

视知觉学习的认知与神经机制研究*

宋 艳¹ 曲 折² 管益杰¹ 高定国² 丁玉珑²

(¹ 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) (² 中山大学心理学系, 广州 510275)

摘 要 知觉学习是指由于训练或经验而引起的长期稳定的知觉变化, 是一种内隐性的学习。近 20 年来, 视知觉学习的大量研究结果提示大脑皮层的各个区域, 甚至包括初级感觉皮层, 在成熟之后仍然具有一定的可塑性。该文根据近年来的研究进展, 对视知觉学习在大脑的什么地方, 什么时候, 以何种方式发生等热点问题进行了探讨。研究提示, 视知觉学习涉及了包括初级视皮层在内的多个大脑皮层, 并且存在一种自上而下的调控机制; 视知觉学习可以在不同的时间尺度上发生, 快速学习之后将伴随着慢速学习; 通过视知觉学习, 人们对于复杂物体的表征将从高级皮层区域移向低级皮层区域, 任务执行也将趋于自动化。

关键词 视觉, 知觉学习, 特异性, 迁移性, 神经机制。

分类号 B842

知觉学习作为一种基本的学习形式, 是指知觉能力随着知觉训练或经验而逐渐改变的现象。这种能力的改变一旦相对稳定下来, 就可以保持相当长的一段时间^[1]。人类关于视知觉学习的研究已经有一百多年的历史, 并且在最近 20 年逐渐成为认知神经科学的一个前沿和热点问题, 获得了许多重要的发现^[2,3]。例如, 直到 20 年前人们还普遍认为, 早期的感知皮层, 特别是初级感知皮层只有在婴幼儿和儿童时期具有可塑性, 成年之后就不再可塑了^[4]。这种观点曾获得普遍的认同, 最强有力的支持是医学上的一个例证——“弱视”。弱视最常见的病例是因为斜视等原因导致的单眼弱视。治愈的关键是早发现, 早治疗。一般说婴幼儿时期的治疗效果很好, 但如果成人以后再治疗, 将变得十分困难, 治愈率几乎为零。单细胞记录研究也发现, 患有弱视的猴子和猫的大脑初级视皮层细胞倾向于对于健康眼, 而不是双眼, 所受的刺激做出反应^[5]。采用遮蔽健康眼的方法治疗几天到几个星期后, 双眼的这种不平衡完全可以纠正过来。但是这种方法只对处于婴幼儿时期的猴和猫有效, 对于成年猴和猫

的弱视则没有任何改善。这个例子提示大脑的初级视觉皮层似乎只有在婴幼儿时期才具有可塑性。

但是近年来大量的视知觉学习的研究成果, 尤其是成年人视知觉学习对于刺激的朝向和位置等特异性现象的发现, 使人们开始重新思考大脑的可塑性问题。现在人们更倾向于认为即使是在感觉信息处理的最早期阶段, 处理基本感知表征的神经细胞在成人后依然具有相当的可塑性。目前人们最为关心的一个问题是, 视知觉学习是如何改变成年人神经系统活动的? 这个问题包括学习是在大脑的什么地方, 在什么时候, 以何种方式发生的?

1 参与脑区(Where): 视知觉学习的特异性和迁移性

1.1 特异性

在许多视知觉分辨任务中, 人们惊讶地发现学习效应高度特异于刺激的朝向和位置等属性。例如, 在一个游标视敏度任务中, 实验者要求被试指出中央视野呈现的右边水平线段相比左边的水平线段较高还是较低(图 1A)。Poggio 等发现训练能使被试的分辨能力显著提高(在这个任务中表现为反应正确率的提高); 然后将线段朝向旋转 90°, 要求被试指出上面的竖直线段相比下面的竖直线段较左还是较右(图 1A)^[6], 结果显示被试已经提高的分辨能力并没有保持住, 而是马上回到了训练前的水平。如果让被试的分辨能力重新达到提高,

收稿日期: 2005-11-10

* 国家自然科学基金项目(编号: 30400133 和 30570605)和中山大学百人计划科研启动基金项目。

通讯作者: 丁玉珑, E-mail: edsdy1@mail.sysu.edu.cn, 电话/传真: 020-84114266

还需要和原来完全一样的重新训练(图 1C 上)。这个实验说明在视敏度任务中,对于某一朝向刺激的分辨能力提高不能通过训练其正交朝向的刺激而

获得,即知觉学习不能在不同刺激朝向之间迁移,学习特异于刺激的朝向。

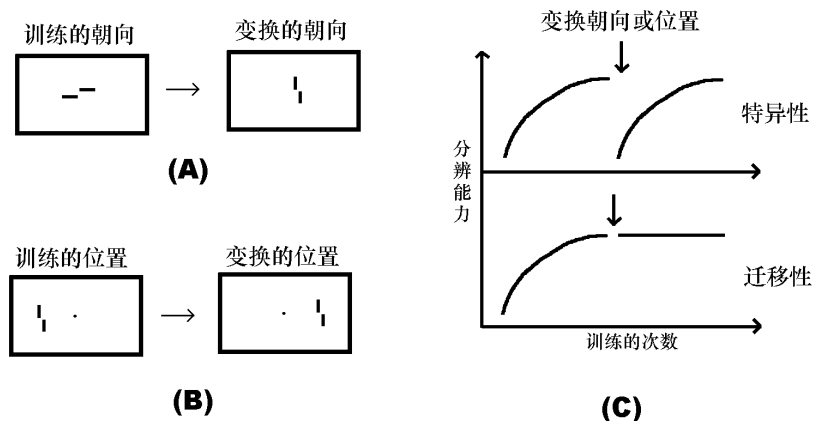


图 1 (A) 检测朝向特异性的游标视敏度 (vernier acuity) 实验刺激示意图; (B) 检测位置特异性的游标视敏度实验刺激示意图; (C) 视知觉学习实验的典型结果示意图。在训练一定的次数引起被试的分辨能力显著提高后,变化刺激的朝向或位置,可以发现分辨能力又回到训练前的状态(特异性)或保持不变(迁移性)。

不仅如此,这个游标视敏度任务的学习同时还特异于刺激的位置。例如,在训练时刺激始终呈现在视野的左侧(图 1B),被试的任务是盯住中间的注视点,指出左侧刺激中上面竖直线段相比下面的竖直线段较左还是较右。通过训练使被试分辨能力显著提高后,将刺激改在视野的右侧呈现,结果同样发现被试的分辨能力又回到了训练前的水平。如果让被试的分辨能力重新达到提高,还需要和原来完全一样的重新训练(图 1C 上)。这个实验说明在视敏度任务中,对于某一位置刺激的分辨能力提高不能通过训练其他位置的相同刺激而获得,即知觉学习不能在不同刺激位置之间迁移,学习特异于刺激的位置。迄今为止,已有大量行为学研究在光栅朝向分辨、线段朝向分辨、质地检测等任务的视知觉学习中也发现了类似的朝向和位置刺激特异性。

视知觉学习对于刺激朝向和位置的特异性,提示了学习很可能发生在视通路较低级的皮层,甚至是初级视皮层。大量的神经生理学证据表明在视觉信息处理中存在一种分层(串行)机制,即在视通路较低级的皮层,神经元的感受野较小,对刺激的朝向、位置等属性具有高度的特异性,而在较高级的视皮层,神经元的感受野较大,对刺激属性的特

异性减弱,同一神经元可能对刺激的多种朝向和位置产生兴奋^[7]。例如,单细胞记录研究发现初级视皮层(V1)细胞的感受野在视野中只有大约 1°的直径,在 V2 和 V4 细胞感受野的直径会有几度,而前下颞区(anterior inferotemporal, AIT)的细胞感受野直径大到 20°或更多。事实上前下颞区细胞的感受野几乎可以覆盖整个视野,主要是与高层次的信息处理和物体识别有关。因此刺激特异性提示知觉学习极可能涉及了较低级的视皮层信息处理变化。

有行为研究甚至发现某些视知觉任务的学习具有眼睛特异性^[8]。训练时实验者让被试睁开某一只眼睛,而闭上另一只眼睛。在训练引起分辨能力显著提高后,让原来睁开的眼睛闭上,而原来闭上的眼睛睁开执行相同的任务。结果显示,训练引起的分辨力提高不能在两眼之间迁移。这说明在有些分辨任务中,知觉学习对训练时所用的眼睛具有特异性。神经生理学研究已发现,只有初级视皮层(V1)及其之前的视通路上具有只对某一只眼睛获得的信号产生兴奋的单眼驱动细胞,而在初级视皮层以上的所有视皮层神经元都是由双眼共同驱动的。因此,眼睛特异性进一步提示了一些视知觉任务的学习很有可能发生在初级视皮层或更早的区

域。

1.2 迁移性

当然,并不是所有视知觉任务的学习都只表现为特异性。Ahissar 和 Hochstein 发现,任务的难度可以影响知觉学习的特异性^[9]。他们在一个简单的质地检测任务中,要求被试判断是否有一个目标线段和背景线段的朝向不一致。结果发现,当目标线段和背景线段的夹角较小时,任务比较困难,学习表现为典型的特异性,即不能从训练刺激迁移到变换朝向后的刺激上(图 1C 上);但当降低任务难度,即把目标线段和背景线段的夹角变大时,学习表现为典型的迁移性:即变换刺激的朝向后,被试已经提高的分辨能力保持在训练后的水平上,不需要重新训练(图 1C 下)。不仅如此,最近几年的行为实验研究通过细致的分析和对比,进一步发现原来认为只有特异性的学习,其实同时还具有迁移性。例如:Liu 和 Weinshall 通过研究随机点运动方向分辨的学习发现^[10],学习效应虽然不会发生直接的迁移,但可以表现为学习下一个任务时,学习速度的加快。这是一种更广泛意义上的迁移。

迁移性的发现,使研究者推测视知觉学习可能不仅仅涉及了低级视皮层,还涉及了较高级的皮层信息处理机制。因为正如以前所述,相对于低级视皮层,较高级视皮层的神经元感受野较大,对刺激朝向和位置等属性的特异性减弱,可能是迁移性产生的神经基础。Ahissar 和 Hochstein 采用质地检测的实验模式设计了一个精巧的行为实验,进一步提出视知觉学习中存在一个自高而低,自上而下的调控机制^[11]。他们发现知觉学习不仅仅有刺激特异性,还有任务特异性。他们在实验中只使用了一组刺激图形,要求被试分别根据图形的局部和整体特征做两个不同的分辨任务。结果显示这两个难度相似、反应相似的任务虽然使用完全相同的刺激图形,但两个任务的学习在彼此之间居然不能够迁移。这个研究进一步提示了知觉学习并不只是由于刺激而驱动的,还有任务驱动的机制,即存在一个自上而下的调控机制。

总之,成年人视知觉学习这些特性的发现,尤其是特异性的发现,使知觉学习研究在近 20 年空前地繁盛起来。综合大量的研究成果,我们可以推测,刺激特异性和迁移性可能同时存在于很多任务的知觉学习中。只是由于行为实验测量指标的局限性,在某一个实验模式下可能只能发现知觉学习的

刺激特异性,而在另一个实验模式下可能就只能发现迁移性。我们最近通过事件相关电位(event-related potentials-ERP)技术所完成的实验也证实了这一观点^[12]。在一个简单线段朝向分辨的实验中,行为数据只表现出了典型的刺激朝向特异性,脑电数据则在顶区的 N1(140ms 左右)波幅上表现出朝向迁移性,在枕顶区的 P2(200 ms 左右)波幅上表现出朝向特异性。有意思的是,虽然特异性学习效应比迁移性效应发生的皮层位置更低级,但时间更晚。这些结果支持了知觉学习可能涉及了多个大脑皮层信息处理机制,并且存在一种自上而下的调控机制的假设。

2 时间进程(When):视知觉学习的快速学习和慢速学习阶段

视知觉学习的时间过程也是研究者目前十分关心的一个问题,因为作为一种基本的学习,它的时间过程可能反应成年人记忆储存的本质特性,有助于人们理解学习效应长久保持的神经机制。综合大量的实验报道,我们可以发现有些任务的学习效应在几分钟至几十分钟的短期训练中就可以显示出来,而另一些任务的学习效应需要经过连续几天的长期训练才能显示出来。对于一个给定的知觉任务,学习也可能在不同的时间尺度上发生:既存在短期学习效应,也同时存在长期学习效应。

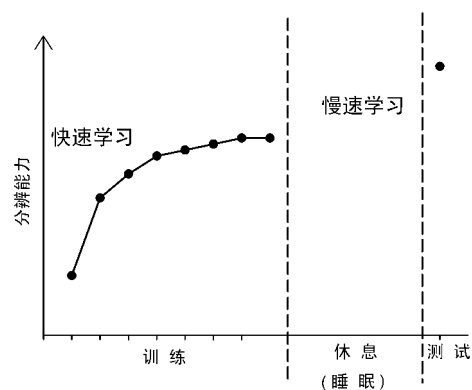


图2 知觉学习的两个阶段

注:由快速学习和慢速学习两部分组成,其中快速学习在一次训练的初始阶段发生;慢速学习在一次训练结束后的某段时间发生;睡眠(特别是快速眼动睡眠期 REM)对于慢速学习非常重要。

Karni 和 Sagi 提出知觉学习可能有两个阶段(图 2)^[13]。第一阶段是“快速学习阶段”(fast learning),

它是一个快速的、在几分钟之内经过几十个单次的训练就可以显现出来的能力的提高,发生在未经过训练被试的最开始训练阶段。快速学习效应很快就到达饱和,随后的是第二个阶段“慢速学习阶段”(slow learning),它发生在训练停止的 6~8 个小时之后,是一个缓慢的能力大幅度提高的阶段。Karni 等甚至认为知觉学习主要不是在训练时发生的,而是在训练结束后的几个小时后,即慢速学习阶段完成的,并认为其可能与睡眠有关。进一步的研究发现,睡眠中的快动眼睡眠期对于慢速学习非常重要:如果剥夺快动眼睡眠,将观察不到慢速学习效应^[14]。目前,研究者普遍认为快速学习反映了与任务有关的信息处理通道的建立,而慢速学习则反映了随后的信息处理系统中基本表征的改变。

研究者在视知觉的很多任务上都发现了快速学习和慢速学习。最近有关运动技能学习的实验也揭示了类似的快速和慢速学习阶段^[15],提示这两个阶段的学习可能具有更普遍的意义。但是另一方面,也可以发现已经报道的知觉学习时间过程彼此之间有很大的差异,这可能与实验的模式和数据分析的方法不同有关。例如,有的任务过去只发现了快速学习,但如果将任务的难度始终控制在比阈值稍微高一点的状态,就会发现有慢速学习。反过来,有的任务过去只发现了慢速学习,但如果仔细检查未经过训练被试的最开始的实验数据,就会发现快速学习^[16]。

3 加工机制(How):视知觉学习的神经机制

同大量的行为实验相比,有关视知觉学习的神经生理学实验还很有限,处于刚刚起步阶段。一些涉及视知觉学习神经机制的基本问题,例如“学习引起哪些脑区域的何种活动改变?”“脑活动改变是在训练的什么阶段发生的?”以及“学习后引起神经活动增强还是减弱了?”等等,目前研究者们还不能提供确切的答案。但是人们在探讨的过程中越来越意识到视知觉学习的神经机制远比预想的要复杂得多:它可能包括单个神经元激活方式改变、特定信息在大脑皮层中表征区域的变化以及注意的调控等等。

3.1 神经元激活方式的变化

Schoups 等训练成年猴完成一个分辨光栅朝向的任务^[17]。他们发现学习后,初级视皮层区(V1)

神经元的发放频率降低,而且此变化只特异于对训练朝向敏感的神经元,对其它神经元的激活则没有影响。这一发现很好地支持了大量行为实验的推论,即刺激特异性的知觉学习涉及视通路较低级的皮层,甚至是初级视皮层。

当今,多方式认知功能成像技术的快速发展使研究者可以对人类大脑的结构和功能进行高时空分辨率的无创性研究。Skrandies 等训练成年人完成一个精细的视觉分辨任务,并记录训练时被试大脑后部的事件相关电位^[18]。结果显示,朝向特异性的学习引起 ERP 的幅值增大,潜伏期减小,而且这些变化都发生在大脑的枕区。这些结果进一步证实了视通路较低级皮层参与视觉分辨任务。Schiltz 等应用正电子发射断层成像(positron emission tomography, PET)技术研究了成年人光栅朝向分辨的学习,他们发现朝向特异性的学习引起 V1, V2, V3 区的脑血流降低^[19],提示视知觉学习不仅仅涉及视通路较低级的皮层,还涉及一些中间或高级皮层。

3.2 表征区域的变化

作为视知觉学习的一个结果,人们对于复杂些物体的表征可能从高级皮层区域移向低级皮层区域。例如,对于一个给定的视觉搜索任务,在学习前如果是串行搜索,在学习后就可能转化为并行搜索;并行和串行搜索的一个重要区别就是认为它们分别反应了早期和晚期的感知信息处理过程^[20]。Sigman 和 Gilbert^[21]对这一现象提出一种解释:经过训练,在视觉信息处理的早期阶段的神经细胞可能不仅能够处理简单的刺激属性,还会处理一些比较复杂的但是非常熟悉的图形,从而将这些复杂图形的表征从视通路的晚期阶段移向早期阶段。这种转移可以使识别做到更快速,它的代价就是需要反复呈现,即学习。Walsh 等通过透颅磁刺激(transcranial magnetic stimulation-TMS)实验^[22]证实了这一观点。在实验中,他们让被试做一个串行搜索任务的同时,用 TMS 击打被试的右顶区,因为这个区域普遍被认为与串行搜索有关,负责两个简单属性的结合搜索。结果发现中断这个区域的信息处理后,确实能影响串行搜索任务的执行,表现为反应时明显延长。实验进一步发现这种效应只对未经过训练的串行搜索任务有效,一旦被试经过反复训练,熟悉了刺激图形以后,串行搜索变为并行搜索,再用 TMS 中断右顶区的信息处理,就不会

对这个任务的执行造成了影响。以上结果提示知觉学习后,执行这个搜索任务的大脑区域发生了变化,从右顶区移向了其它脑区。

关于表征区域的变化,另一个更为直接的实验证据是我们最近所做的一个 ERP 实验^[23]。在实验中被试做一个较复杂的视觉图形分辨任务,我们发现训练开始时,学习引起脑电变化的区域集中在中央/顶区。但是,被试经过两天训练后,脑电变化的区域退到顶/枕区。进一步提示学习使复杂图形的表征从视通路的晚期阶段移向早期阶段。

3.3 注意的调控

视知觉学习和注意的关系非比寻常,目前人们普遍认为知觉学习的过程中,尤其是开始阶段,是需要注意参与的。例如:有实验提示让被试被动地反复看图形,不会有知觉学习的发生,被试必须积极主动地参与到任务中来,知觉学习才会发生。还有研究提示学习的一个结果就是从注意的调控中解放出来,从而使任务的执行趋于自动化。例如,Vaina 等在一个功能磁共振成像(functional magnetic resonance imaging, fMRI)实验中,发现视觉运动分辨的学习引起大脑中负责运动区域(MT)的兴奋变得更活跃,而与 MT 区紧密相连的、对于运动具有注意调控功能的区域(上丘和前扣带回)的兴奋变弱了^[24]。在我们的近年研究中发现,无论是学习简单还是复杂图形的视觉分辨,都会引起 ERP 的早期成分 N1 的波幅下降^[25],而 N1 历来被认为是与注意有着最为紧密关系的 ERP 成分之一,所以对于 N1 的下降,我们认为注意调控减少的解释是有其合理性的。总之,视知觉学习与注意的关系提示知觉学习的神经机制不仅仅涉及到信息处理早期阶段的低级皮层,还涉及到高级皮层的自上而下的调控或反馈。

4 评论

在整个生命阶段,知觉学习是一个持续不断,贯穿始终的过程。它反映了感知系统,包括是初级皮层,都不断调整自己以适应外界环境变化的需要。有关的大部分研究仍集中在行为实验上,但单单靠行为实验数据很难对视知觉学习的神经机制问题给出满意的答案。而且不同的研究显示了不同的结果。目前我们还很难统一地解释这些研究结果的差异。近年来随着人们对 ERP、TMS、PET、fMRI 等各种技术自身的发展成熟和对神经信号生理机

制的深入认识,多方式认知功能成像开始在知觉学习研究中得到应用。今后的研究方向将从两方向出发:一是应用多种研究手段和方法来更深入地揭示知觉学习过程中大脑活动的动态改变及其内在的神经机制,二是将知觉学习和一些高层次的学习过程进行对比和综合,从而真正揭示学习这一过程的实质。可以确信,这将是认知神经科学中一个充满活力和挑战的领域。

参考文献

- [1] Gibson E J. Perceptual learning. *Annual Review of Psychology*, 1963, 14 : 29~56
- [2] Fahle M. Perceptual learning: gain without pain? *Nature Neuroscience*, 2002, 5 (10) :923~924
- [3] Gilbert C D, Sigman M, Crist R E. The neural basis of perceptual learning. *Neuron*, 2001, 31(5):681~97
- [4] Marr D. *Vision*. San Francisco: Freeman, 1982
- [5] Hubel D H, Wiesel T N. Binocular interaction in striate cortex of kittens reared with artificial squint. *Journal of Neurophysiology*, 1965, 28(6): 1041~1059
- [6] Poggio T, Fahle M, Edelman S. Fast perceptual learning in visual hyperacuity. *Science*, 1992, 256(5059): 1018~1021
- [7] Desimone R, Ungerleider L G. Neural mechanisms of visual processing in monkey. In: Boller F and Grafman J (eds). *Hand book of Neuropsychology*. Vol.2. Amsterdam: Elsevier, 1989. 267~299
- [8] Karni A, Sagi D. Where practice makes perfect in texture discrimination: evidence for primary visual cortex plasticity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United State of America*, 1991, 88(11): 4966~4970
- [9] Ahissar M, Hochstein S. Task difficulty and the specificity of perceptual learning. *Nature*, 1997, 387(6631): 401~406
- [10] Liu Z, Weinshall D. Mechanisms of generalization in perceptual learning. *Vision Research*, 2000, 40(1): 97~109
- [11] Ahissar M, Hochstein S. Attentional control of early perceptual learning. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United State of America*, 1993, 90(12): 5718~5722
- [12] Ding Y, Song Y, Fan S, et al. Specificity and generalization of visual perceptual learning in humans: an event-related potential study. *Neuroreport*, 2003, 14(4): 587~590
- [13] Karni A, Sagi D. The time course of learning a visual skill. *Nature*, 1993, 365(6443): 250~252
- [14] Karni A, Tanne D, Bubenstein B S, et al. Dependence on REM sleep of overnight improvement of a perceptual skill. *Science*, 1994, 265(5172): 679~682

- [15] Brashers-Krug T, Shadmehr R, Bizzi E. Consolidation in human motor memory. *Nature*, 1996, 382(6588): 252~255
- [16] Karni A, Bertini G. Learning perceptual skills: behavioral probes into adult cortical plasticity. *Current Opinion in Neurobiology*, 1997, 7(4): 530~535
- [17] Schoups A, Vogels R, Qian N, et al. Practising orientation identification improves orientation coding in V1 neurons. *Nature*, 2001, 412(6846): 549~553
- [18] Skrandies W, Lang G, Jedynak A. Sensory thresholds and neurophysiological correlates of human perceptual learning. *Spatial Vision*, 1996, 9(4): 475~489
- [19] Schiltz C, Bodart J M, 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
- [20] Treisman A, Gelade G. A feature-integration theory of attention. *Cognitive Psychology*, 1980, 12(1): 97~136
- [21] Sigman M, Gilbert C D. Learning to find a shape. *Nature Neuroscience*, 2000, 3(3): 264~269
- [22] Walsh V, Ashbridge E, Cowey A. Cortical plasticity in perceptual learning demonstrated by transcranial magnetic stimulation. *Neuropsychologia*, 1998, 36(4): 363~367
- [23] Song Y, Ding Y, Fan S, et al. An event-related potentials study on visual perceptual learning under short-term and long-term training conditions. *Neuroreport*, 2002, 13(16): 2053~2057
- [24] Vaina L M, Belliveau J W, des Roziers E B, et al. Neural systems underlying learning and representation of global motion. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United State of America*, 1998, 95(21): 12657~12662
- [25] Song Y, Ding Y, Fan S, et al. Neural substrates of visual perceptual learning for simple and complex Stimuli. *Clinical Neurophysiology*, 2005, 116(3): 632~639

Cognitive and Neural Mechanisms of Visual Perceptual Learning

Song Yan¹ Qu Zhe² Guan Yijie¹ Gao Dingguo² Ding Yulong²

(¹ State Key Laboratory of Cognitive Neuroscience and Learning, Beijing Normal University, Beijing 100875, China)

(² Department of Psychology, Sun Yat-Sen University, Guangzhou 510275, China)

Abstract: Perceptual learning refers to the robust gains in performance on basic perceptual tasks that are induced by sensory experience and are dependent on practice. Moreover, many perceptual skills, once acquired, are retained over long time intervals. During recent two decades, the results of many studies indicated that all areas of the brain, including the primary sensory cortex, are plastic even in adults. Based on the recent advances on visual perceptual learning, issues such as where in the brain, when and how practice-related changes occur were reviewed. Visual perceptual learning involves multiple brain areas and can occur in different time courses. Slow learning following fast learning may be a rule of perceptual learning. As results of perceptual learning, the representations of complex objects will shift from higher brain areas to lower areas, and the task will be performed more automatically.

Key words: vision, perceptual learning, specificity, generalization, neural substrates.