

知觉学习的神经机制*

马小丽 杨彬 钟翔 宋艳

(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 知觉学习是指训练或经验引起的知觉上长期稳定的改变, 揭示了成年大脑也具有可塑性。以往知觉学习的研究主要集中在探讨知觉学习的属性, 如知觉学习的特异性、迁移性和时间进程等。近年来随着 fMRI、ERP 技术的应用和电生理、心理物理学技术的提高, 知觉学习神经机制的研究取得了前所未有的新进展, 不仅把知觉学习包含的脑区从初级视皮层扩展到了 V4 等视觉信息加工通路的中间阶段, 而且还揭示了与注意等相关的高级脑区的作用; 不仅研究在知觉学习过程中涉及的皮层区域变化, 而且还探讨了知觉学习引起的细胞水平的变化, 为大脑可塑性问题的研究和应用提供了进一步的证据。

关键词 知觉学习; 神经机制; 初级视皮层; 高级脑区

分类号 B842; B845

知觉学习是指对刺激进行训练或经验后, 在该刺激的知觉上产生的任何相对长期稳定的改变 (Gibson, 1963), 知觉学习是内隐学习的一种重要形式。从赫尔姆霍兹、威廉·詹姆斯和桑代克那里我们已经看到了研究知觉学习的蛛丝马迹, 到 Gibson 对其进行精确定义知觉学习的研究经历了一个多世纪, 并随着 fMRI、ERP 技术的应用和电生理、心理物理学技术的提高, 知觉学习应用价值的逐渐显现和其对人工智能、计算机模拟研究的贡献, 知觉学习成为认知神经科学领域研究的热点和前沿问题。

宋艳等人 (2006) 关于国内外知觉学习研究状况的综述, 使我们比较全面地了解了知觉学习的经典研究领域、内容和实验范式。但近几年来, 随着研究手段和研究思路的创新, 知觉学习的研究有了突破性的进展。通过新的实验范式, 在经典任务上发现了与以往不同的研究结果, 丰富了知觉学习特异性和迁移性的内涵, 使我们更深刻地认识了知觉学习的本质。在知觉学习皮层表征区域的研究方面, 对初级视皮层区域的研究有了新的成果, 更多的研究者开始关注视觉信息加工的中高级阶段。另外, 随着研究技术的创新, 知觉学习在细胞水平甚至分子水平的研究也逐步开展起来。知觉学习研究的新成果正以惊人的速度不断涌现。这里主要对视觉的

知觉学习进行阐述, 当然知觉学习的研究也包含听觉、触觉等领域。

对知觉学习神经机制的揭示离不开对现象的观察, 关于知觉学习的较早研究主要是心理物理学方面的, 发现了知觉学习的一些基本特性, 如特异性和迁移性等, 启发我们去了解知觉学习的本质, 并为探讨其神经机制提供了行为依据。

1 知觉学习的特异性、迁移性及其相互关系

特异性和迁移性作为知觉学习的两个基本属性, 不是完全独立, 而是学习效应由训练的任务或刺激属性迁移到其他未训练任务或刺激属性的程度的不同。由于刺激、任务、实验程序和被试等的不同, 关于知觉学习的特异性和迁移性的研究结果也存在差异和争议。

知觉学习的特异性是指知觉学习的效果特异于训练的条件, 例如, 训练的视野位置、朝向、空间频率、运动方向等刺激属性和任务等 (Saffell & Matthews, 2003; Maertens & Pollmann, 2005), 较少迁移到未训练的条件。甚至有些研究发现, 单眼的训练效果不会迁移到另外的非训练眼 (Karni & Sagi, 1991; Poggio, Fahle, & Edelman, 1992)。这些实验发现使人们认识到不仅仅是婴幼儿时期的大脑具有可塑性, 成年大脑, 甚至初级感觉皮层可能也具有可塑性。

随着知觉学习特异性研究的逐步深入, 特异性也被赋予了更加丰富的内涵。不同刺激特性、任务的知觉学习效应之间不相互干扰也是知觉学习特异

收稿日期: 2009-03-26

* 国家自然科学基金项目 (编号: 30600180) 和北京市自然科学基金项目 (编号: 7073092) 资助。

通讯作者: 宋艳, E-mail: songyan@bnu.edu.cn

性的一种表现。Seitz 等人 (2005) 训练被试连续完成两种不同条件的 three-dot hyperacuity 任务, 观察到了学习效应的相互干扰现象, 并且发现这种干扰作用特异于刺激的朝向和视野位置等刺激特征。如果前后训练的刺激具有相同的朝向和相同的视野位置, 那么后面的训练会对前面的训练起干扰作用, 而一旦改变后面训练任务中刺激的视野位置, 干扰作用就消失了, 这说明知觉学习效果特异于视野位置。同样, 如果前后训练任务的视野位置相同, 那么相同刺激朝向之间的学习发生干扰作用, 不同刺激朝向的学习没有干扰效应, 即后面学习对前面学习的干扰作用特异于刺激的朝向。有研究发现知觉毁损 (perceptual deterioration) 也具有特异性, 一天内的重复训练会造成知觉毁损现象, 但这种学习成绩的变差不是由于一般的疲劳造成的。在质地辨别任务 (texture discrimination task) 中, 知觉毁损特异于目标刺激但并不特异于背景 (Mednick, Arman, & Boynton, 2005)。但知觉毁损现象的特异性与知觉学习特异性之间的关系尚不清楚, 这两种特异性潜在的神经机制之间是否具有某种联系还有待进一步研究。

虽然很多知觉学习任务都表现出显著的特异性, 但有些任务也揭示了学习效应的部分甚至完全迁移 (Tanaka, Miyauchi, Misaki, & Tashiro, 2007; Webb, Roach, & McGraw, 2007)。大多数研究者都发现了学习效应双眼间的迁移 (Beard, Levi, & Reich, 1995; Ahissar & Hochstein, 1996; Schoups & Orban, 1996; Lu, Chu, Doshier, & Lee, 2005)。在视觉搜索任务中, 被试在一种刺激条件下的学习效应迁移到了另一种刺激条件上。例如, Sireteanu 和 Rettenbach (2000) 的实验提供了两种不同的刺激: 一种刺激是以随机排列的圆圈为背景, 以一个带缺口的圆圈为目标, 定义为 “gap feature” 刺激; 另一种刺激背景是一些随机排列的平行线段, 目标由两条非平行线段组成, 定义为 “convergence feature” 刺激。只对其中一种刺激进行视觉搜索任务的训练, 能够在另一种刺激条件上也看到该任务的进步。这使我们推测, 被试学到的可能不是与任务相关的特定刺激特征, 而是某种视觉搜索策略的提高, 也就是说学到了某些与任务相关的更具普适性的知识。

特异性和迁移性作为知觉学习的两个重要属性, 它们也并非完全对立, 而是存在着微妙的相互关系。知觉学习的特异性和迁移性会由于任务的不

同以及任务的难易程度不同而发生变化 (Fahle, 2005)。Ahissar 和 Hochstein (1997) 的研究表明知觉学习的特异性程度因任务难易程度不同而有所变化, 简单的任务出现了迁移, 而难的任务特异性更强。

此外, 特异性在特定的训练条件或者实验范式下可以向迁移性转化。在一项最新的研究中, Yu 等人 (2008) 采用 double training 的实验范式发现经典的不同视野位置的学习效果居然也可以相互迁移。例如: 在左上视野训练被试完成竖直 Gabor 刺激的对比度辨别任务, 传统研究认为这样的学习效果不会迁移到左下视野, 但如果在这个任务的多个训练日中穿插另一无关任务的训练, 比如在左下视野训练被试完成水平 Gabor 刺激的朝向辨别任务, 令人惊奇的结果出现了, 左下视野的对比度任务成绩有了显著提高, 即在这种训练范式下, 对比度任务在不同的视野位置之间发生了完全迁移。这个研究结果完全颠覆了以往人们对于知觉学习特异性含义的理解, 它提示以前人们发现的学习效果不能迁移到另一位置只是由于我们对另一位置的不熟悉造成的, 而并不是我们学会的是特异于某一位置的刺激特征。训练过程中只要增加一些位置训练 (location training), 刺激特征就能完全迁移到另一位置。

知觉学习的特异性和迁移性揭示了知觉学习不同的神经机制, 特异性的发现提示知觉学习可能发生在刺激特征编码较特异的视觉信息加工早期阶段, 而迁移性又揭示知觉学习的发生包含了高级认知过程的参与。这些心理物理学研究中存在的争议促使研究者运用探寻大脑神经机制更为直接的方法进行更深入的研究, 也使研究者看到知觉学习的神经机制是异常复杂的。

2 知觉学习涉及的大脑区域

到底知觉学习发生在视觉信息加工的哪个阶段, 外在行为成绩提高的过程中大脑发生了怎样的改变? 随着研究的不断深入, 研究者发现知觉学习绝不是简单地涉及大脑某一两个区域的功能改变, 而是似乎涉及了大脑的大部分区域——从初级视皮层, 到中间视皮层, 再到高级脑区等, 这就使得知觉学习的神经机制变得异常复杂起来。

2.1 初级视皮层 (V1)

知觉学习特异于训练的视野位置、刺激的各种属性, 尤其是有些研究发现知觉学习的单眼特异性, 暗示着知觉学习可能发生在视觉信息加工的早期阶

段,如初级视皮层(primary visual cortex)。首先,在视觉信息加工通路中只有 V1 及之前的阶段含有单眼驱动细胞。其次,V1 区细胞感受野较小,细胞对感受野内的刺激反应更敏感,并且在皮层上相邻的细胞其在视网膜上的感受野位置也是相邻的,尽管会发生一些形变或重叠(Hubel & Wiesel, 1968),这种网膜拓扑表征(retinotopic representation)为知觉学习位置特异性机制的推断提供了生理基础。最后,V1 区细胞对刺激的朝向高度敏感,有专门对不同朝向进行精细调谐的功能柱,为知觉学习特异于刺激朝向提供了依据。

随后的一系列研究似乎证实了这一推断,关于知觉学习与 V1 区细胞反应相关性的电生理研究发现,简单朝向辨别任务的训练成绩提高伴随着 V1 细胞调谐曲线的变陡(Schoups, Vogels, Qian, & Orban, 2001),即经过训练 V1 区细胞能更有效的区分不同朝向。最新的 ERP 和 fMRI 研究也提供了相关证据。例如:在 Pourtois 等人(2008)的一项研究中,被试在接受质地辨别任务的短期知觉训练后进行 ERP 后测。ERP 的结果发现训练过的视野位置与没有训练的位置相比 C1 波的幅度变小了。而脑电的 C1 成分因为其潜伏期短(100ms 之内)且上下视野极性相反等特性,向来被认为是反映了 V1 区神经元的活动(Clark, Fan, & Hillyard, 1995)。Yotsumoto 等人(2008)最近也用质地辨别任务对被试进行知觉训练,长期训练过程中分阶段进行 fMRI 测试,发现随着知觉学习的进行,大脑 V1 区活动也有复杂的时间变化过程,并且这种变化特异于训练的视野位置。在训练的早期阶段,V1 区反应逐渐增强,并随着外在行为成绩的饱和而稳定在一定的水平上,但在 14 天后,虽然行为成绩保持住了,V1 活动却回到了训练之前的水平。他们还考察了其他脑区的活动情况,但没有发现显著变化。这与 Schwartz 等人(2002)用同样任务进行短期训练的结果较一致。他们发现训练后 V1 区 BOLD 信号增强了,运用功能连接的方法没有发现其他脑区的变化。

早前其他任务的知觉学习也揭示过类似的结果,光栅朝向辨别任务的知觉学习使 V1 的 BOLD 信号增强,并且这种改变是与成绩提高有显著相关的,而 V2 和 V3 的激活程度没有变化(Furmanski, Schluppeck, & Engel, 2004)。但在对比度辨别任务知觉学习中,Mukai 等人(2007)发现行为成绩的提

高与 V2, V3 等视觉皮层 BOLD 信号的减弱成正比。关于 BOLD 信号所反映的大脑活动增强或减弱与知觉学习的关系问题还存在着很大争议。Yotsumoto 等人(2008)的研究似乎可以为这种争论提供一种解释,长期知觉学习过程中 V1 区活动先增强后减弱,似乎暗示着知觉学习程度不同与大脑活动强弱有着密切关系。在知觉学习的时间进程上,大脑活动也可能经历了非单一方向的比较复杂的变化。另外,刺激属性、任务等都会影响观察到的大脑皮层活动情况。

虽然知觉学习只在 V1 上发生这种观点值得怀疑,但 V1 区作为大脑皮层进行视觉信息加工的第一关,似乎确实应该参与到了视知觉学习的过程中。

2.2 中间视皮层

除了 V1 区域,有研究者发现知觉学习也能引起一些视觉外侧纹状区皮层细胞反应的变化。例如:有研究发现朝向辨别训练成绩的提高与 V4 细胞反应的增强和调谐曲线的变窄更加相关(Yang & Maunsell, 2004; Raiguel, Vogels, Mysore, & Orban, 2006),而在 V1 和 V2 的细胞中没有发现类似的变化(Ghose, Yang, & Maunsell, 2002),这些实验结果显然是和前面所述的 Schoups 等人在 2001 年的最初发现截然不同的。由此可以看出,知觉学习涉及的大脑皮层区域不仅在行为水平研究上有争论,在细胞水平上同样有很大的争议。

另外,知觉学习可能需要与执行该任务相关的脑区来参与,例如在运动方向学习的任务中,有研究发现 MT 和 MST 中对运动方向敏感的细胞在经过运动方向辨别任务的训练后反应敏感性增强(Zohary, Celebrini, Britten, & Newsome, 1994)。更有 fMRI 和 ERP 的研究显示,视觉搜索任务的知觉学习使其皮层激活区域由较高级脑区转移到较低级脑区,例如,知觉学习使脑电 N1 成分波幅变小,而 N1 变小涉及的脑区逐渐从中央/顶区转到枕/顶区(Song, Ding, Fan, & Chen, 2002)。形状辨认任务(shape identification task)的知觉学习使枕叶中部这些较初级的视觉区域更多的参与进来,而外侧枕叶(LO)以及注意相关的背侧区域的参与则减少(Sigman et al., 2005)。这些实验发现提示知觉学习前后,可能会有不同的大脑区域来执行相同的任务。

2.3 高级脑区

知觉学习的迁移性揭示知觉学习不仅引起初级视皮层的改变,也包括了更加高级的信息加工阶段。

正如桑代克的迁移的共同因素说所指出的,具有共同特征的任务间更容易发生迁移。知觉学习可能不仅需要加工视觉信息的视觉皮层参与,额叶和顶叶的很多脑区也有可能参与进来。

目前很多研究表明,自上而下的影响(top-down influence)在知觉学习中有重要作用,尤其是注意的影响。例如:Shiu 和 Pashler (1992)发现训练被试完成直线的朝向辨别任务后,朝向分辨能力能够显著提高。但是用同样的刺激,如果让被试做亮度辨别任务训练,被试在朝向辨别上就学不会了。也就是说,虽然物理刺激是相同的,但被试只能学会注意到的刺激特征,对于没有注意到的刺激特征,或者说没有用很多注意资源去努力辨别的特征是学不会的。在一项最新的研究中,Zhang 等人(2008)发现在多刺激水平的知觉学习中,例如对参考刺激对比度为 0.20、0.30、0.47、0.63 的四种刺激水平进行辨别学习,相同的刺激,相同的任务,在有节律的刺激呈现序列(如:按照对比度从小到大的顺序)中被试能够学习,但在随机的序列(roving)(四种对比度随机呈现)中则不能被学会。有节律的刺激呈现方式使被试能够把注意资源指向那些合适的加工特定刺激水平(如:不同的对比度水平)的细胞,而随机的序列则使这种注意资源在加工不同刺激水平的细胞间的转换发生了困难,所以没有学习效果。但如果对每种刺激给一个概念上的标签“tag”,帮助注意资源转向适合的知觉模板,那么即使在随机序列中也能进行学习。由此可见,注意资源在知觉学习过程中的作用不可忽视。

fMRI 研究进一步证实知觉学习确实能引起与注意有关的脑区(如:IPS, FEF, SEF) BOLD 信号的减弱(Mukai et al., 2007)。Law 和 Gold (2008)更是发现在运动方向学习任务中,与运动辨别任务决策有关的 LIP 脑区活动因训练而发生显著变化,但加工运动刺激的 MT 区却没有变化。甚至有研究发现在 MT 区活动被抑制的情况下运动辨别的知觉学习仍能发生(Lu, Qian, & Liu, 2004)。

即使是初级视皮层 V1 区的活动,也有可能受与任务相关的自上而下的大脑活动调节。例如:电生理学的研究揭示训练猴子完成形状辨别任务,V1 细胞有了一些新的与训练形状有关的功能特性,这些特性依赖于其完成的知觉任务,如果是同样的刺激但任务不同,细胞的反应特性就会发生改变(Li & Gilbert, 2004)。

以上实验证据都表明知觉学习并不完全是刺激驱动的,它受与任务相关的更加复杂的高级过程的调控。但也有一些相反的实验事实表明,在特定条件下,被试没有注意到的,甚至是阈下的刺激属性也可以学习。Watanabe 等人(2001)在研究中使用了视觉快速序列呈现任务(RSVP, rapid serial visual presentation task),被试需要注意的是一系列呈现在中央视野的字母,字母周围是运动的随机点,这些随机点的运动方向一致性水平是阈下的。结果显示,被试在这种非注意的情况下对于随机点运动方向的检测成绩也提高了。但是他们后来的研究又发现,这种成绩的提高只有在运动点中间的字母是目标刺激时才会发生(Seitz & Watanabe, 2003)。所以,我们还不能通过这个实验完全排除注意的作用。总之,注意在知觉学习中起了非常重要的作用,在知觉学习中不光刺激特征可以学习,和任务相关的注意也可以学习,例如注意任务相关刺激特征,抑制任务无关刺激特征,注意对知觉学习的作用机制还有待进一步研究。

3 知觉学习引起的细胞反应特性的改变

伴随知觉学习,大脑皮层神经元哪些特性发生改变和如何改变,目前研究结果是错综复杂的,也存在很大争议,这里主要介绍一些相关的电生理研究以便提供较为直接的证据。知觉学习使细胞的选择性(selectivity)增强,前面已经提到知觉学习成绩的提高与 V1 细胞的调谐曲线(tuning curve)变陡显著相关(Schoups et al., 2001)。但细胞反应的改变不仅受知觉训练的影响,还受知觉学习过程中自上而下作用的影响。Li 和 Gilbert (2008)在最近一项研究中训练猴子完成轮廓检测(contour detection)任务,即在由随机短线组成的背景中检测出由几条短线组成的共线性轮廓图形(collinear contour),发现只有在训练轮廓检测任务时 V1 细胞的放电才随着组成轮廓图形的线段数量而变化,即共线性线段数量越多,V1 区细胞发放越强。但在被动地看时 V1 细胞的反应没有变化,即使把注意转移到轮廓图形上但不进行轮廓检测任务,V1 反应也没有变化,这反映了与任务相关的自上而下的作用调节细胞的反应。在 IT 区也发现了细胞反应选择性的增强。猴子在完成形状分类任务时,IT 细胞对训练过的刺激朝向选择性更强,选择性增强使细胞能够更准确地对形状进行分类。同样的刺激旋转一定的角度,IT 细胞的选择性就会下降(Freedman, Rieschuber,

Poggio, & Miller, 2006)。

知觉学习伴随着细胞反应可靠性的增强,即细胞放电频率趋于稳定。给麻醉猫呈现以自然场景为内容的影片 30 次,考察 V1 细胞在每次呈现中放电次数的变化,结果显示随着重复次数的增加,细胞放电频率一致性增强(Yao, Shi, Han, Gao, & Dan, 2007)。知觉学习对细胞反应的影响还体现在细胞反应的时间特性上,随着训练细胞反应的同步性更好(Salazar, Kayser, & Konig, 2004)。另外,突触可塑性(synaptic plasticity)可能是知觉学习在更微观层次上的一种加工机制,长时程的突触可塑性被认为与学习和记忆关系密切(Abbott & Regehr, 2004),但目前的研究主要集中在初级感觉皮层(S1)和初级运动皮层(M1),视觉皮层的研究还比较少。

综上所述,这些细胞特性的改变可能不是简单的、单一的变化。知觉学习由于任务、实验程序和所选被试种群的不同可能涉及复杂的神经机制。

4 总结

很多研究者试图建立一些知觉学习的理论和模型,但目前还没有找到一个具有普适性的规律,知觉学习的实质还值得进一步研究。知觉学习受很多因素的影响,不仅是刺激驱动的,而且是任务相关的。现在越来越多的研究似乎暗示着视知觉学习在视觉信息加工的各个阶段都有可能发生,它不仅需要初级视皮层等进行视觉信息加工的大脑皮层的参与,而且也需要调节和高级认知过程的反馈,前额叶和顶叶这些高级脑区甚至有可能在知觉学习过程中起了主要的作用。知觉学习的皮层表征机制和神经加工机制是异常复杂的,未来几年的知觉学习研究将主要探讨这些高级脑区发生作用的基本机制,以及高级脑区和早期的视觉皮层是如何相互影响的。科研工作者将结合多种技术手段,运用多种实验范式、多角度对比的研究思路来进一步探讨知觉学习和大脑的可塑性这一意义深远的问题。

参考文献

- 宋艳, 曲折, 管益杰, 高定国, 丁玉珑. (2006). 视知觉学习的认知与神经机制研究. *心理科学进展*, 14, 334-339.
- Abbott, L. F., & Regehr, W. G. (2004). Synaptic computation. *Nature*, 431, 796-803.
- Ahissar, M., & Hochstein, S. (1996). Learning pop-out detection: specificities to stimulus characteristics. *Vision Research*, 36, 3487-3500.
- Ahissar, M., & Hochstein, S. (1997). Task difficulty and the specificity of perceptual learning. *Nature*, 387, 401-406.
- Beard, B. L., Levi, D. M., & Reich, L. N. (1995). Perceptual learning in parafoveal vision. *Vision Research*, 35, 1679-1690.
- Clark, V. P., Fan, S., & Hillyard, S. A. (1995). Identification of early visual evoked potential generators by retinotopic and topographic analyses. *Human Brain Mapping*, 2, 170-187.
- Fahle, M. (2005). Perceptual learning: specificity versus generalization. *Current Opinion in Neurobiology*, 15, 154-160.
- Freedman, D. J., Riesenhuber, M., Poggio, T., & Miller, E. K. (2006). Experience-dependent sharpening of visual shape selectivity in inferior temporal cortex. *Cerebral Cortex*, 16, 1631-1644.
- Furmanski, C. S., Schluppeck, D., & Engel, S. A. (2004). Learning strengthens the response of primary visual cortex to simple patterns. *Current Biology*, 14, 573-578.
- Ghose, G. M., Yang, T., & Maunsell, J. H. R. (2002). Physiological correlates of perceptual learning in monkey V1 and V2. *Journal of Neurophysiology*, 87, 1867-1888.
- Gibson, E. J. (1963). Perceptual learning. *Annual Reviews in Psychology*, 14, 29-56.
- Hubel, D. H., & Wiesel, T. N. (1968). Receptive fields and functional architecture of monkey striate cortex. *The Journal of Physiology*, 195, 215-243.
- Karni, A., & Sagi, D. (1991). Where practice makes perfect in texture discrimination: evidence for primary visual cortex plasticity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 88, 4966-4970.
- Law, C. T., & Gold, J. I. (2008). Neural correlates of perceptual learning in a sensory-motor, but not a sensory, cortical area. *Nature Neuroscience*, 11, 505-513.
- Li, W., Piech, V., & Gilbert, C. D. (2004). Perceptual learning and top-down influences in primary visual cortex. *Nature Neuroscience*, 7, 651-657.
- Li, W., Piech, V., & Gilbert, C. D. (2008). Learning to link visual contours. *Neuron*, 57, 442-451.
- Lu, H. J., Qian, N., & Liu, Z. L. (2004). Learning motion discrimination with suppressed MT. *Vision Research*, 44, 1817-1825.
- Lu, Z. L., Chu, W., Doshier, B. A., & Lee, S. (2005). Perceptual learning of Gabor orientation identification in visual periphery: complete inter-ocular transfer of learning mechanisms. *Vision Research*, 45, 2500-2510.
- Maertens, M., & Pollmann, S. (2005). fMRI reveals a common neural substrate of illusory and real contours in V1 after perceptual learning. *The Journal of Cognitive Neuroscience*, 17, 1553-1564.
- Mednick, S. C., Arman, A. C., & Boynton, G. M. (2005). The time course and specificity of perceptual deterioration. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102, 3881-3885.
- Mukai, I., Kim, D., Fukunaga, M., Japee, S., Marrett, S., & Ungerleider, L. G. (2007). Activations in visual and attention-related areas predict and correlate with the degree of perceptual learning. *The Journal of Neuroscience*, 27,

- 11401–11411.
- Poggio, T., Fahle, M., & Edelman, S. (1992). Fast perceptual learning in visual hyperacuity. *Science*, 256, 1018–1021.
- Pourtois, G., Rauss, K. S., Vuilleumier, P., & Schwartz, S. (2008). Effects of perceptual learning on primary visual cortex activity in humans. *Vision Research*, 48, 55–62.
- Raiguel, S., Vogels, R., Mysore, S. G., & Orban, G. A. (2006). Learning to see the difference specifically alters the most informative V4 neurons. *The Journal of Neuroscience*, 26, 6589–6602.
- Saffell, T., & Matthews, N. (2003). Task-specific perceptual learning on speed and direction discrimination. *Vision Research*, 43, 1365–1374.
- Salazar, R. F., Kayser, C., & Konig, P. (2004). Effects of training on neuronal activity and interactions in primary and higher visual cortices in the alert cat. *The Journal of Neuroscience*, 24, 1627–1636.
- Schoups, A., & Orban, G. A. (1996). Interocular transfer in perceptual learning of a pop-out discrimination task. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 93, 7358–7362.
- Schoups, A., Vogels, R., Qian, N., & Orban, G. (2001). Practising orientation identification improves orientation coding in V1 neurons. *Nature*, 412, 549–553.
- Schwartz, S., Maquet, P., & Frith, C. (2002). Neural correlates of perceptual learning: a functional MRI study of visual texture discrimination. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 99, 17137–17142.
- Seitz, A. R., & Watanabe, T. (2003). Psychophysics: Is subliminal learning really passive. *Nature*, 422, 36.
- Seitz, A. R., Yamagishi, N., Werner, B., Goda, N., Kawato, M., & Watanabe, T. (2005). Task-specific disruption of perceptual learning. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102, 14895–14900.
- Shiu, L. P., & Pashler, H. (1992). Improvement in line orientation discrimination is retinally local but dependent on cognitive set. *Perception & Psychophysics*, 52, 582–588.
- Sigman, M., Pan, H., Yang, Y. H., Stern, E., Silbersweig, D., & Gilbert, C. D. (2005). Top-down reorganization of activity in the visual pathway after learning a shape identification task. *Neuron*, 46, 823–835.
- Sireteanu, R., & Rettenbach, R. (2000). Perceptual learning in visual search generalizes over tasks, locations, and eyes. *Vision Research*, 40, 2925–2949.
- Song, Y., Ding Y. L., Fan, S. L., & Chen, L. (2002). An event-related potential study on visual perceptual learning under short-term and long-term training conditions. *NeuroReport*, 13, 2053–2057.
- Tanaka, Y., Miyauchi, S., Misaki, M., & Tashiro, T. (2007). Mirror symmetrical transfer of perceptual learning by prism adaptation. *Vision Research*, 47, 1350–1361.
- Watanabe, T., Nanez, J. E., & Sasaki, Y. (2001). Perceptual learning without perception. *Nature*, 413, 844–848.
- Webb, B. S., Roach, N. W., & McGraw, P. V. (2007). Perceptual learning in the absence of task or stimulus specificity. *PLoS ONE*, 2, e1323.
- Xiao, L. Q., Zhang, J. Y., Wang, R., Klein, S. A., Levi, D. M., & Yu, C. (2008). Complete transfer of perceptual learning across retinal locations enabled by double training. *Current Biology*, 18, 1922–1926.
- Yang, T. M., & Maunsell, J. H. R. (2004). The effect of perceptual learning on neuronal responses in monkey visual area V4. *The Journal of Neuroscience*, 24, 1617–1626.
- Yao, H. S., Shi, L., Han, F., Gao, H. F., & Dan, Y. (2007). Rapid learning in cortical coding of visual scenes. *Nature Neuroscience*, 10, 772–778.
- Yotsumoto, Y., Watanabe, T., & Sasaki, Y. (2008). Different dynamics of performance and brain activation in the time course of perceptual learning. *Neuron*, 57, 827–833.
- Zhang, J. Y., Kuai, S. G., Xiao, L. Q., Klein, S. A., Levi, D. M., & Yu, C. (2008). Stimulus coding rules for perceptual learning. *PLoS Biology*, 6, e197.
- Zohary, E., Celebrini, S., Britten, K. H., & Newsome, W. T. (1994). Neuronal plasticity that underlies improvement in perceptual performance. *Science*, 263, 1289–1292.

The Neural Mechanism of Perceptual Learning

MA Xiao-Li; YANG Bin; ZHONG Xiang; SONG Yan

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

Abstract: Practice or experience can induce long-term changes in perceptual skill. This process is referred to as perceptual learning and indicates the plasticity even in adult brain. Previous studies on perceptual learning were mostly focused on the specificity, the transfer and the time course of learning. With the application of fMRI and ERP technology and the development of electrophysiological and psychophysical methods in recent years, scientists have achieved unprecedented progress in the neural mechanism of perceptual learning. The brain areas involved in perceptual learning, from primary visual cortex, have extended to the middle stage of visual information process (e.g. V4) and some higher attention-related brain areas. Furthermore, recent studies not only revealed how cortical maps change in the course of perceptual learning, but also explored the cell-level changes involved in perceptual learning. These new results provided further evidence for the research and application of brain plasticity.

Key words: perceptual learning; neural mechanism; primary visual cortex; higher brain areas