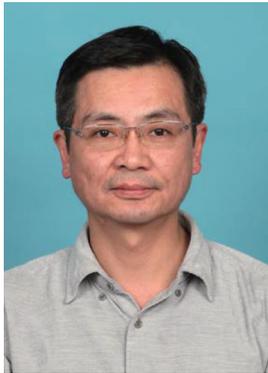


DOI: 10.13376/j.cblls/20150119

文章编号: 1004-0374(2015)07-0867-09



李武, 北京师范大学长江学者特聘教授, 国家杰出青年科学基金获得者, 新世纪百千万人才工程国家级人选、万人计划领军人才, 国家重点基础研究发展计划(“973”项目)首席科学家。主要从事视觉信息加工和知觉学习的中枢神经机制研究。现任北京师范大学认知神经科学与学习国家重点实验室主任、IDG/McGovern 脑研究所所长。

视知觉学习的神经机制

阎 崑, 张 恩, 李 武*

(北京师范大学认知神经科学与学习国家重点实验室, 北京 100875)

摘 要: 感知分辨能力经过训练而提高的现象称为知觉学习。由于缺乏有力的生理学证据, 已往主要基于行为和脑成像的研究存在分歧, 焦点在于知觉学习发生的脑区和编码形式。近年来, 结合心理物理和清醒猴电生理的系列研究表明, 视觉检测训练可以优化大脑初级视皮层神经元的编码, 该过程依赖于自上而下的信号调控。这些发现提示, 知觉学习改变了前馈输入和反馈信号之间的相互作用。这种多脑区间的协同编码机制为理解学习与脑的可塑性提供了新的视角。

关键词: 知觉学习; 选择性注意; 视觉皮层; 皮层可塑性; 神经元群体编码

中图分类号: B842; B845; Q427 文献标志码: A

Neural mechanisms of visual perceptual learning

YAN Yin, ZHANG En, LI Wu*

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

Abstract: Our perceptual abilities can be significantly improved with training, a process referred to as perceptual learning. Due to a lack of compelling physiological evidence, previous psychophysical and imaging studies have provided controversial results and interpretations in terms of the cortical loci and the neural codes of perceptual learning. By combining behavioral approach with electrophysiological recording in awake monkeys, our recent studies showed that visual perceptual training leads to a remarkable refinement of neural code in the primary visual cortex. This process depends on task-specific top-down modulatory signals. The converging evidence indicates that perceptual learning results from a complex interplay between bottom-up sensory inputs and top-down feedback signals. Such a synergistic processing mechanism among multiple cortical areas provides insight into learning and brain plasticity in general.

Key words: perceptual learning; selective attention; visual cortex; cortical plasticity; neural population code

收稿日期: 2014-12-31

基金项目: 国家杰出青年科学基金项目(31125014); 国家重点基础研究发展计划(“973”项目)(2014CB-846100); 国家自然科学基金青年基金项目(31200830)

*通信作者: E-mail: liwu@bnu.edu.cn

我们一生都在不断地学习新的知识和技能。学习的形式多种多样,不仅包括高级的语言、数学、社会认知等方面的学习,还包括基本的感知觉学习,即知觉学习,如放射科医生经过多年训练能够从X光片中发现细微的异常,钢琴调音师可以分辨出极小的音高差别等。对知觉学习的定量探讨始于100多年前实验心理学的诞生,大量心理物理学研究揭示了知觉学习丰富的行为规律。近些年来,随着研究技术和手段的发展,知觉学习的神经机制成为研究的热点,为揭示大脑高度智能化的信息编码机制和可塑性规律提供了一个重要窗口。知觉学习研究所揭示的规律和机制也为通过感知功能训练来增强脑功能和矫正脑功能障碍提供了理论基础。

本文结合我们的研究,总结了近些年来在知觉学习领域利用不同研究手段取得的成果,聚焦于视觉信息加工的动态特性和可塑性。

1 知觉学习的行为规律

大量心理物理学研究从学习发生的时间进程、学习效果的特异性和迁移性等方面刻画了知觉学习的一系列行为特征,对揭示感知能力训练过程中大脑内可能的变化过程以及学习相关的脑区提供了一定的启示。

1.1 知觉学习的时间进程

知觉学习发生的时间进程可以分为快速学习和缓慢进步两个阶段^[1]。训练之初短暂几十次的辨别尝试就能大幅度提升感知能力,随后每天学习进步的速度逐渐减慢,感知能力逐步趋于一个平台。事实上,运动技能的学习也存在相似的时间进程^[2],这提示感知和运动学习的编码过程存在一定的相似性。

从更大的时间尺度上考量,与其他类型的学习记忆相似,知觉训练所导致的感知能力提高在训练结束数月,甚至数年之后依然能够保持^[1,3-4],表明学习使大脑内形成了长时程记忆(long-term memory)。但是有研究表明,知觉学习的发生并不需要大脑专门的记忆系统(memory system)参与:颞中叶及海马等结构受损而失忆的患者和常人一样具有知觉学习的能力,提示知觉学习可能是感知系统可塑性变化的结果^[5]。

睡眠对于各种类型长时程记忆的形成和巩固非常重要^[6]。就知觉学习而言,正常睡眠^[1,7]或者只是训练后短暂的小睡^[8]都有助于学习效果的产生和巩固,而剥夺睡眠后知觉学习就不能发生^[9-10]。

不同表现形式的长时程学习和记忆虽然可能有不同的脑区参与,但它们在时间进程上的相似性提示了学习在编码、巩固和提取等过程中的共性。

1.2 知觉学习的特异性和迁移性

不同类型学习的另一个相似之处是它们都涉及到特异性和迁移性问题,即学习的效果能否举一反三。虽然某种感知能力在训练后会大幅度提高,但是这种学习效果往往仅局限于训练过的条件:当检测分辨的任务、检测对象的某一物理特征,甚至仅仅是检测目标在视野中呈现的位置与原来训练的位置不同时,之前的学习效果就会消失或减弱,即知觉学习具有很强的任务特异性(task specificity)和刺激特异性(stimulus specificity)。下面举例说明知觉学习的这些特性。

对某一视觉刺激(如一条朝向近似垂直的线段)进行某种简单的分辨任务(如判断该线段相对于垂直朝向是偏左还是偏右)。从来没有训练过的人只能察觉一度以上的偏差,而经过反复训练的人可以区分不到半度的差别,即具有明显超过常人的垂直朝向辨别能力,但训练所导致的这一朝向分辨能力的提高不会迁移到其他的视觉分辨任务(如亮度分辨)^[11-12]。相似的任务特异性也存在于其他类型的学习中。

除了任务特异性,视知觉学习还具有其独特的特异性。仍以朝向分辨学习为例:在视野中的某一位置对45°朝向的线条或光栅进行朝向分辨训练,训练后受试者对45°朝向的分辨能力显著提高;但是,当把刺激移到另外一个视野位置或者旋转90°后,朝向分辨能力的进步会消失^[4,11]。前者称为视野或视网膜位置特异性(retinotopic specificity);后者为朝向特异性(orientation specificity)。除了朝向分辨学习以外,类似的位置或刺激属性的特异性广泛存在于各种视觉任务中,包括运动方向辨别^[3,13]、深度辨别^[14]、位置辨别^[15]、干扰背景中的目标检测^[16-17]等等。

知觉学习在行为表现上的特异性对于理解其神经机制具有一定的指导意义。早期视皮层神经元的反应对刺激的朝向等基本属性以及视网膜位置都具有选择性^[18],而且还受空间注意(spatial attention)^[19]、特征注意(feature-based attention)^[20]和具体任务^[21]等自上而下因素的影响。这意味着,在知觉训练过程中特定位置的刺激和任务只会引起特定神经元集群的反应。如果刺激的基本属性、位置或视觉任务发生了改变,负责编码的神经元集群就有可能发生

改变, 导致学习的特异性。基于这样的逻辑推理, 视觉感知能力特异的提高被归因于视皮层特异的变化。这也暗示成年大脑的视皮层依然具有较强的可塑性。

然而, 知觉学习行为上的特异性并不是绝对的。当任务比较容易^[22-24]、所需注意负荷较小^[25]、训练量较少^[26]、分辨要求的精度较低^[27]、或者在训练前对非训练任务进行过一个短暂的测试时^[28], 学习效应就会在较大程度上迁移到没有训练的条件。除此之外, 学习是否发生迁移还依赖于训练的模式。有研究者设计了双任务的训练范式^[29]: 在视野中位置 1 处训练对比度辨别任务, 位置 2 处训练朝向辨别任务, 结果发现位置 1 的对比度辨别学习迁移到了位置 2, 使位置 2 处的对比度辨别能力也得到了提高。其他特殊的训练范式也可以消除某些传统的特异性现象^[30-32]。学习的迁移暗示了对刺激不具有选择性反应的脑区或加工过程也可能参与到知觉学习中。这与一些学者认为知觉学习并非源于视皮层可塑性的观点相吻合, 该观点认为知觉学习涉及到与决策^[33]和注意^[34]有关的高级联合脑区 (association cortex)。值得注意的是, 即使知觉学习在一定条件下可以迁移, 但这种迁移有局限性: 大脑具有明确的功能分区, 不同任务通常由不同脑区或功能模块介导, 因而学习效果在差别较大的任务之间迁移的可能性会很小。

不同条件下知觉学习具有不同的特异性或迁移性表现, 这给理解其神经机制带来了困难, 但同时也为后继研究提出了新的视角。考虑到特异性的强弱与训练任务难度之间存在一定关系, 有研究者认为知觉学习发生在高级还是低级皮层水平可能取决于训练任务的难度^[35]。根据这一理论, 简单和粗糙的知觉任务训练主要改变选择性较为粗糙的高级视皮层, 因此, 具有更大的迁移性; 而困难和精细的任务学习主要发生在选择性较强的早期皮层, 因而表现出较强的特异性。该理论还有待神经生理学直接证据的支持。

我们最近的一项心理物理学研究, 从新的角度探讨了视知觉学习的位置特异性及其机制问题。研究通过引入眼动, 独立改变了视觉刺激在视网膜和空间坐标系中的位置。研究发现, 除了视网膜位置特异性以外, 知觉学习也是空间坐标特异的, 依赖于训练刺激在空间坐标系下的相对位置^[36]。这种空间位置特异性是选择性注意调控和视觉特征表征两个过程共同作用的结果^[25]。这些发现提示, 知觉学

习的发生可能依赖于负责基本信息加工的低级视皮层与负责注意调控的高级脑区之间的相互作用。

2 知觉学习与脑的可塑性变化

学习的发生往往与大脑的可塑性联系在一起。在个体发展的不同时期, 大脑具有不同程度的可塑性表现。出生后的一定时间窗内, 大脑皮层的功能构筑对外界的信息输入极为敏感, 很容易受环境影响而改变, 即具有高度的可塑性^[37]。人们曾经认为在这一关键期 (critical period) 结束以后, 皮层的结构已经趋于稳定, 可塑性大大降低, 但是随后的研究发现, 在极端情况下, 成年大脑皮层的功能构筑仍然会发生很大变化, 如当视网膜的局部区域损伤导致初级视皮层 (V1 区) 中对应的区域无法接收到视觉输入时, 该皮层区域内会发生可塑性重构, 其中神经元的感受野 (receptive field) 会发生偏移, 从而接收视网膜损伤区域以外的视觉输入^[38-39]。类似的局部感觉输入剥夺引发的皮层重组现象在初级体感皮层 (S1 区) 也存在^[40]。基于这些成年大脑感觉皮层的可塑性现象, 人们推测知觉学习可能通过类似的机制导致感知能力的提高。

知觉学习源于低级感觉皮层可塑性改变的证据最初来自于前文所述的行为学观察和推理。近些年来的脑成像研究也发现了知觉学习引起的一些脑区活动的变化, 包括初级视觉皮层, 但这些研究存在着较大的分歧。有研究表明, 知觉训练导致低级视觉皮层活动增加^[41-44]或减弱^[45-46]; 另有研究报道, 训练过程中低级视觉皮层的活动会先增加, 之后又恢复到训练前的活动水平^[47]; 还有研究表明, 低级视皮层的总体活动强弱不受知觉学习的影响, 训练改变的是皮层内部单个体素 (voxel) 区分不同刺激的能力^[48]。这些矛盾的结果提示, 知觉学习引起脑区活动的变化非常复杂, 单纯某一脑区激活强度的改变很难说明背后的机制, 需要结合神经元编码特性的研究来深入探讨知觉学习的神经机制。

与心理物理和脑成像研究相比, 目前用电生理记录手段直接从神经编码角度来研究知觉学习的文章很少, 但这些研究为理解知觉学习的神经机制提供了一些重要的生理学证据。

2.1 感觉皮层组织结构的变化

知觉训练引起感觉皮层发生可塑性变化的最早实验证据来自于对躯体感觉和听觉系统的研究。单细胞记录发现, 训练猴子执行触觉振动频率辨别任务后, 初级体感皮层 (S1 区) 中表征训练过的手指

皮肤的区域会显著扩大^[49]。同样,训练声音频率辨别后,初级听觉皮层(A1区)中表征训练过的声音频率的区域也会变大^[50]。可以认为,由于同样的感觉刺激激活了更大的皮层面积,会有更多的神经元参与加工,因而编码的精度也会随之提高,这一现象被称为皮层征募(cortical recruitment)。然而,强化视觉分辨任务后在初级视皮层(V1区)没有观察到类似的现象^[51]。此外,后续的研究发现,听觉训练^[52]和运动训练^[53]导致的皮层征募现象只发生在最初几天;随着训练的继续,皮层的激活区域会恢复到训练前的水平。有研究提示,皮层征募可能是学习的一个中间过程,可能只参与了学习的编码,没有参与学习效果的存储^[54]。综合这些不同的结果,目前尚不清楚皮层征募和重组与感觉、运动等技能学习的机制有何关联。

2.2 视觉皮层单个神经元基本反应特性的变化

感觉皮层神经元对刺激的物理属性具有选择性,如一个V1神经元仅对某一朝向的线条或光栅反应最强,而对正交朝向刺激的反应很弱。这种选择性也称为神经元的调谐特性(tuning property)。神经元放电强度随刺激属性变化的关系曲线则称为调谐曲线(tuning curve),是神经元编码外界刺激的一种基本形式,如描记V1神经元的反应强度随线条朝向的变化可以得到一条近似正态分布的朝向调谐曲线^[55]。如果知觉训练能够改变神经元的调谐曲线,就有可能使编码变得更精确,使得感知能力得到提高。有研究找到了这样的证据。

强化训练猕猴辨别某一朝向的光栅后,V1神经元接近钟形的朝向调谐曲线的上升或下降部分会变陡,也即对刺激朝向的变化更敏感^[56]。还有研究发现,训练猫检测低对比度的光栅刺激后,V1神经元对刺激的敏感性会显著升高,从而对微弱的刺激更加敏感^[57]。除了低级视皮层神经元的反应特性外,朝向辨别学习也可以影响较高级的视觉脑区(例如V4区)神经元的朝向调谐特性,增强单个细胞的编码能力^[58-61]。

2.3 视觉皮层神经元群体编码特性的变化

以往的电生理研究常用单电极记录手段,每次记录到的神经元数目十分有限,无法研究神经元之间的相互作用,也无法刻画在整个学习过程中神经元反应特性的动态变化过程。然而,即便是在同一感觉皮层内,神经元之间会交织成复杂的网络,对刺激的特征进行抽提和整合。所以,从群体编码的角度来研究知觉学习的神经机制具有更为重要的

意义。

我们最新的研究在猕猴大脑V1区植入微电极阵列,在猴子接受轮廓线检测任务的强化训练过程中,对大量神经元的反应进行了两周的跟踪记录(图1)^[62]。运用神经信息解码的分析方法,发现V1神经元对视觉信息的群体编码能力随着每天的训练不断提高,这表现在神经元所携带的与任务相关的信息逐渐增加,而与任务无关的信息则被逐渐滤除。基于V1群体神经元活动解码的结果可以很好地预测猴子检测轮廓线的能力及其每天的学习进步(图1)。

学习的效果以什么样的形式编码是知觉学习研究中一个尚有争议的问题。除了神经元发放率编码(rate code)之外,有人认为神经元反应之间的关联会影响神经元群体反应中所携带的信息量^[63]。然而,我们发现,学习的效果主要依赖于对图形和背景反应的神经元群体之间的放电强度差别^[62]。神经元之间活动的相关程度虽然会受到学习的影响,但是这种变化对行为改善的贡献不显著^[62,64]。

我们的研究结果提供了有力的证据,表明V1的变化与视知觉学习密切相关。之前有模型研究认为,知觉学习的发生也可能是因为高级皮层能够更有效地读取和利用V1所编码的信息^[65]。除了V1神经元群体编码能力被优化之外,我们也观察到与这一观点类似的现象(图1C,右)^[62]:在轮廓检测学习初期,猕猴的行为正确率低于根据V1神经元群体活动解码的结果,暗示V1编码的信息尚未能被高级皮层充分利用;而在进一步的训练之后,猴的行为正确率逐渐逼近解码的结果,提示训练的确也能使高级皮层更好利用V1编码的信息。

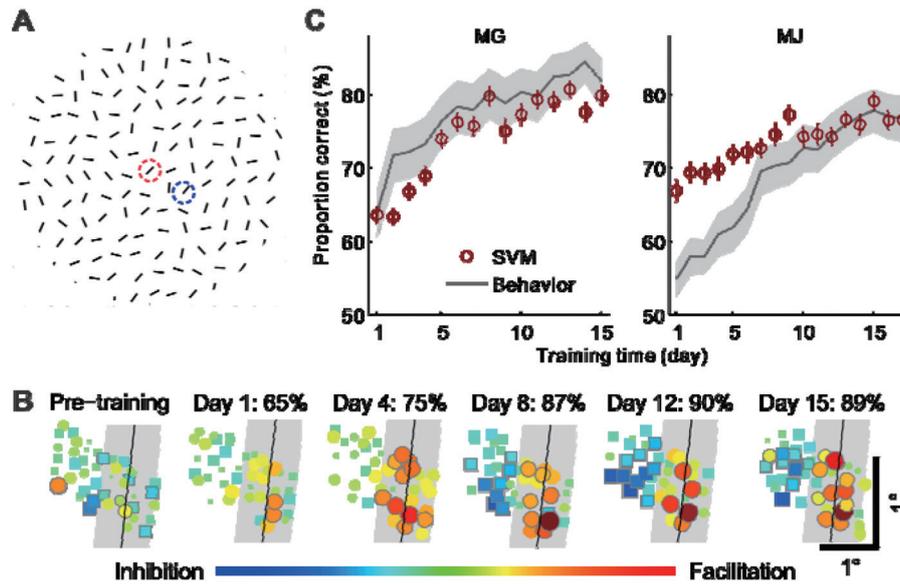
2.4 低级与高级视皮层之间的前馈和反馈相互作用

除了V1内部神经元之间存在着协同作用以外,V1和较高级的视皮层(如V4区)之间也存在着由前馈(feedforward)和反馈(feedback)连接所介导的复杂相互作用。为了揭示这种双向进行的加工过程,我们在猕猴V1和V4区同时植入微电极阵列^[66]。研究发现,虽然在两个脑区都能记录到与猴子检测能力密切相关的轮廓线信号,但是在时间进程上V4先于V1对轮廓线进行编码(图2)。两个脑区的反应特性比较以及两脑区间因果分析(granger causality)的结果提示,源于V1的前馈输入信号先在V4形成一个粗略模板,模板信息通过反馈调节V1细胞的反应,对轮廓线进行更精细的编码,将与任务相关的信号进一步放大,并将无关的干扰滤

除。这种几乎同时进行的双向加工过程使得轮廓信息在环路中快速得到放大。这些结果与知觉学习的脑成像研究所观察到的高级和低级皮层之间功能连接增强^[46]、模板优化^[67]等现象相互印证。

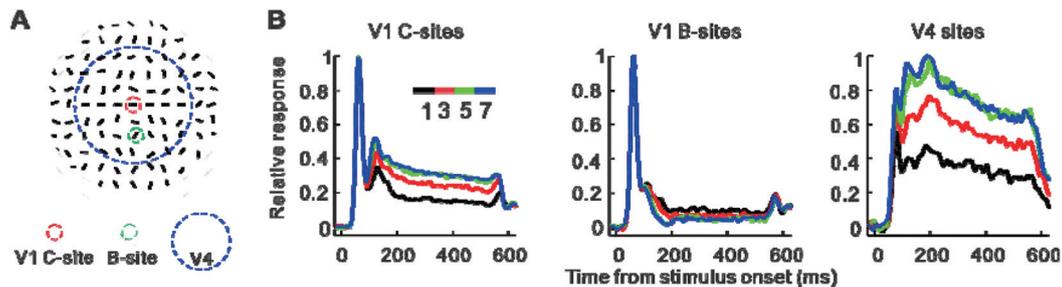
2.5 神经元反应特性变化的任务依赖性与反馈调节

前文提到知觉学习具有任务特异性：训练某一视觉任务产生的学习效应不会迁移到其他没有训练过的任务，即便这两个任务中所使用的视觉



A: 刺激示意图。猕猴学习在杂乱的背景中检测是否隐藏着一条由共轴的小线段组成的轮廓线(示意图中的轮廓线为45°朝向)。随机猜测的正确率为50%。图中两个小圆示意两个分别落在轮廓线和背景上的V1神经元的感受野。B: 神经元编码能力随训练逐渐提高。每一幅小图表示训练过程中某一天神经元的反应, 图上标注了时间节点和当天猴子的行为正确率。图中每一个圆点或方块代表一个V1神经元, 其位置代表感受野中心在视野中的位置, 其大小和色调表示神经元的相对反应强度(圆点和红色表示兴奋, 方块和蓝色表示抑制)。黑色直线示意轮廓线所在位置。图中可见, 感受野覆盖到轮廓线的神经元(灰色区域)的反应随训练逐渐增强, 而感受野位于干扰背景上的神经元(灰色以外区域)则逐渐被抑制。C: 利用支持向量机(Support Vector Machine, SVM)分类器(classifier)解码神经元的群体反应。解码正确率随训练逐渐提高, 表明V1神经元群体所携带的任务相关信息逐渐增加。其中一只猕猴(右)训练初期的行为正确率低于分类器解码的结果, 而后期逐渐趋近解码正确率

图1 V1神经元的群体编码在知觉学习中的变化(改编自[62])



A: 轮廓线刺激示意图。其中轮廓线的显著程度可以通过改变共线的小线条数量(1、3、5、7)进行调整。图中两个小圆示意两个分别落在轮廓线和背景上的V1神经元的感受野; 大圆示意一个V4神经元感受野(其平均大小为V1感受野的7~8倍)。B: V1和V4神经元对轮廓线的反应时程。时刻0代表刺激呈现。比较左、中、右图中不用颜色线条(代表神经元对不同长度轮廓线图形的反应)分开的时间, 可以发现轮廓线相关的信息首先出现在V4神经元中(右), 然后出现在感受野落在轮廓线上的V1细胞中(左), 最后出现在感受野落在背景上的细胞(中)

图2 视皮层V1和V4区神经元对轮廓线的协同编码(改编自[66])

刺激完全相同。知觉学习的这种任务特异性可能与 V1 神经元反应的任务依赖性 (task dependency) 有关^[21,68]。经过训练的猴子可以根据不同的提示对同一组刺激图形执行不同的视觉分辨任务 (图 3)。改变与当前任务无关的刺激特征, 细胞反应的变化较小, 也即细胞对与分辨任务无关的刺激特征不敏感; 相反, 与分辨任务直接相关的特征的微小变化会明显影响细胞的反应, 使细胞的反应中更多地携带与分辨任务有关的信息。这表明自上而下的调控信号可以根据当前任务的需要, 通过神经反馈连接, 动态地改变 V1 神经元对刺激特征的选择性。神经计算模型也从理论上表明, 高级皮层的反馈可以改变 V1 神经元的反应特性^[69-70]。

与任务相关的自上而下的调控信号在知觉学习过程中非常重要, 被动接受刺激通常不会产生学习的效果以及相应的 V1 变化^[71]。这种任务相关的调控信号在学习效应的提取中也同样很重要, 只有在主动执行训练过的任务时, 知觉学习导致的 V1 变化才能充分表现出来。特别地, 当训练过的猴子被麻醉后, 虽然 V1 细胞的基本调谐特性不受影响, 但是学习导致的 V1 变化会完全消失^[71]。V1 细胞编码特性随具体视觉任务而动态变化的现象可以很

好地解释前文提到的知觉学习的任务特异性。

2.6 高级皮层编码规律在知觉学习中的变化

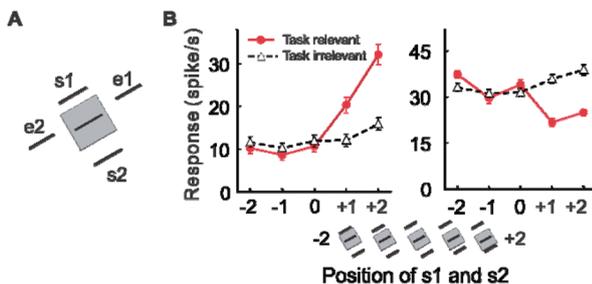
除了低级视皮层 (如 V1 区) 和较高级的视皮层 (如 V4 区) 的可塑性变化之外, 视觉学习也可以引起更高级的视皮层 (如下颞叶), 以及与注意和决策等执行控制相关的脑区 (顶叶、前额叶) 的变化。

有研究发现, 朝向辨别训练可以增强后下颞叶皮层区域 (posterior inferior temporal cortex) 神经元的朝向选择性, 并使更多的细胞对训练过的朝向产生反应, 说明知觉学习同样可以增强高级视觉区域对基本刺激属性的编码能力^[61]。视觉训练可以改变高级视皮层的更多证据来自于对复杂物体 (object) 进行识别的研究, 如面孔的朝向分辨学习与梭状回面孔区 (FFA) 的激活模式稳定性显著相关^[72]。由于客体的识别学习以及相应的高级视皮层的改变往往涉及到陈述性的学习和记忆 (declarative learning and memory)^[73], 有别于相对简单的知觉学习等非陈述性学习和记忆 (nondeclarative learning and memory), 超出了本文讨论的范围, 不在此详述。

由于视觉信息加工涉及到很多脑区和环节, 除了编码感觉信息的视皮层以外, 还有负责注意分配、信息整合和决策控制的联合皮层 (额叶和顶叶)。其中任何一个环节的改善都会对感知能力的提高有所贡献。除了前文中提到的感觉皮层的变化以外, 也有证据表明知觉学习可以改变高级执行控制脑区的活动。

功能磁共振成像 (fMRI) 研究发现, 在学习视觉搜索任务之初, 受试者额叶-顶叶网络有很强的激活, 表明学习开始时注意调控脑区的负荷很大^[44]。在强化学习之后、搜索任务趋于自动化加工时, 低级视皮层的活动明显增加, 而额-顶注意调控脑区的激活明显减弱。这说明训练过程中, 低级视皮层与注意调控脑区存在复杂的相互作用, 导致各脑区都发生了变化。该研究还提示, 熟能生巧导致的自动化加工可能与刺激的表征从高级脑区转移到低级的视皮层有关, 使得大脑可以将注意等认知资源分配给其他的任务并学习其他的技能。无损伤脑活动干扰的研究也支持这种观点: 视觉学习前使用经颅磁刺激 (TMS) 干扰受试者后顶叶皮层的活动, 会对特征辨别任务产生严重干扰; 但是在特征辨别训练以后, 这种干扰作用就会大大减弱, 表明知觉训练后大脑对刺激的表征更少地依赖于后顶叶皮层^[74]。

注意相关脑区在知觉学习中的作用可以从两个



A: 刺激示意图。中央线段始终固定在 V1 感受野中心 (灰色方块), 在其两侧和两端各有两条平行线段 (s1、s2、e1、e2)。猴子根据提示, 可以完成两种不同的分辨任务: 一种是双分任务 (bisection task), 即判断中央线段距离 s1 还是 s2 更近; 另外一种为游标任务 (vernier task), 即判断中央线段偏离 e1 和 e2 的哪一侧。B: 细胞反应与线段 s1、s2 位置的关系曲线。两幅图分别显示两个细胞的例子。横坐标代表 s1、s2 的五种位置关系 (e1、e2 在图中没有画出)。可以看出, 在游标任务中 s1、s2 与任务无关, 其位置的变化对细胞的反应影响很小, 曲线比较扁平。相反, 在双分任务中, s1、s2 与任务相关, 其位置的变化显著地影响细胞的反应。细胞反应与 e1、e2 的位置关系也有类似的任务依赖性。信息理论的分析表明, 当刺激特征与分辨任务相关时, 细胞的反应中携带有更多与分辨任务有关的信息。

图3 V1细胞反应的任务依赖性(改编自[21])

角度理解。从知觉学习编码的角度来说, 当对视觉任务进行重复训练时, 注意系统会反复对视觉皮层进行动态调控, 使得感觉信息编码得以优化, 产生长时程效应和自动化加工; 另一方面, 在学习发生后, 虽然注意系统的活动强度降低, 但其与低级皮层的功能连接会增强^[46], 这暗示即便是信息编码过程已经被训练所优化, 但是在执行任务的过程中, 这种近乎自动的编码过程仍然依赖于注意系统与低级皮层的相互作用。

3 总结和展望

在知觉学习研究的历程中, 研究者们使用不同的手段和方法, 针对不同方面的问题, 在各自所关心的脑区展开了研究, 得到了丰富的实验结果。孤立地来看, 很多研究存在着类似盲人摸象的片面性, 彼此之间不乏有矛盾的解释和争论。其实不应该简单地将知觉学习归因于某一脑区或某一加工环节的变化。考虑到大脑是一个既存在功能分区, 又存在脑区之间协同作用的复杂智能系统, 这些研究所揭示的众多现象都可以纳入同一个理论框架: 视知觉学习是感觉信息编码、注意调控和信息整合等多个环节以及对应脑网络之间协同作用的结果。未来的研究应结合多种技术手段, 从更全局和动态的角度, 针对高级与低级皮层之间的相互作用及其变化, 来探讨知觉学习以及其他类型学习的神经机制。特别是利用与人比较接近的非人灵长类动物为模型, 同时记录各相关脑区大量神经元的活动, 从群体编码和神经环路水平来揭示学习的编码、存储、巩固和提取的机制, 并从根本上阐明学习特异性和迁移性的机理。这对于完善学习与脑可塑性的理论, 并依此通过训练来提升感知和认知能力以及矫正脑功能障碍是至关重要的。

[参 考 文 献]

- [1] Karni A, Sagi D. The time course of learning a visual skill. *Nature*, 1993, 365(6443): 250-2
- [2] Brashers-Krug T, Shadmehr R, Bizzi E. Consolidation in human motor memory. *Nature*, 1996, 382(6588): 252-5
- [3] Ball K, Sekuler R. A specific and enduring improvement in visual motion discrimination. *Science*, 1982, 218(4573): 697-8
- [4] Schoups A, Vogels R, Orban GA. Human perceptual learning in identifying the oblique orientation: Retinotopy, orientation specificity and monocularly. *J Physiol*, 1995, 483(3): 797-810
- [5] Fahle M, Daum I. Perceptual learning in amnesia. *Neuropsychologia*, 2002, 40(8): 1167-72
- [6] Walker MP, Stickgold R. Sleep, memory, and plasticity. *Annu Rev Psychol*, 2006, 57: 139-66
- [7] Walker MP, Stickgold R, Jolesz FA, et al. The functional anatomy of sleep-dependent visual skill learning. *Cereb Cortex*, 2005, 15(11): 1666-75
- [8] Mednick S, Nakayama K, Stickgold R. Sleep-dependent learning: A nap is as good as a night. *Nat Neurosci*, 2003, 6(7): 697-8
- [9] Karni A, Tanne D, Rubenstein BS, et al. Dependence on rem-sleep of overnight improvement of a perceptual skill. *Science*, 1994, 265(5172): 679-82
- [10] Atienza M, Cantero JL, Stickgold R. Posttraining sleep enhances automaticity in perceptual discrimination. *J Cogn Neurosci*, 2004, 16(1): 53-64
- [11] Shiu LP, Pashler H. Improvement in line orientation discrimination is retinally local but dependent on cognitive set. *Percept Psychophys*, 1992, 52(5): 582-8
- [12] Ahissar M, Hochstein S. Attentional control of early perceptual learning. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1993, 90(12): 5718-22
- [13] Ball K, Sekuler R. Direction-specific improvement in motion discrimination. *Vision Res*, 1987, 27(6): 953-65
- [14] Westheimer G, Truong TT. Target crowding in foveal and peripheral stereoacuity. *Optometry Vision Sci*, 1988, 65(5): 395-9
- [15] Crist RE, Kapadia MK, Westheimer G, et al. Perceptual learning of spatial localization: Specificity for orientation, position, and context. *J Neurophysiol*, 1997, 78(6): 2889-94
- [16] Ahissar M, Hochstein S. Learning pop-out detection: Specificities to stimulus characteristics. *Vision Res*, 1996, 36(21): 3487-500
- [17] Karni A, Sagi D. Where practice makes perfect in texture discrimination: evidence for primary visual cortex plasticity. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1991, 88(11): 4966-70
- [18] Hubel DH, Wiesel TN. Receptive fields, binocular interaction and functional architecture in the cat's visual cortex. *J Physiol: London*, 1962, 160(1): 106-54
- [19] Moran J, Desimone R. Selective attention gates visual processing in the extrastriate cortex. *Science*, 1985, 229(4715): 782-4
- [20] Treue S, Martinez TJC. Feature-based attention influences motion processing gain in macaque visual cortex. *Nature*, 1999, 399(6736): 575-9
- [21] Li W, Piech V, Gilbert CD. Perceptual learning and top-down influences in primary visual cortex. *Nat Neurosci*, 2004, 7(6): 651-7
- [22] Liu ZL, Weinshall D. Mechanisms of generalization in perceptual learning. *Vision Res*, 2000, 40(1): 97-109
- [23] Ahissar M, Hochstein S. Task difficulty and the specificity of perceptual learning. *Nature*, 1997, 387(6631): 401-6
- [24] Hung SC, Seitz AR. Prolonged training at threshold promotes robust retinotopic specificity in perceptual learning. *J Neurosci*, 2014, 34(25): 8423-31
- [25] Zhang E, Zhang GL, Li W. Spatiotopic perceptual learning mediated by retinotopic processing and attentional remapping. *Eur J Neurosci*, 2013, 38(12): 3758-67

- [26] Jeter PE, Doshier BA, Liu SH, et al. Specificity of perceptual learning increases with increased training. *Vision Res*, 2010, 50(19): 1928-40
- [27] Jeter PE, Doshier BA, Petrov A, et al. Task precision at transfer determines specificity of perceptual learning. *J Vision*, 2009, 9(3): 1.1-1.3
- [28] Zhang T, Xiao LQ, Klein SA, et al. Decoupling location specificity from perceptual learning of orientation discrimination. *Vision Res*, 2010, 50(4): 368-74
- [29] Xiao LQ, Zhang JY, Wang R, et al. Complete transfer of perceptual learning across retinal locations enabled by double training. *Curr Biol*, 2008, 18(24): 1922-6
- [30] Zhang JY, Zhang GL, Xiao LQ, et al. Rule-based learning explains visual perceptual learning and its specificity and transfer. *J Neurosci*, 2010, 30(37): 12323-8
- [31] Harris H, Glicksberg M, Sagi D. Generalized perceptual learning in the absence of sensory adaptation. *Curr Biol*, 2012, 22(19): 1813-7
- [32] Wang R, Zhang JY, Klein SA, et al. Vernier perceptual learning transfers to completely untrained retinal locations after double training: a "piggybacking" effect. *J Vision*, 2014, 14(13): 12
- [33] Petrov AA, Doshier BA, Lu ZL. The dynamics of perceptual learning: an incremental reweighting model. *Psychol Rev*, 2005, 112(4): 715-43
- [34] Byers A, Serences JT. Enhanced attentional gain as a mechanism for generalized perceptual learning in human visual cortex. *J Neurophysiol*, 2014, 112(5): 1217-27
- [35] Ahissar M, Hochstein S. The reverse hierarchy theory of visual perceptual learning. *Trends Cogn Sci*, 2004, 8(10): 457-64
- [36] Zhang E, Li W. Perceptual learning beyond retinotopic reference frame. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2010, 107(36): 15969-74
- [37] Hubel DH, Wiesel TN. Period of susceptibility to physiological effects of unilateral eye closure in kittens. *J Physiol: London*, 1970, 206(2): 419-36
- [38] Gilbert CD, Wiesel TN. Receptive field dynamics in adult primary visual cortex. *Nature*, 1992, 356(6365): 150-2
- [39] Yamahachi H, Marik SA, McManus JNJ, et al. Rapid axonal sprouting and pruning accompany functional reorganization in primary visual cortex. *Neuron*, 2009, 64(5): 719-29
- [40] Merzenich MM, Nelson RJ, Stryker MP, et al. Somatosensory cortical map changes following digit amputation in adult monkeys. *J Comp Neurol*, 1984, 224(4): 591-605
- [41] Schwartz S, Maquet P, Frith C. Neural correlates of perceptual learning: A functional MRI study of visual texture discrimination. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2002, 99(26): 17137-42
- [42] Furmanski CS, Schluppeck D, Engel SA. Learning strengthens the response of primary visual cortex to simple patterns. *Curr Biol*, 2004, 14(7): 573-8
- [43] Kourtzi Z, Betts LR, Sarkheil P, et al. Distributed neural plasticity for shape learning in the human visual cortex. *PLoS Biol*, 2005, 3(7): 1317-27
- [44] Sigman M, Pan H, Yang YH, et al. Top-down reorganization of activity in the visual pathway after learning a shape identification task. *Neuron*, 2005, 46(5): 823-35
- [45] Schiltz C, Bodart JM, Dubois S, et al. Neuronal mechanisms of perceptual learning: Changes in human brain activity with training in orientation discrimination. *Neuroimage*, 1999, 9(1): 46-62
- [46] Mukai I, Kim D, Fukunaga M, et al. Activations in visual and attention-related areas predict and correlate with the degree of perceptual learning. *J Neurosci*, 2007, 27(42): 11401-11
- [47] Yotsumoto Y, Watanabe T, Sasaki Y. Different dynamics of performance and brain activation in the time course of perceptual learning. *Neuron*, 2008, 57(6): 827-33
- [48] Jehee JF, Ling S, Swisher JD, et al. Perceptual learning selectively refines orientation representations in early visual cortex. *J Neurosci*, 2012, 32(47): 16747-53
- [49] Recanzone GH, Merzenich MM, Jenkins WM, et al. Topographic reorganization of the hand representation in cortical area 3b of owl monkeys trained in a frequency-discrimination task. *J Neurophysiol*, 1992, 67(5): 1031-56
- [50] Recanzone GH, Schreiner CE, Merzenich MM. Plasticity in the frequency representation of primary auditory cortex following discrimination training in adult owl monkeys. *J Neurosci*, 1993, 13(1): 87-103
- [51] Crist RE, Li W, Gilbert CD. Learning to see: experience and attention in primary visual cortex. *Nat Neurosci*, 2001, 4(5): 519-25
- [52] Takahashi H, Funamizu A, Mitsumori Y, et al. Progressive plasticity of auditory cortex during appetitive operant conditioning. *Biosystems*, 2010, 101(1): 37-41
- [53] Molina-Luna K, Hertler B, Buitrago MM, et al. Motor learning transiently changes cortical somatotopy. *Neuroimage*, 2008, 40(4): 1748-54
- [54] Reed A, Riley J, Carraway R, et al. Cortical map plasticity improves learning but is not necessary for improved performance. *Neuron*, 2011, 70(1): 121-31
- [55] Hubel DH, Wiesel TN. Receptive fields and functional architecture of monkey striate cortex. *J Physiol: London*, 1968, 195: 215-43
- [56] Schoups A, Vogels R, Qian N, et al. Practising orientation identification improves orientation coding in V1 neurons. *Nature*, 2001, 412(6846): 549-53
- [57] Hua T, Bao P, Huang CB, et al. Perceptual learning improves contrast sensitivity of V1 neurons in cats. *Curr Biol*, 2010, 20(10): 887-94
- [58] Raiguel S, Vogels R, Mysore SG, et al. Learning to see the difference specifically alters the most informative V4 neurons. *J Neurosci*, 2006, 26(24): 6589-602
- [59] Yang TM, Maunsell JHR. The effect of perceptual learning on neuronal responses in monkey visual area V4. *J Neurosci*, 2004, 24(7): 1617-26
- [60] Adab HZ, Vogels R. Practicing coarse orientation discrimination improves orientation signals in macaque cortical area V4. *Curr Biol*, 2011, 21(19): 1661-6
- [61] Adab HZ, Popivanov ID, Vanduffel W, et al. Perceptual

- learning of simple stimuli modifies stimulus representations in posterior inferior temporal cortex. *J Cogn Neurosci*, 2014, 26(10): 2187-200
- [62] Yan Y, Rasch MJ, Chen M, et al. Perceptual training continuously refines neuronal population codes in primary visual cortex. *Nat Neurosci*, 2014, 17(10): 1380-7
- [63] Averbeck BB, Latham PE, Pouget A. Neural correlations, population coding and computation. *Nat Rev Neurosci*, 2006, 7(5): 358-66
- [64] Gu Y, Liu S, Fetsch CR, et al. Perceptual learning reduces interneuronal correlations in macaque visual cortex. *Neuron*, 2011, 71(4): 750-61
- [65] Doshier BA, Jeter P, Liu JJ, et al. An integrated reweighting theory of perceptual learning. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2013, 110(33): 13678-83
- [66] Chen M, Yan Y, Gong X, et al. Incremental integration of global contours through interplay between visual cortical areas. *Neuron*, 2014, 82(3): 682-94
- [67] Kuai SG, Levi D, Kourtzi Z. Learning optimizes decision templates in the human visual cortex. *Curr Biol*, 2013, 23(18): 1799-804
- [68] McManus JNJ, Li W, Gilbert CD. Adaptive shape processing in primary visual cortex. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2011, 108(24): 9739-46
- [69] Moldakarimov S, Bazhenov M, Sejnowski TJ. Top-down inputs enhance orientation selectivity in neurons of the primary visual cortex during perceptual learning. *PLoS Comp Biol*, 2014, 10(8): e1003770
- [70] Pièch V, Li W, Reeke GN, et al. Network model of top-down influences on local gain and contextual interactions in visual cortex. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2013, 110(43): E4108-17
- [71] Li W, Piech V, Gilbert CD. Learning to link visual contours. *Neuron*, 2008, 57(3): 442-51
- [72] Bi TY, Chen J, Zhou TG, et al. Function and structure of human left fusiform cortex are closely associated with perceptual learning of faces. *Curr Biol*, 2014, 24(2): 222-7
- [73] Squire LR, Zola SM. Structure and function of declarative and nondeclarative memory systems. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1996, 93(24): 13515-22
- [74] Chang DHF, Mevorach C, Kourtzi Z, et al. Training transfers the limits on perception from parietal to ventral cortex. *Curr Biol*, 2014, 24(20): 2445-50