快速改变。理论上, 每次眼跳都会产生大量冗余的视觉运动信息, 这会严重破坏视觉信息输入的连续性(Krekelberg, 2010; Wurtz, 2008, 2018)。但在现实生活中, 尽管眼跳频繁发生, 视觉系统还是能够很好地保持视觉信息的连续性(我们不会因此感到外部世界是模糊且断断续续的)。这种由眼跳产生的视觉刺激的遗漏现象(被排斥在主观意识之外)叫做眼跳遗漏(saccadic omission)(Campbell & Wurtz, 1978; Ibbotson & Cloherty, 2009; Klingenhoefer & Krekelberg, 2017; Krekelberg, 2010; Staub et al.,

2019)。视觉系统通过眼跳遗漏可以很好地维持视觉信息的连续性。

虽然眼跳遗漏现象早就已经受到了研究者的关注, 但是关于这种现象的解释机制长期存在很大争议: 一种解释机制认为眼跳遗漏现象是由于眼跳过程中个体的大脑皮层受到了抑制(眼跳抑制机制(saccadic suppression))(Benedetto & Morrone, 2017; Berman et al., 2017; Burr et al., 1994; Kleiser et al., 2004; Wurtz, 2018; Zanos et al., 2016); 另一种解释认为眼跳遗漏现象是由于眼跳前、后的视觉刺激对眼跳过程中的刺激掩蔽所致(掩蔽机制(masking))(Balsdon et al., 2018; Campbell & Wurtz, 1978; Cloherty et al., 2015; Duyck et al., 2018; Macknik & Livingstone, 1998; Watson & Krekelberg, 2009; Wurtz, 2008)。眼跳遗漏的这两种机制长期存在争议, 任何单独一种解释机制都不能完全解释目前的实验数据。现在的研究者看待这个问题时, 一般认为这两种机制都存在(Ibbotson & Cloherty, 2009)。

近年来, 随着猴子电生理实验数据的增加, 研究者提出了一种新的整合理论来解释眼跳遗漏

\* 本研究得到国家自然科学基金(31800965)和国家级大学生创新创业训练项目(201813705013)的资助。

\*\* 通讯作者: 何东军, E-mail: hedongjun@cmc.edu.cn

DOI:10.16719/j.cnki.1671-6981.20210303

现象的神经机制。这个整合理论叫做双相调节理论(biphasic modulation theory): 在眼跳前和眼跳过程中, 神经元对外部视觉信息的加工会受到抑制(实际抑制窗口为: 眼跳开始前 100ms 到眼跳结束后 25ms); 而在眼跳结束后, 神经元对外部视觉信息的加工会得到增强(实际增强窗口为: 眼跳结束后 25ms 到 150ms)。并且, 被增强的眼跳后视觉信息会对被抑制的眼跳过程中的信息产生很强烈地向掩蔽(backward masking)。经过这两步作用, 视觉系统就能够很好地把眼跳过程中产生的视觉信息排斥在主观意识之外, 产生眼跳遗漏现象, 从而维持了视觉输入的连续性(Cloherly et al., 2015; Ibbotson & Cloherly, 2009; Ibbotson et al., 2008; Ibbotson & Kregelberg, 2011; Thiele et al., 2002)。但到目前为止, 还没有研究考察人类的视觉系统是否也具有这种双相调节机制。

在本研究的实验 1 中, 我们通过测量人类被试对分别呈现在三种眼跳时间段(基线时间段、抑制时间段、增强时间段)内的光栅的朝向辨别准确率来考察了人类的视觉系统在眼跳过程中是否也具有双相调节机制。然后在实验 2 中, 基于前人的发现: 眼跳抑制对刺激有选择性——选择性的抑制 M 视觉通路(比如: 亮度调节的光栅, 运动, 低空间频率的光栅), 而不抑制 P 通路(比如: 颜色调节的光栅, 高空间频率的光栅)(Burr et al., 1994; Ross et al., 1996)。我们通过使用三种不同空间频率的光栅, 分别测量了它们呈现在三种眼跳时间段内时, 人类被试对它们的朝向辨别准确率, 以此考察了眼跳增强是否也具有刺激选择性(也就是视觉系统在眼跳增强时间段内是否会选择性地增强对低空间频率光栅的反应, 而不增强对高空间频率光栅的反应)。

## 2 实验 1 人类视觉系统在眼跳过程中的双相调节机制

### 2.1 方法

#### 2.1.1 被试

首先根据效应量(effect size)、期望的统计功效(power)、显著性水平等参数, 使用 G\*Power 3.1 软件估算出实验 1 所需的被试数。其中, 效应量取值 .4 (通过预实验可见实验的效应量属于高的效应), 期望的统计功效取值 .95, 结果的显著性水平取值 .05, G\*Power 软件的 Test family 选择 F tests, Statistical test 选择 ANOVA: repeated measures, within

factors。通过 G\*Power 软件计算, 实验 1 理论上需要被试数为 12 人。考虑到理论估计数是代表实验所需被试的最少数目, 实际共有 15 名被试参与实验 1(6 名男性被试, 9 名女性被试), 被试的年龄在 18~25 周岁之间( $M = 21.07$  岁,  $SD = 2.05$  岁)。所有被试均为右利手, 并且视力或校正视力正常, 没有已知的神经疾病或视觉障碍。

#### 2.1.2 实验设计及预期

基于实验 1 的实验目的: 使用心理物理学方法, 考察人类的视觉系统在眼跳过程中是否也具有双相调节机制。我们测量人类被试对呈现在以下三种时间段内的视觉刺激的敏感性(敏感性指标为被试对光栅的朝向辨别准确率): 基线时间段 - 刺激出现在眼跳前较长时间段内; 抑制时间段 - 刺激出现在眼跳前 100ms - 眼跳后 25ms; 增强时间段 - 刺激出现在眼跳后 25ms~150ms。

如果人类的视觉系统在眼跳过程中也存在双相调节机制, 我们预计: 相对于光栅呈现在基线时间段内, 人类被试对呈现在抑制时间段内的光栅的朝向辨别准确率会显著更低; 而人类被试对呈现在增强时间段内的光栅的朝向辨别准确率会显著更高。

#### 2.1.3 实验仪器

实验 1 采用 Matlab 和 Psychophysics Toolbox-3 编写, 使用 22 英寸 Iiyama HM204DT 显示器呈现刺激, 屏幕分辨率为  $1024 \times 768$  像素, 刷新率为 85 Hz, 视距为 73 cm。被试的头放置在头托和下颚托上, 以固定其头部。被试通过键盘进行按键反应。

眼动数据使用德国 SMI 公司产的 iView X™ 500Hz 高速眼动追踪仪进行采集, 采样频率 500Hz。并使用集成的 BeGaze 软件对眼动数据进行分析, 挑选出符合实验条件的实验试次。

#### 2.1.4 实验刺激

主要实验刺激为有一定朝向和对比度的测试光栅。所有光栅都是直径为 2.5 度视角, 空间频率为 1.5cpd。其中一半光栅的朝向向左偏离垂直方向 3 度; 另一半光栅的朝向向右偏离垂直方向 3 度。而光栅的对比度则根据每个被试的实际能力作调整, 以使所有被试在基线条件下的正确率在 75% 左右, 防止天花板或地板效应。

#### 2.1.5 实验流程

实验 1 需要测量人类被试对呈现在三种时间段内(基线时间段、抑制时间段和增强时间段)的光栅的朝向辨别准确率。三种实验测试的试次流程如

图 1 所示 (图 1)。

图 1A 是光栅呈现在基线时间段内的实验试次流程图: 在每个实验试次中, 首先需要被试盯着左边的注视点达到 1000ms, 然后在左边的注视点上短暂 (24ms) 地呈现一个测试光栅。测试光栅消失后, 在屏幕的右边呈现一个眼跳目标点。在眼跳目标点出现 700 到 1200ms 后, 左边最初的注视点会消失。左边的注视点消失后, 被试需要尽快眼跳到右边的注视点上。被试在眼跳结束后, 需要通过按键反应指出短暂呈现的测试光栅的朝向看起来偏左或偏右。在这个程序中, 测试光栅呈现在眼跳前很长一段时间内 (至少超过 700ms), 被试对测试光栅的朝向判断几乎不会受到眼跳的影响, 可以作为实验的基线。

图 1B 是光栅呈现在抑制时间段内的实验试次流程图: 在每个实验试次中, 首先也需要被试盯着左边的注视点达到 1000ms, 然后在屏幕的右边呈现一个眼跳目标点。在眼跳目标点出现 900 到 1100ms 后, 左边最初的注视点会消失。左边注视点的消失作为被试眼跳到右边眼跳目标点的线索。而在左边注视点消失 (也就是眼跳线索出现) 100 到 300ms 后, 一个测试光栅短暂 (24ms) 地呈现在左边的注视点上。被试在眼跳结束后, 需要通过按键反应指出短暂呈现的测试光栅的朝向看起来偏左或偏右。在这个程序中, 测试光栅呈现在眼跳线索出现后 100 到 300ms 以内。由于人类被试的眼跳具有几百 ms 的潜伏期, 所以在大部分实验试次中, 测试光栅会出现在眼跳抑制时间段内 (也就是眼跳前 100ms - 眼跳后 25ms)。

图 1C 是光栅呈现在增强时间段内的实验试次流程图: 在每个实验试次中, 首先也需要被试盯着左边的注视点达到 1000ms, 然后在屏幕的右边呈现一个眼跳目标点。在眼跳目标点出现 700 到 900ms 后, 左边最初的注视点会消失。左边注视点的消失作为被试眼跳到右边眼跳目标点的线索。而在左边注视点消失 (也就是眼跳线索出现) 300 到 500ms 后, 一个测试光栅短暂 (24ms) 地呈现在右边的注视点上。被试在眼跳结束后, 需要通过按键反应指出短暂呈现的测试光栅的朝向看起来偏左或偏右。在这个程序中, 测试光栅呈现在眼跳线索出现后 300 到 500ms 以内。虽然眼跳仍然有潜伏期, 但在大部分实验试次中, 测试光栅会出现在眼跳增强时间段内 (也就是眼跳后 25ms~150ms)。

在整个实验 1 中, 我们使用眼动仪进行监控, 以精准地选出测试光栅出现在三种时间段内的试次进行后续数据分析。另外, 每个被试需要完成 8 个实验周期的实验。每个实验周期包含 60 个实验试次, 其中 20 个基线时间段试次、20 个抑制时间段试次, 以及 20 个增强时间段试次。在每个实验周期中, 这三种实验试次出现的顺序随机, 以排除练习等无关因素。

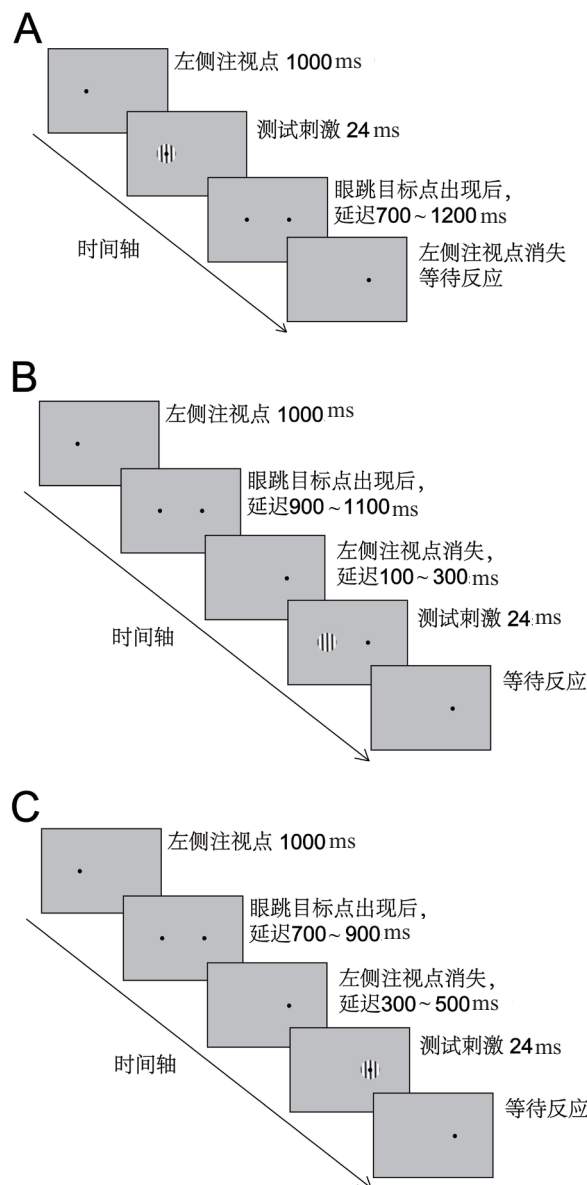


图 1 实验 1 的程序。测试光栅分别呈现在基线时间段 (A)、抑制时间段 (B) 和增强时间段 (C) 内。

## 2.2 数据分析

首先, 我们根据眼动记录数据, 使用 BeGaze 和 Matlab 软件精准地选出测试光栅出现在三种时间段内的试次。然后, 基于这些有效试次, 分别计算被试对呈现在这三种时间段内的测试光栅的朝向辨别



准确率。最后，我们使用单因素方差分析以及事后检验进行数据分析。

## 2.3 结果

通过单因素重复测量方差分析，我们发现人类被试对呈现在三种时间段内的测试光栅的朝向辨别准确率有显著性差异 ( $F(2, 28) = 184.95, p < .001, \eta^2 = .93$ )。更重要的是，事后检验发现：相对于基线时间段内的朝向辨别准确率 ( $M = 74.48\%, SD = 1.44\%$ )，抑制时间段内的朝向辨别准确率 ( $M = 55.27\%, SD = 7.12\%$ ) 显著地更低 ( $p < .001$ )；而增强时间段内的朝向辨别准确率 ( $M = 84.22\%, SD = 3.02\%$ ) 显著地更高 ( $p < .001$ ) (图 2)。这些结果表明，人类的视觉系统在眼跳过程中也存在双相调节机制。

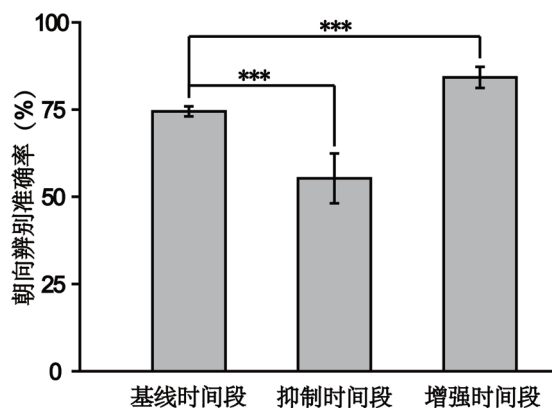


图 2 实验 1 的结果

注：被试对呈现在三种时间段（基线时间段、抑制时间段和增强时间段）内的测试光栅的朝向辨别准确率。星号表示两种条件下的朝向辨别准确率具有显著性差异 ( $***p < .001$ )。误差棒 (error bar) 代表均值的标准差。

## 3 实验 2 眼跳的双相调节作用具有刺激选择性

虽然在实验 1 中，我们使用 1.5cpd 空间频率的光栅（较低空间频率）发现人类的视觉系统在眼跳过程中存在双相调节机制。但是否对于所有空间频率的光栅都存在这种双相调节作用呢？有此疑问是基于前人的发现：眼跳抑制对刺激有选择性——选择性的抑制 M 视觉通路（比如：亮度调节的光栅，运动，低空间频率的光栅），而不抑制 P 通路（比如：颜色调节的光栅，高空间频率的光栅）(Burr et al., 1994; Ross et al., 1996)。因此，在实验 2 中，我们通过使用不同空间频率的光栅作为测试刺激，考察了眼跳的双相调节机制是否具有刺激选择性。

### 3.1 方法

#### 3.1.1 被试

与实验 1 相似，我们首先根据效应量 (.25)、期望的统计功效 (.95)、显著性水平 (.05) 等参数，使用 G\*Power 3.1 软件估算出实验 2 所需的被试数为 5 人。考虑到理论估计数是代表实验所需被试的最少数目且实验 1 有 15 名被试，实际也共有 15 名被试参与实验 2（7 名男性被试，8 名女性被试），被试的年龄在 18~25 周岁之间 ( $M = 21.40$  岁,  $SD = 2.19$  岁)。所有被试均为右利手，并且视力或校正视力正常，没有已知的神经疾病或视觉障碍。

#### 3.1.2 实验设计及预期

基于实验 2 的实验目的：考察眼跳增强是否与眼跳抑制一样，对刺激具有选择性。我们设计了三种不同空间频率的光栅 (.1cpd (低空间频率)、3cpd (中等空间频率) 和 6cpd (高空间频率))，分别测量它们呈现在三种时间段（基线时间段、抑制时间段以及增强时间段）内时，人类被试对光栅的朝向辨别准确率。

如果眼跳增强与眼跳抑制一样，对刺激具有选择性，我们预计：被试对低空间频率光栅的朝向辨别准确率在三种时间段内有显著性差异；而被试对高空间频率光栅的朝向辨别准确率在三种时间段内没有显著地差异。

#### 3.1.3 实验仪器

实验 2 所用仪器与实验 1 所用仪器相同。

#### 3.1.4 实验刺激

实验 2 的刺激与实验 1 的刺激基本相同。唯一的差异在于刺激的空间频率：在实验 1 中，光栅的空间频率只有一种，为 1.5cpd；而在实验 2 中，光栅的空间频率有三种，分别为：.1cpd (低空间频率)、3cpd (中等空间频率) 和 6cpd (高空间频率)。

#### 3.1.5 实验流程

实验 2 与实验 1 的流程基本相同。唯一的差异在于：在实验 2 中，我们要分别测量被试对三种不同频率光栅的准确率。值得注意的是，被试对这三种不同频率光栅的朝向辨别准确率的测量顺序随机，以排除练习等无关因素。整个实验过程也会使用眼动仪进行监控，以挑选符合条件的实验试次。

### 3.2 数据分析

实验 2 与实验 1 的数据分析基本相同。唯一的差异在于：最后，我们使用两因素方差分析计算两因素（测试光栅的频率和测试光栅出现的时间段）之间的交互作用、主效应、简单效应以及事后检验。

### 3.3 结果

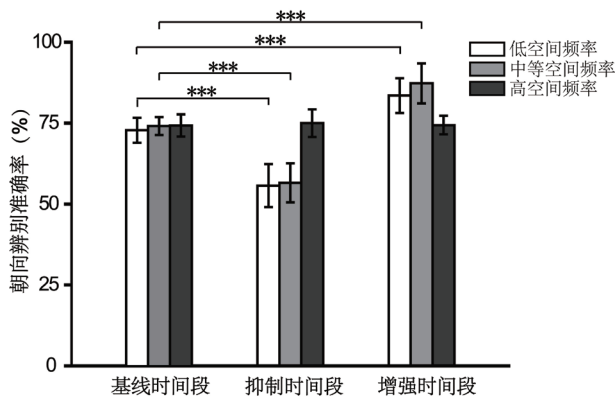


图3 实验2的结果。三种不同空间频率（低空间频率、中等空间频率和高空间频率）的光栅分别呈现在三种时间段（基线时间段、抑制时间段和增强时间段）内时，被试对测试光栅的朝向辨别准确率。星号表示两种条件下的朝向辨别准确率具有显著性差异（\*\*\* $p < .001$ ）。误差棒（error bar）代表均值的标准差。

通过两因素重复测量方差分析，我们发现测试光栅的频率和测试光栅出现的时间段的交互作用显著（ $F(4, 56) = 66.85, p < .001, \eta^2 = .83$ ），测试光栅出现时间的主效应显著（ $F(2, 28) = 180.20, p < .001, \eta^2 = .96$ ），测试光栅频率的主效应不显著（ $F(2, 28) = 3.48, p = .06, \eta^2 = .35$ ）。结合我们的研究目的，接下来我们分析了时间段因素的简单效应。我们发现，当使用低空间频率光栅作为测试刺激时，三种时间段内的朝向辨别准确率有显著性差异（ $F(2, 28) = 153.53, p < .001, \eta^2 = .92$ ）。进一步地事后检验发现：相对于基线时间段内的朝向辨别准确率（ $M = 72.93\%, SD = 3.84\%$ ），抑制时间段内的朝向辨别准确率（ $M = 55.57\%, SD = 6.64\%$ ）显著地更低（ $p < .001$ ）；而增强时间段内的朝向辨别准确率（ $M = 83.38\%, SD = 5.35\%$ ）显著地更高（ $p < .001$ ）（图3）。当使用中等空间频率光栅作为测试刺激时，三种时间段内的朝向辨别准确率也有显著性差异（ $F(2, 28) = 149.56, p < .001, \eta^2 = .91$ ）。进一步地事后检验发现：相对于基线时间段内的朝向辨别准确率（ $M = 74.23\%, SD = 2.80\%$ ），抑制时间段内的朝向辨别准确率（ $M = 56.42\%, SD = 6.05\%$ ）显著地更低（ $p < .001$ ）；而增强时间段内的朝向辨别准确率（ $M = 87.15\%, SD = 6.19\%$ ）显著地更高（ $p < .001$ ）。而当使用高空间频率光栅作为测试刺激时，被试对呈现在三种时间段内的测试光栅的朝向辨别准确率没有显著差异（ $F(2, 28) = .15, p > .05, \eta^2 = .01$ ）。这些结果表明，不仅眼跳抑制有刺激选择性，眼跳增强也具有刺激选择性。

## 4 讨论

### 4.1 人类的视觉系统在眼跳过程中存在双相调节机制

在实验1中，本研究发现：相对于光栅呈现在基线时间段内，被试对呈现在抑制时间段内的光栅的朝向辨别准确率会显著地更低；而被试对呈现在增强时间段内的光栅的朝向辨别准确率会显著地更高。这些结果表明，人类的视觉系统在眼跳过程中也存在双相调节机制。本研究的行为结果模式和前人的猴子电生理结果模式一致（Ibbotson et al., 2008; Kagan et al., 2008; Reppas et al., 2002），这说明眼跳的双相调节理论具有跨物种的普遍性。到目前为止，眼跳的双相调节理论几乎能够解释所有关于眼跳遗漏的研究数据，并且整合了传统的眼跳抑制机制和后向掩蔽机制。眼跳的双相调节理论能够很好地解释纯粹的眼跳抑制机制的不足：在眼跳遗漏现象中，虽然眼跳过程中的视觉信息被排斥在被试的主观意识之外，但研究者发现眼跳过程中的信息还是得到了一定程度的加工，而并非完全被抑制（Watson & Krekelberg, 2009）。纯粹的眼跳抑制机制无法解释这一结果，而双相调节理论认为，没有被完全抑制的信息之所以还是排斥在了主观意识之外是由于除了抑制作用，还存在后向掩蔽作用。眼跳的双相调节理论也能够很好地解释纯粹的后向掩蔽机制的不足：纯粹的后向掩蔽机制要求眼跳后的视觉信息强度要比眼跳过程中的视觉信息强度更强，才能很好地产生后向掩蔽。但在实际生活中，如果不考虑双相调节机制，这一要求很难每次都实现。而双相调节机制则正好不仅抑制了眼跳过程中的信息，还增强了眼跳后的信息，从而使得后向掩蔽起作用。

### 4.2 眼跳的双相调节作用具有刺激选择性

在实验2中，本研究进一步发现：当使用低、中等空间频率（.1cpd、3cpd）光栅作为测试刺激时，被试对呈现在三种眼跳时间段内的测试光栅的朝向辨别准确率有显著性差异；而当使用高空间频率（6cpd）光栅作为测试刺激时，被试对呈现在三种眼跳时间段内的测试光栅的朝向辨别准确率没有显著性差异。这些结果表明，不仅眼跳抑制具有刺激选择性（选择性地抑制对低空间频率光栅的反应，而不抑制对高空间频率光栅的反应），眼跳增强也具有刺激选择性。研究者一般认为视觉系统在功能上可以分为两个视觉通路：大细胞通路（magnocellular, M）和小细胞通路（parvocellular, P）。M通路对短暂

出现的、低空间频率及高速运动刺激有偏好反应；而P通路对颜色以及高空间频率的刺激有偏好反应。我们的结果和前人的结果一致表明，眼跳抑制可能会选择性地抑制M通路，而不抑制P通路(Burr et al., 1994; Ross et al., 1996)。事实上，视觉系统在眼跳过程中的这种选择性抑制有其生物学意义。因为，眼跳过程中的抑制机制主要就是为了排斥由眼跳产生的大量冗余的视觉运动信息，这些信息一般由M通路负责加工。而眼跳后对信息选择性地增强则能够进一步通过后向掩蔽排斥眼跳过程中的信息。

#### 4.3 不足与展望

值得注意的是，本研究是通过心理物理学方法，以被试对光栅的朝向辨别准确率为指标来考察视觉系统在眼跳过程中的双相调节机制。而这种行为上的准确率指标只是间接反映了视觉系统在眼跳过程中的神经活动：准确率低，间接反映了大脑对刺激的神经活动弱，神经活动可能受到抑制；而准确率高，间接反映了大脑对刺激的神经活动强，神经活动可能受到增强。在未来的研究中，我们可以使用功能性磁共振成像技术，以血氧水平依赖(blood oxygen level dependent, BOLD)信号作为指标（它直接反映了皮层神经活动的强度），通过比较刺激呈现在三种不同眼跳时间段内时的BOLD信号强度，进一步直接考察眼跳过程中的神经活动。更重要的是，由于功能性磁共振成像具有很好的空间分辨率，我们还可以清楚地知道哪些脑区是参与双相调节机制的关键脑区(Kleiser et al., 2004)。

## 5 结论

(1) 人类的视觉系统在眼跳过程中存在双相调节机制，这种双相调节机制会导致眼跳遗漏，从而维持眼跳过程中视觉输入的连续性。

(2) 眼跳的双相调节机制具有刺激选择性：选择性地抑制或增强对低空间频率光栅的反应，而不抑制或增强对高空间频率光栅的反应。

#### 参考文献

- Balsdon, T., Schweitzer, R., Watson, T. L., & Rolf, M. (2018). All is not lost: Post-saccadic contributions to the perceptual omission of intra-saccadic streaks. *Consciousness and Cognition*, 64, 19–31.
- Benedetto, A., & Morrone, M. C. (2017). Saccadic suppression is embedded within extended oscillatory modulation of sensitivity. *Journal of Neuroscience*, 37(13), 3661–3670.
- Berman, R. A., Cavanaugh, J., McAlonan, K., & Wurtz, R. H. (2017). A circuit for saccadic suppression in the primate brain. *Journal of Neurophysiology*, 117(4), 1720–1735.
- Burr, D. C., Morrone, M. C., & Ross, J. (1994). Selective suppression of the magnocellular visual pathway during saccadic eye movements. *Nature*, 371(6497), 511–513.
- Campbell, F. W., & Wurtz, R. H. (1978). Saccadic omission: Why we do not see a grey-out during a saccadic eye movement. *Vision Research*, 18(10), 1297–1303.
- Cloherly, S. L., Crowder, N. A., Mustari, M. J., & Ibbotson, M. R. (2015). Saccade-induced image motion cannot account for post-saccadic enhancement of visual processing in primate MST. *Frontiers in Systems Neuroscience*, 9, 122.
- Duyck, M., Wexler, M., Castet, E., & Collins, T. (2018). Motion masking by stationary objects: A study of simulated saccades. *I-Perception*, 9(3), 2041669518773111.
- Gegenfurtner, K. R. (2016). The interaction between vision and eye movements. *Perception*, 45(12), 1333–1357.
- Ibbotson, M. R., & Cloherly, S. L. (2009). Visual perception: Saccadic omission — suppression or temporal masking? *Current Biology*, 19(12), R493–R496.
- Ibbotson, M. R., Crowder, N. A., Cloherly, S. L., Price, N. S. C., & Mustari, M. J. (2008). Saccadic modulation of neural responses: Possible roles in saccadic suppression, enhancement, and time compression. *Journal of Neuroscience*, 28(43), 10952–10960.
- Ibbotson, M. R., & Kregelberg, B. (2011). Visual perception and saccadic eye movements. *Current Opinion in Neurobiology*, 21(4), 553–558.
- Kagan, I., Gur, M., & Snodderly, D. M. (2008). Saccades and drifts differentially modulate neuronal activity in V1: Effects of retinal image motion, position, and extraretinal influences. *Journal of Vision*, 8(14), 19.
- Kleiser, R., Seitz, R. J., & Kregelberg, B. (2004). Neural correlates of saccadic suppression in humans. *Current Biology*, 14(5), 386–390.
- Klingenhoefer, S., & Kregelberg, B. (2017). Perisaccadic visual perception. *Journal of Vision*, 17(9), 16, 16.
- Kregelberg, B. (2010). Saccadic suppression. *Current Biology*, 20(5), R228–R229.
- Macknik, S. L., & Livingstone, M. S. (1998). Neuronal correlates of visibility and invisibility in the primate visual system. *Nature Neuroscience*, 1(2), 144–149.
- Reppas, J. B., Usrey, W. M., & Reid, R. C. (2002). Saccadic eye movements modulate visual responses in the lateral geniculate nucleus. *Neuron*, 35(5), 961–974.
- Ross, J., Burr, D., & Morrone, C. (1996). Suppression of the magnocellular pathway during saccades. *Behavioural Brain Research*, 80(1–2), 1–8.
- Staub, A., Dodge, S., & Cohen, A. L. (2019). Failure to detect function word repetitions and omissions in reading: Are eye movements to blame? *Psychonomic Bulletin and Review*, 26(1), 340–346.
- Thiele, A., Henning, P., Kubischik, M., & Hoffmann, K. P. (2002). Neural mechanisms of saccadic suppression. *Science*, 295(5564), 2460–2462.
- Watson, T. L., & Kregelberg, B. (2009). The relationship between saccadic suppression and perceptual stability. *Current Biology*, 19(12), 1040–1043.
- Wurtz, R. H. (2008). Neuronal mechanisms of visual stability. *Vision Research*, 48(20), 2070–2089.
- Wurtz, R. H. (2018). Corollary discharge contributions to perceptual continuity across saccades. *Annual Review of Vision Science*, 4, 215–237.
- Zanos, T. P., Mineault, P. J., Guitton, D., & Pack, C. C. (2016). Mechanisms of saccadic suppression in primate cortical area V4. *Journal of Neuroscience*, 36(35), 9227–9239.



# Behavioral Evidences for the Biphasic Modulation Theory of Saccade

Zhao Yi<sup>1</sup>, He Dongjun<sup>1,2</sup>

(<sup>1</sup>School of Psychology, Chengdu Medical College, Chengdu, 610500)

(<sup>2</sup>School of Psychological and Cognitive Sciences, Peking University, Beijing, 100871)

**Abstract** Purposes: People shift their gaze between objects of interest using rapid pre-planned eye movements known as saccade. Humans make 2–8 saccadic eye movements per second. Saccades are very important for pointing the eye at targets in the scene, but these rapid scene shifts are not perceived. The visual stimulus generated by the saccade is omitted from our subjective awareness known as saccadic omission. Saccadic omission is important for visual system: without it, the motion on the retina would prevent us from seeing anything at all. Based on evidences coming from numerous physiological studies in behaving primates, investigators propose the biphasic modulation theory to explain the neural mechanism of saccadic omission. However, no study has reported whether the biphasic modulation theory of saccadic omission exists in the human visual system. Thus, the study examined whether the biphasic modulation theory was applicable to the human visual system (Experiment 1). Moreover, the study explored stimulus selectivity of the theory (Experiment 2).

Procedures: This study included two experiments. The stimuli in both experiments were circular patches of sinusoidal gratings with a randomized phase (diameter: 2.5°; orientation: -3° or +3°, '-' and '+' indicated that a grating was left- or right-tilted). Spatial frequencies of gratings were different in Experiment 1 (1.5 cycles/°) and in Experiment 2 (0.1 cycles/°, 3 cycles/° and 6 cycles/°). In Experiment 1, the study measured the orientation discrimination accuracies of gratings for human subjects in three time periods of saccade: baseline period (over 700 ms before the onset of saccade), suppression period (100 ms before the onset of saccade – 25 ms after the saccade) and enhancement period (25 ms after the saccade – 150 ms after the saccade)). In Experiment 2, using three different spatial frequencies of gratings, the study measured the orientation discrimination accuracies of each grating for human subjects in three time periods of saccade, respectively.

Results: In Experiment 1, the orientation discrimination accuracy of gratings in the suppression period was significantly lower than that in the baseline period. Meanwhile, the orientation discrimination accuracy of gratings in the enhancement period was significantly higher than that in the baseline period. In Experiment 2, when using low spatial frequency (0.1 cycles/°) grating as the test stimulus, the orientation discrimination accuracy of gratings in the suppression (or enhancement) period was significantly lower (or higher) than that in the baseline period; When using the middle spatial frequency (3 cycles/°) grating as the test stimulus, the result was the same as that using the low spatial frequency grating; However, when using the high spatial frequency (6 cycles/°) grating as the test stimulus, there was no significant difference between any two of the three conditions.

Conclusions: These results indicate that the human visual system also has the biphasic modulation mechanism across saccadic eye movement. Moreover, the biphasic modulation mechanism has stimulus selectivity: Visual system selectively suppresses (in suppression period) or enhances (in enhancement period) the response to low spatial frequency gratings, but not to high spatial frequency gratings.

**Key words** saccade, saccadic omission, saccadic suppression, backward masking, biphasic modulation theory