高级视皮层可塑性: 物体和面孔知觉学习综述

毕泰勇^①, 尚哲^{②*}

① 西南大学心理学部, 认知与人格教育部重点实验室, 重庆 400715;

② 北京大学心理学系, 北京 100871

* 联系人, E-mail: psysz@pku.edu.cn

收稿日期: 2014-05-30; 接受日期: 2014-08-20; 网络版发表日期: 2015-01-05

中央高校基本科研业务费专项资金(批准号: SWU1409155, SWU1409323)资助项目

doi: 10.1360/N052014-00168

摘要 复杂刺激的知觉学习是指由训练或经验引起的对物体或者面孔等复杂视觉刺激在知觉上长期稳定的改变, 一般认为这反映了大脑高级视皮层的可塑性. 对简单刺激知觉学习特性的研究已经揭示了低级视皮层的部分可塑性, 但是复杂刺激知觉学习的神经机制目前仍存在争议. 本文介绍了知觉学习的理论模型和实验证据, 并重点探讨了复杂刺激如物体和面孔知觉学习的特性、神经机制及研究方法. 该领域未来需要在复杂刺激知觉学习的持久性、面孔不同属性知觉学习的机制, 以及复杂刺激知觉学习的理论模型方面做进一步研究.

关键词

知觉学习
高级视皮层
可塑性
神经机制

大脑无时无刻不在适应着世界的变化. 越来越多的证据表明, 大脑不是一成不变的硬件, 而是一个不断更新的系统, 具有生理上的可塑性. 最为明显的证据来自成长发育中大脑的变化^[1]以及损伤后大脑的重组过程^[2]. 不过, 即使是健康成年人的大脑, 其可塑性也是非常强的. 某些视觉经验可以导致皮层神经元特性的短暂改变, 如视觉适应^[3]. 另外还有一些视觉经验可导致神经系统长时期的改变, 如知觉学习^[4]. 知觉学习是指由长期的训练导致的个体知觉能力的提高. 现在已经发现, 大部分的视知觉能力都会随着训练得到提高, 例如分辨光栅朝向的能力^[5]、分辨对比度的能力^[6]、分辨运动方向的能力^[7], 以及识别形状和物体的能力^[8,9]等(图 1). 知觉学习与大脑可塑性具有重要的科学研究价值和应用实践价值.

前人的综述已经对知觉学习的基本特性和范式做了概括, 如宋艳等人^[10]综述了知觉学习的经典研

究领域、内容和实验范式; 马小丽等人^[11]则总结了在经典任务上发现的不同研究结果, 拓展了知觉学习特异性和迁移性的内涵. 在对知觉学习神经机制的研究方面, 以往的研究集中于对早期视皮层可塑性的研究. 而现在, 有越来越多的研究者开始关注视觉信息加工的中高级阶段. 近几年来, 随着研究手段和研究思路的创新, 与以往关注简单刺激知觉学习不同, 复杂刺激(物体、面孔)的加工逐渐成为知觉学习领域的热点. 因此有必要对复杂刺激知觉学习的特性和神经机制的研究进展进行总结和讨论.

1 视知觉学习的基本特征和理论模型

1.1 视知觉学习的特性

视知觉学习具有一些基本特性: 特异性(或迁移性)和持久性. 无论是早期的心理物理学研究, 还

引用格式: 毕泰勇, 尚哲. 高级视皮层可塑性: 物体和面孔知觉学习综述. 中国科学: 生命科学, 2015, 45: 10–24

Bi T Y, Shang Z. A Review on neural plasticity in perceptual learning of complex stimulus. SCIENTIA SINICA Vitae, 2015, 45: 10–24, doi: 10.1360/N052014-00168

图 1 知觉学习的刺激示例

A: 光栅朝向辨别学习的刺激; B: 光栅对比度辨别学习的刺激;
C: 运动方向辨别学习的刺激; D: 形状识别学习的刺激; E: 物体识别学习的刺激

是当前越来越多的电生理和脑成像的研究, 主要都是关注这些视知觉学习的基本特性。

特异性是指视知觉学习的效应特异于训练的刺激, 而不能迁移到未训练的刺激上。在简单刺激知觉学习中特异性可能包括刺激特征的特异性和刺激位置的特异性。以光栅朝向知觉学习为例^[5], 如果在左上视野训练被试分辨朝左倾斜 45° 左右的光栅刺激的朝向, 训练之后被试对左倾 45° 的光栅朝向的分辨能力得到提高。但是, 如果在训练之后让被试去分辨朝右倾斜 45° 的光栅, 则此时被试的分辨能力和没有训练之前的能力相差无几。这便是刺激特征的特异性。另外, 如果训练位置一直处于左上视野, 而训练完之后让被试分辨右下视野的光栅刺激, 即使此时光栅的朝向仍是朝左倾斜 45° 左右, 被试的分辨能力仍然是训练前的水平。这被称为知觉学习的位置特异性。

刺激特征的特异性和位置特异性与低级视皮层神经元选择性强、感受野小等特性相符, 表明知觉学习可能改变的是低级视皮层中神经元的活动特性。如朝向知觉学习被认为改变了初级视觉皮层(V1)朝向选择神经元的反应特性。在低级视皮层中, 神经元的朝向选择性很强, 且感受野很小^[12,13]。因此, 如果训练只改变 V1 区对应位置神经元的朝向选择特性, 那么对应其他位置的神经元或者编码其他朝向的神经元不会受到影响, 这样就能很好地解释视知觉学习的刺激特征特异性(刺激朝向是刺激本身的特征属性之一)和位置特异性。对于其他类别的知觉学习,

研究者们也使用同样的逻辑, 通过行为上的特征来推测知觉学习改变的神经元的位置和属性。例如, 研究者们发现训练被试辨别一群随机点的运动方向后, 被试只对该位置附近该运动方向上的刺激的辨别能力提高^[7]。这提示, 运动方向知觉学习影响的神经元具有很强的运动方向选择性和较小的感受野。而满足这一条件的视觉区为视皮层中编码视觉运动的中部颞叶区(middle temporal area, MT)^[14,15]。因为视知觉学习具有这些特异性, 所以知觉学习引起的视觉能力改变被认为反映了视觉皮层的神经可塑性。

虽然特异性是知觉学习的一个重要特性, 但有些研究者认为不是所有知觉学习的任务都具有特异性。例如, Ahissar 等人^[16]在一项对目标线段和背景线段的朝向进行辨别的任务中发现, 当任务难度很大, 即目标线段和背景线段的夹角较小时, 学习具有典型的特异性, 即训练效果不能从训练刺激迁移到非训练朝向的刺激上; 但任务难度较小时, 学习则表现出了迁移性, 即被试分辨能力的提高可以迁移到非训练刺激上。这种迁移性的发现使研究者们推测视知觉学习可能不仅涉及了低级视皮层的改变, 还涉及了较高级皮层的信息处理机制。

知觉学习的另一个特性是持久性。研究者们发现, 通过训练而来的能力的提高可以长期保持, 甚至长达数年^[17]。而其背后的神经机制也通常被认为是长期的神经活动的改变。这一特点, 也被认为是知觉学习区别于其他知觉能力改变的主要特点。

1.2 视知觉学习的理论模型

上文所述的研究从心理物理学证据出发, 推测简单刺激知觉学习发生的位置在低级视皮层, 以朝向辨别知觉学习为例, 行为上的证据暗示发生改变的神经元应该位于 V1 皮层, 有些研究也确实在 V1 皮层的单个神经元水平或者神经元群集水平上观察到了神经活动的变化。研究者们提出了多种模型以解释这一现象, 其中比较重要的是表征增强模型和表征锐化模型。

有研究者在训练光栅对比度辨别的前后进行功能性磁共振成像(functional magnetic resonance imaging, fMRI)扫描发现, V1 活动在训练后增强^[18]。其他一些事件相关电位(event-related potentials, ERPs)和 fMRI 的证据也发现了类似的现象^[19-21], 即 V1 神经群集水平活动的增强, 这就是表征增强模型。而表

征锐化模型的支持证据则主要来自电生理的研究, 例如, 有研究者发现, 猴子在经过朝向辨别训练后, 其 V1 神经元的朝向选择性增强^[22]. 而另外一些电生理的实验则没有发现朝向选择性增强^[23]或者发现这些效应不在 V1 区域而在 V4 区域^[24-26].

但是, 目前的实验证据并不一致, 有些研究者也提出了其他模型. 一些研究者认为, 知觉学习的相关脑区并不在感觉皮层, 即知觉学习并不会导致感觉皮层对刺激编码发生变化, 而是高级皮层读取感觉皮层传入的信息时更加优化^[27]. 这一理论称为通道权重重分配模型(图 2). 该模型认为, 高级皮层在读取感觉皮层的输入时会给予利于完成训练任务的信息以更大的权重, 而对于对完成任务没有帮助的干扰信号, 其权重会随着训练变得越来越小. 完成这一过程的主要方式是对噪声的抑制. 噪声既包括外部的刺激本身包含的噪声, 也包括神经系统在进行信息处理和传输时产生的内部噪声. 研究者们通过在训练的刺激上叠加不同强度的外部噪声, 来考察被试的学习效果. 结果发现, 权重调节模型中对内部噪声和外部噪声的抑制可以很好地解释实验数据^[27,28]. 另有模型提出知觉学习引起了注意的变化. 研究者们通过双重训练范式, 在训练阶段将被试的注意引导到非训练刺激的位置和特征上, 知觉学习的效应就可以在训练刺激和非训练刺激之间迁移(图 3)^[29,30].

通道权重重分配模型和注意相关模型挑战了传统的认为知觉学习改变感觉皮层神经元编码的观点, 而是认为知觉学习发生的位置应该是感觉皮层以上的注意和决策相关脑区^[31]. 一些生理学研究也支持了这个观点. 例如, fMRI 实验发现, 虽然初级视皮层与学习效应相关, 但是内侧前额叶皮层的活动和学习效应的相关比初级视皮层更强^[32]. 另外, 训练对比度辨别实验发现, 从视觉区到高级的注意相关脑区的活动都发生了变化^[33], 而训练运动方向辨别之后, 一些电生理实验发现编码运动的 MT 区神经元反应不变, 反而是顶叶感觉运动区神经元的反应发生了变化^[34,35].

综上所述, 在知觉学习领域, 不同的实验证据和模型仍然具有冲突. 但是各个理论争议的焦点主要集中于 2 个问题: (i) 知觉学习发生的皮层位置是低级皮层还是高级皮层; (ii) 学习会导致神经活动发生何种变化. 对这两个问题的解答也将是未来知觉学习研究的核心.

图2 通道权重重分配模型

该模型认为, 带有外部噪声的刺激首先经过对不同空间频率和朝向敏感的感觉通道滤波器进行处理, 然后神经系统再对每个滤波器的输出进行非线性的转换. 接下来, 这些结果再输出到高级的决策单元进行决策. 在未训练的时候, 每个决策单元可能接收多个通道输入的信息. 但是经过训练, 决策单元赋予每个通道的权重发生了变化. 对决策起关键作用通道的信息权重增大, 其他通道信息的权重降低

图3 双重训练范式的结果

在位置 1 训练光栅对比度辨别任务(圆圈), 同时在位置 2 训练光栅朝向辨别任务(菱形). 结果, 位置 2 上光栅对比度辨别的阈值也出现了降低(三角), 即位置 1 上的训练效果迁移到了位置 2 上^[29]

2 高级视皮层的可塑性——复杂刺激知觉学习

在本文中复杂刺激包括了从复杂程度不高的几

何形状到较复杂的实际生活中看到的物体或自然图片, 如五角星形状、面孔, 或者是森林等场景图片. 电生理和成像实验发现, 复杂刺激的表征处于腹侧视觉通路的下游. 例如, 猴子下颞叶(inferior temporal area, IT)的神经元只对某些物体发放电位^[36], 人类的外侧枕叶区(lateral occipital area, LO)的活动也和物体识别的行为有紧密的联系^[37]. 另外, 物体恒常性的生理基础也通常被认为在这些区域, 因为这些区域神经元的反应或者群集水平的活动几乎不受到刺激大小和位置等的影响^[36,38]. 由于人们日常生活中接触到的几乎都是复杂刺激, 因此对复杂刺激的学习更具有现实意义. 那么, 人类对复杂刺激如物体的识别能力会不会随着训练得到提高呢? 如果物体知觉学习存在, 那么其生理基础是不是基于这些高级视觉区的神经活动发生了改变呢?

2.1 复杂刺激知觉学习的特性

已有研究显示, 人类对复杂刺激的识别能力可以通过训练得到提升, 不管是对于计算机虚拟生成的物体^[39,40]、现实中存在的物体^[9,41]还是人类的面孔^[42,43]. 对复杂刺激的知觉学习与对简单刺激的学习一样, 也具有知觉学习的典型特征, 即刺激特异性和持久性(图 4). 研究者们发现, 训练被试对某些图形或物体进行识别之后, 如果在测试刺激中使用另外的图形或物体, 则学习效果不能在不同的刺激物体之间迁移^[8,9], 即学习效应在刺激类别上具有特异性. 这说明, 经过训练之后, 被试用于编码训练刺激

的神经元的反应发生了改变. 另一方面, 对物体学习的效应却能够在大小不同的物体间完全迁移, 这一可迁移的特性与前文提到的高级视皮层内表征物体的神经元的特性是一致的, 他们对刺激大小并不敏感^[36,38]. 研究还表明, 物体学习的效应可以完全保持到训练结束后 23 天左右, 说明对物体的学习具有一定的持久性^[9]. Bi 等人^[44]的研究发现, 面孔朝向学习也具有物体学习的这些特性. 训练分辨朝右的面孔会使得被试对朝右面孔的分辨能力得到提高, 这一提高可以保持至 1 个月以后. 但是, 训练后让被试分辨朝左的面孔, 被试的能力几乎没有改变. 说明面孔学习也具有持久性和面孔特征的特异性. 另外, 如果训练面孔和测试面孔的大小不一致, 训练的效果仍然能在两种面孔之间迁移, 说明面孔学习和物体学习一样, 也具有对刺激大小不敏感的特征.

2.2 复杂刺激知觉学习与高级视皮层的可塑性——电生理学证据

从物体(复杂刺激)学习的行为特性上可以推测知觉学习所导致的神经活动的变化发生在大脑中表征物体的脑区, 那么电生理学的证据是否支持这一点呢? 大多数的电生理学研究表明高级视皮层区域的活动在进行训练之后发生了变化. 在灵长类动物研究发现, 对物体进行训练之后, 恒河猴(macaque)下颞叶皮层中神经元反应的选择性增强. 考察视知觉学习中神经元选择性的方法一般是, 先呈现一系列的物体, 然后记录神经元对这些物体的反应强度.

图 4 物体知觉学习的刺激和特性

A: 物体知觉学习的特异性和持久性. 在给被试呈现短暂的物体之后, 再立即呈现后掩蔽刺激, 根据被试的反应估计出识别物体的阈限时间. 经过 5 天的训练, 被试的物体识别阈限逐渐降低, 并且在训练结束后 23 天仍然保持. 但是训练之后再未学过的物体进行测试, 则物体识别阈限显著高于对学习过物体的识别阈限. B: 物体知觉学习在不同大小刺激之间的迁移. 经过 3 天的训练之后, 知觉学习的效应大部分都迁移到了与训练物体大小不同的刺激上^[9].

神经元对不同物体的反应差别越大, 说明神经元的选择性越强. 研究发现, 经过训练之后, 神经元的平均反应既可能增强^[45,46], 也可能减弱^[47], 还有可能不变^[48,49]. 但是大多数相关研究都发现, 在视知觉学习中神经元的选择性是增强的. 不仅如此, 这些发现了神经元选择性增强的研究涵盖了多种训练任务, 包括训练对物体的分类^[50]、对形状的分辨^[47,51]、对物体的分辨或再认^[48,49,52], 以及让被试被动观看物体^[46]等. 这些证据均一致支持, 训练会导致对物体进行编码的神经元具有更强的选择性. 除此之外, 也有一些研究发现了高级视皮层其他特性的变化, 如相邻神经元反应的同步性增加^[53].

2.3 复杂刺激知觉学习与高级视皮层的可塑性——脑成像证据

(1) 皮层局部活动强度的变化. 人类脑成像方面的研究从皮层活动中发现了高级视皮层的可塑性, 即视知觉学习发生在表征物体的脑区. 一方面, 长期的经验在塑造人行为的同时, 也塑造了某些脑区的特异反应. 例如, 有研究发现, 在颞叶存在一个视觉字形区(visual word form area, VWFA). 与对一般物体或形状的反应相比, 这里对视觉呈现的字词的激活更强^[54,55]. 但是这种对字形的较强反应仅特异于母语, 对陌生语言的反应则与对一般图形的反应没有显著差别^[56]. 这说明, 长期的母语环境导致该区域对母语字形形成了专门化的加工机制. 与此类似, 由于长期的经验, 专家们对熟悉物体的识别具有专家化的特点, 如鸟类专家、汽车专家等. 研究者们发现, 这些专家的颞叶梭状回区域对他们熟悉的刺激的反应最强^[57-59]. 以上证据表明, 长期的经验能增强人们下颞叶区域的神经活动强度. 但实际上, 像知觉学习这种相对短期的经验也足以引起皮层活动的变化. 例如, 被试学习辨别计算机生成的三维物体之后, 其外侧枕叶的一些区域活动增强^[60]; 而被试学习识别人造物体或者学习对鸟类的分类之后, 其右侧梭状回的反应增强^[61]. 脑成像方面的证据与行为方面的证据呈正相关趋势^[62], 从而进一步说明这些高级视皮层区域激活的增强是行为训练结果. 除此之外, 还有研究发现高级视皮层的可塑性与训练的任务有关. 例如, 当训练的任务是对物体进行识别或再认时, 所用刺激往往会引起外侧枕叶等区域反应的变化; 但

如果使用相同的刺激, 而任务变为物体和词语的联接任务或是视觉搜索时, 则分别会引起 VWFA^[63]和早期视皮层活动的增强^[64,65]. 这些研究表明, 高级视觉区域的可塑性依赖于基于任务的注意.

(2) 重复抑制的方法. 由于皮层神经活动的增强和神经元选择性的改变(增强或者削弱)无法直接进行比较, 因此不能确定脑成像的研究和电生理研究之间有怎样的联系. 但是使用 fMRI 可以帮助推测具有相同选择性的某些细胞群集的反应, 从而得以考察皮层活动背后神经元反应的相应变化. 一个被广泛应用的实验方法就是 fMRI 适应, 即重复抑制效应^[66,67]. 该方法是向被试持续呈现其神经元偏好的刺激, 而后神经元会逐渐疲劳, 发放也会越来越低, 这表现在神经元群集水平上就是 fMRI 的信号降低. 而如果神经元偏好和不偏好的刺激先后呈现, 那么 fMRI 的信号不会降低. 通过比较这两类刺激引起的抑制效应的区别, 就可以知道哪些神经元对所呈现的刺激有选择性. 例如, 有研究者发现, V1 区存在朝向选择性的适应, 这和电生理结果证明, V1 存在朝向选择性神经元的结果一致^[68]. 在知觉学习方面, 如果通过训练增强了神经元反应的选择性, 那么在训练之后, 神经元对两个相似刺激反应的差别会增大, 这就会导致 fMRI 适应效应的减弱, 即 fMRI 信号的增强. 在对汽车进行分类的实验中, 研究者们发现, 在训练之前, LO 区域对相同汽车和不同汽车的适应一样强; 而训练之后, 不同汽车对 LO 区域活动的抑制量显著地较相同汽车的抑制量小, 即使不同汽车之间只有细微的差别(图 5)^[69]. 这一结果说明, 对汽车进行编码的神经元在经过训练之后对不同的汽车具有了更强的选择性. 更深入的研究发现, 这一选择性的增强特异于训练的刺激和训练的特征维度^[70,71]. 这些结果与电生理的发现是一致的, 都说明了学习之后神经元或者神经元群集水平对刺激的选择性增强.

(3) 多变量模式分析法. 在脑功能成像中, 除 fMRI 适应这种实验方法外, 还有从数据处理方面研究视觉神经表征的方法, 比如多变量模式分析(multivariate pattern analysis, MVPA). 这一分析方法考察的是神经元群集水平表征的稳定性和神经元群集对不同物体表征的区分性. 分析激活模式的方法目前大致分为 2 种. 一种是计算刺激诱发的大脑激活在空间模式上的相关性^[72,73]. 因为同一类刺激激活

图 5 物体分类学习的 fMRI 适应研究^[69]

训练被试对模糊化的汽车进行分类. 在训练之前和训练之后进行 fMRI 扫描, 扫描时包含三种条件: M0 代表一个试次内的汽车图片完全相同, 类别内 M3 代表一个试次内的汽车图片位于训练边界的同一侧, 类别间 M3 代表一个试次内的汽车图片位于训练边界的不同侧. 结果显示, 训练之前 3 种条件的适应量一样强, 而训练之后, M0 的适应量显著大于类别内 M3 和类别间 M3 两种条件的适应量

诱发的空间模式要比不同类刺激诱发的激活模式更一致, 所以同一类刺激的激活模式之间的相关值更高. 反过来说, 如果两个刺激诱发的激活模式相关值越高, 那么他们在皮层上的表征就越相似(图 6). 有研究表明, 视觉经验可以改变皮层中的激活模式. 例如, 视觉经验可以极大地促进对黑白图像的识别, 同时也会使得黑白图像和包含相同内容的灰度图像在 V1 诱发的激活模式的相关提高^[74]. Bi 等人^[75]的研究表明, 长期的训练也可以提高激活模式之间的相关性, 表明知觉学习可能提高训练刺激在皮层中表征的稳定性.

另一种分析激活模式的方式是建立分类器的方法^[76,77]. 具体来说, 是将不同刺激诱发的激活模式通过机器学习的方法分为若干类, 然后再用这个分类器来预测新的激活模式是由哪类刺激所诱发的. 例如, 对两类刺激诱发的活动进行模式分类, 如果这两种刺激在皮层上激活的模式是一致的, 那么建立起来的分类器就无法区分两者激活模式的差别. 如果用这个分类器去预测新的激活模式是由哪一类刺激所诱发的, 则预测的正确率应为 50% 的几率水平. 反

之, 如果分类器的预测正确率显著高于几率水平, 则说明两类刺激的神经表征存在差异, 因此激活模式具有可区分性. 已有证据表明, 训练运动或者复杂图形的分类或辨别可以提高分类器的预测正确率^[78-80], 从而说明神经表征的区分性会随着训练而增大. 这些结果也与电生理中发现的神经元的选择性增加相一致. 因为如果不同群集的神经元对不同刺激的编码差异变得越来越大, 那么不同刺激神经表征的差异也会越大, 从而导致 fMRI 信号在空间模式上变得更具区分性.

2.4 高级视皮层的可塑性——面孔知觉学习

(1) 面孔识别的相关脑区. 面孔作为一种重要的物体类别, 同时也是一种复杂刺激, 对包括人类在内的多种生物的生存和社会交往都具有重要的意义. 在日常生活中人们时刻需要识别和分辨各种各样的面孔. 有证据表明, 婴儿在出生后很短的时间内(24 h 左右)就对面孔有偏好性的注视^[81,82], 这说明, 人类对面孔刺激的加工可能有特殊的机制, 并且这些机制可能是由遗传决定的. 单细胞记录的结果显示, 在

图6 MVPA 示例

左边两列大脑激活图显示颞叶区域对面孔刺激的反应; 右边两列大脑激活图显示颞叶区域对房屋刺激的反应. 上面一行显示的是偶数次扫描周期(run)的结果, 下面一行显示的是奇数次扫描周期的结果. 将不同 run 内刺激诱发的激活模式进行相关分析, 结果显示, 相同刺激在不同 run 内诱发激活模式的相关高于不同刺激在不同周期内诱发激活模式的相关^[72]

猴子的颞上沟和下颞叶皮层, 都有神经元对面孔的反应最强^[83-88]. 用 fMRI 扫描猴子的大脑, 结果也发现在这两个区域内的某些皮层区在呈现面孔时激活最强^[89,90]. 这些结果表明, 猴子的大脑中存在着对面孔有特异性反应的神经元, 而且这些神经元大多聚集在颞上沟和下颞叶皮层中.

与猴子电生理结果相一致的是, 研究者们发现人类被试在看到面孔的图片时, 颞上沟区域和下颞叶区域也有很强的反应(图 7)^[91-96]. 特别是下颞叶的梭状回, 在几乎所有正常被试中, 这块区域对面孔的反应都是最强的, 因此这块区域被一些研究者命名为梭状回面孔区(fusiform face area, FFA)^[92,97,98]. 该区域通常被认为主要处理面孔身份信息. 而除了下颞叶的 FFA 外, 研究者们还发现人类其他一些脑区对面孔刺激有特异性的反应. 其中一个位于颞上沟后部的面孔加工区(superior temporal sulcus, STS), 另一个是位于枕下回的枕叶面孔区(occipital face area, OFA). 虽然目前对这两个区域的研究还不如对 FFA 的研究那么深入, 但是研究者们已经大概了解这些区域在面孔加工中的一些作用. 与 FFA 加工面

孔的身份不同的是, STS 的面孔选择性区域主要负责加工面孔的一些可变的性质, 例如面孔的表情、偏转程度、光照条件等^[99-102]. 另外, 对眼睛注视的编码也位于 STS 区域^[88,103]. 而 OFA 区域处于 FFA 和 STS 的上游. 有证据表明, 它作为低级视皮层和高级面孔加工区的中间区域, 加工的是面孔的物理特征和局部特征. 例如, 在 OFA 上施加穿颅磁刺激(transcranial magnetic stimulation, TMS)之后, 被试对面孔各个部分的精确分辨能力受损而对面孔构型的分辨能力没有影响^[104]. 另一项采用模糊化的面孔刺激的研究更直接地比较了 OFA 和 FFA 功能的区别. OFA 对物理上相似的刺激反应更相似, 而 FFA 则对知觉上相似的刺激反应更相似^[105]. 这些证据都说明, FFA 与面孔知觉相关, 而 OFA 主要编码面孔局部的物理特征.

(2) 面孔知觉学习. 人们的面孔识别能力已经达到了一个比较高的水平, 并且面孔知觉是一种高度专家化的知觉, 那么面孔识别能力是否已经不能提高了呢? 答案是否定的. 实验证据表明, 人类或者猴子对面孔的识别或分类能力仍然会随着训练不断

图 7 面孔选择性脑区. 包括双侧 OFA, FFA 和 STS^[98]

地提高^[42,50]. 而且研究发现, 面孔学习也具有一般知觉学习所具有的刺激特异性. 例如, Hussain 等人^[106]发现, 训练被试识别正立的或倒立的面孔会使得识别能力逐步提高. 而且识别能力的提高仅限于被训练过的面孔. 这表明面孔知觉学习具有面孔身份的特异性和面孔整体性加工的特异性. 与其他物体的学习一样, 面孔知觉学习也对刺激的低级属性如图像大小的改变不敏感, 说明面孔知觉学习也可能是来自于高级视皮层神经活动的改变^[107]. 此外, 在面孔知觉学习的迁移性上, 与低级视觉中学习的效应不同, 面孔朝向知觉学习的效应可以在大小、局部、身份和视野不同的面孔之间完全地迁移^[44]. 但是朝向学习的效果在如下三种情况下却不能够进行迁移: (i) 在倒立面孔和正立面孔之间无法迁移; (ii) 在一般物体与面孔之间无法迁移; (iii) 在面孔轮廓和完整面孔之间无法迁移. 这些证据都暗示了面孔知觉学习的机制可能来自于高级的面孔表征区域活动的改变.

现有的电生理证据表明, 训练面孔分类任务会导致猴子下颞叶皮层中面孔选择性神经元的选择性增加^[50]. 这一结论和其他物体学习的结果一致. 但是人类脑成像的研究并未发现一致的效应. 一项正电子发射断层扫描(positron emission tomography, PET)研究发现, 与未被训练过的面孔诱发的活动相比, 经过训练的面孔诱发的 FFA 和 OFA 的活动更低^[108]. 另

一项 fMRI 研究也在 FFA 发现了相似的结果^[109]. 然而另外两项 fMRI 研究与之相反, 研究发现 FFA 的活动会随着熟悉程度的提高而增强^[110,111]. 而更早的一项 PET 研究则没有发现高级视皮层活动的变化^[112]. 因此, 从面孔选择区的活动强度上, 不能确定训练到底有何作用. 此外, 除了和训练相关的视觉经验之外, 另外一些和训练无关的视觉经验也被发现会导致 FFA 活动上的差异. 例如, 研究者们在看本种族的面孔时比看外种族面孔时 FFA 的反应更强^[113]. 虽然有较多证据表明视觉经验可能会改变 FFA 对面孔的反应, 但是有的研究者也指出, FFA 的反应也可以通过一般物体的识别进行训练而增强^[57]. 因此 FFA 的活动变化也不一定是面孔训练所特有的, 可能是专家化的结果.

研究表明^[75], 面孔朝向知觉学习会导致双侧 FFA 的活动增强, 但是一个月后又恢复到基线水平. 模式分析结果显示, 训练之后仅左侧 FFA 活动的空间模式的稳定性提高. 这一提高可以持续到训练结束后一个月, 并且与行为成绩的提高相关. 这些结果表明, 面孔朝向知觉学习的长期机制可能是左侧 FFA 中面孔朝向表征稳定性的提高. 并且这一结果支持了知觉学习的过程是对内部噪声进行抑制的假设. 除此之外, 左侧 FFA 区域的皮层厚度和面孔朝向知觉学习的行为进步有显著的负相关. 全脑搜索结果发现与行为成绩提高相关的区域仅有左侧梭状回

区域和右侧海马旁回区域。这些结果表明, 面孔朝向知觉学习具有解剖结构上的基础, 对学习具有重要作用的区域是左侧 FFA, 其功能上的变化和结构上的特点都与行为成绩的提高有关。

除 FFA 的可塑性存在争议外, 研究者们对其他面孔选择性脑区所具有的可塑性也是知之甚少的。这些都提示我们需要更加系统和深入地研究面孔学习背后的神经机制。

3 展望

3.1 理论争议

知觉学习作为研究大脑皮层可塑性的重要手段, 一直以来都是研究者关心的热点。而任务、刺激、研究范式等的不同, 导致了各种实验结果并不一致甚至互相矛盾。因此知觉学习领域一直没有出现较为统一的认识和理论。较大的争论集中于知觉学习神经机制的 2 个方面: (i) 知觉学习发生在感觉皮层还是感觉皮层以上的和高级认知功能相关的皮层; (ii) 知觉学习究竟如何改变神经元和神经元群集水平的反应。

在高级视觉的知觉学习中, 也存在着和简单刺激知觉学习相似的争论。由于神经元所表征的特征维度较难定义, 因此单细胞记录的研究大多采用神经元的选择性来作为测量的指标。研究发现, 对复杂刺激的知觉学习往往会导致神经元选择性的增强^[46-52]。而在人类脑成像的实验中, 传统的基于神经活动强度的分析方法虽然发现对物体的分辨或识别的训练会导致外侧枕叶或下颞叶区活动的增强^[60,114], 但这一结果无法直接与神经元选择性的变化比较。而采用 fMRI 适应和机器学习方法的研究都指出, 对物体或形状的知觉学习会导致神经系统中刺激表征的区分性增强, 这与神经元选择性的增强也是一致的^[69-71,77,79]。虽然表征区分性增加的结果和单细胞记录的结果更加一致, 但是知觉学习背后的机制到底是哪一种仍然存在争议。

3.2 面孔刺激的属性

虽然前人的研究已经发现, 对面孔进行识别的能力可以随着训练得到提高, 但是目前面孔知觉学习的研究大多集中于面孔身份的识别, 而且对学习

的特异性和持久性等重要的特性知之甚少。按照 Haxby 等人^[99]的分类, 面孔包含的信息除了身份等不变性的信息之外, 还有光照条件、面孔朝向、眼睛注视等可变性的信息。与面孔身份的表征相比, 可变属性的表征在脑区位置和编码方式上均存在着一定的区别。而目前还不清楚学习对这些可变属性的表征到底有何影响。因此, 未来有必要系统地研究面孔知觉学习的各种特性, 特别是知觉学习对辨别面孔可变属性的影响。

3.3 复杂刺激知觉学习的持久性

作为复杂刺激知觉学习的特性之一, 知觉学习的持久性, 目前还没能得到详细的研究。虽然有研究者通过行为数据发现, 人类辨别面孔朝向细微差异的能力可以通过数天的训练得到提高, 这种提高特异于所训练的朝向, 并且可以保持长达 6 个月之久^[44]。研究表明, fMRI 训练后信号强度会有暂时性的提高, 但不能持续到 1 个月以后。这与行为成绩的提高可以保持 1 个月甚至 6 个月的结果不符^[75]。在低级视觉和躯体运动知觉学习中有类似的结果, 即任务相关脑区的活动增强在数周之后发生了消退^[21,115,116]。这些证据表明, 神经活动强度上的变化可能并不能支持行为上学习效应的保持。有研究表明, 知觉学习的效果得以长期保持的机制可能是神经表征稳定性的提高^[75]。但对于复杂刺激的学习在什么情况下可以维持比较长的时间, 在多长的时间内可以维持知觉学习效应的水平能达到什么程度, 其神经机制是什么, 这些都需要后续的详尽研究。

3.4 复杂刺激知觉学习与注意的关系

注意一般被视作知觉学习的必要条件^[16,117-119]。例如, 训练时在不同空间位置同时呈现两个刺激, 并要求被试只注意其中一个位置, 不被注意的位置不会产生学习的效果^[22]; 而当只有一个刺激时, 对刺激对比度的辨别进行训练之后, 对刺激朝向的辨别能力不会改变^[120]。表明基于空间的注意和基于特征的注意对于知觉学习来说都是必要的。另外, 注意还会抑制对无关刺激学习效应的表达^[121]。因此, 注意在知觉学习中同时扮演着促进对任务相关刺激的学习和抑制对无关刺激的学习的双重角色^[122]。但是仍然有研究发现, 在非注意的位置, 训练之后也可以产生一定的学习效应^[123]。有理论认为, 注意抑制了对

任务无关刺激的奖赏. 如果使被试意识不到刺激的存在, 内部奖赏信号就可以扩散到整个视野包括任务无关刺激上, 从而使得对无关刺激也有学习的效应^[124,125]. 但是目前关于这些非注意情况下的学习的神经机制还不清楚, 也没有证据表明高级视觉的知觉学习中也有类似现象. 注意在知觉学习中的作用是值得探讨的问题.

3.5 复杂刺激知觉学习的个体差异

在学习中, 个体之间的差异始终存在, 既可能反映在成绩的进步量上^[33], 也可能反映在学习速度的快慢上^[126]. 以前的研究大多关注被试群体上的平均效应, 而忽略了被试之间的差异. 因此, 虽然这些研究发现了学习对大脑活动的影响, 但是也不知道哪些活动和行为的表现更为相关. 如果行为的变异能

被大脑活动的变异所解释, 那么就有理由相信, 行为的神经基础很可能就是这个和行为相关的大脑活动. 例如, 在一项朝向辨别学习的研究中, 研究者们发现从 V1 到 V4 对朝向的表征区分性都增加了, 但是 V1 中表征区分性的增加和行为进步的相关最强, 因此支持了朝向学习发生的区域更有可能是 V1 的假设^[127]. 此外, 在对比度辨别、形状辨别和物体识别等研究中, 也发现了神经活动变化与行为变化相关^[33,62,128]. 行为成绩的变化能否被大脑活动的变化量来预测? 人类的学习能力和大脑某些区域的功能和结构有怎样的联系? 将来的实验需要更进一步地揭示在不同类别的学习中个体之间的差异有哪些共同的基础和不同的基础.

总而言之, 对于复杂刺激知觉学习尤其是面孔知觉学习的研究是目前十分值得关注的领域.

参考文献

- Hubel D H, Wiesel T N. Period of susceptibility to physiological effects of unilateral eye closure in kittens. *J Physiol-London*, 1970, 206: 419–436
- Kaas J H, Krubitzer L A, Chino Y M, et al. Reorganization of retinotopic cortical maps in adult mammals after lesions of the retina. *Science*, 1990, 248: 229–231
- Blakemore C, Campbell F W. On existence of neurones in human visual system selectively sensitive to orientation and size of retinal images. *J Physiol-London*, 1969, 203: 237–260
- Gilbert C D, Sigman M, Crist R E. The neural basis of perceptual learning. *Neuron*, 2001, 31: 681–697
- Schoups A A, Vogels R, Orban G A. Human perceptual learning in identifying the oblique orientation - retinotopy, orientation specificity and monocularly. *J Physiol-London*, 1995, 483: 797–810
- Yu C, Klein S A, Levi D M. Perceptual learning in contrast discrimination and the (minimal) role of context. *J Vis*, 2004, 4: 169–182
- Ball K, Sekuler R. Direction-specific improvement in motion discrimination. *Vision Res*, 1987, 27: 953–965
- Sigman M, Gilbert C D. Learning to find a shape. *Nat Neurosci*, 2000, 3: 264–269
- Furmanski C S, Engel S A. Perceptual learning in object recognition: object specificity and size invariance. *Vision Res*, 2000, 40: 473–484
- 宋艳, 曲折, 管益杰, 等. 视知觉学习的认知与神经机制研究. *心理科学进展*, 2006, 14: 334–339
- 马小丽, 杨彬, 钟翔, 等. 知觉学习的神经机制. *心理科学进展*, 2009, 17: 653–658
- Hubel D H, Wiesel T N. Receptive fields, binocular interaction and functional architecture in cats visual cortex. *J Physiol-London*, 1962, 160: 106–154
- Hubel D H, Wiesel T N. Receptive fields and functional architecture of monkey striate cortex. *J Physiol-London*, 1968, 195: 215–243
- Maunsell J H R, Vanessen D C. Functional properties of neurons in middle temporal visual area of the macaque monkey. I. Selectivity for stimulus direction, speed, and orientation. *J Neurophysiol*, 1983, 49: 1127–1147
- Zohary E, Celebrini S, Britten K, et al. Neural plasticity that underlies improvement in perceptual performance. *Science*, 1994, 263: 1289–1292
- Ahissar M, Hochstein S. Task difficulty and the specificity of perceptual learning. *Nature*, 1997, 387: 401–406
- Karni A, Sagi D. The time-course of learning a visual skill. *Nature*, 1993, 365: 250–252
- Schwartz S, Maquet P, Frith C. Neural correlates of perceptual learning: a functional MIR study of visual texture discrimination. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2002, 99: 17137–17142
- Bao M, Yang L, Rios C, et al. Perceptual learning increases the strength of the earliest signals in visual cortex. *J Neurosci*, 2010, 30: 15080–15084
- Furmanski C S, Schluppeck D, Engel S A. Learning strengthens the response of primary visual cortex to simple patterns. *Curr Biol*, 2004,

- 14: 573–578
- 21 Yotsumoto Y, Watanabe T, Sasaki Y. Different dynamics of performance and brain activation in the time course of perceptual learning. *Neuron*, 2008, 57: 827–833
 - 22 Schoups A, Vogels R, Qian N, et al. Practising orientation identification improves orientation coding in V1 neurons. *Nature*, 2001, 412: 549–553
 - 23 Ghose G M, Yang T M, Maunsell J H R. Physiological correlates of perceptual learning in monkey V1 and V2. *J Neurophysiol*, 2002, 87: 1867–1888
 - 24 Adab H Z, Vogels R. Practicing coarse orientation discrimination improves orientation signals in macaque cortical area V4. *Curr Biol*, 2011, 21: 1661–1666
 - 25 Raiguel S, Vogels R, Mysore S G, et al. Learning to see the difference specifically alters the most informative V4 neurons. *J Neurosci*, 2006, 26: 6589–6602
 - 26 Yang T M, Maunsell J H R. The effect of perceptual learning on neuronal responses in monkey visual area V4. *J Neurosci*, 2004, 24: 1617–1626
 - 27 Doshier B A, Lu Z L. Perceptual learning reflects external noise filtering and internal noise reduction through channel reweighting. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1998, 95: 13988–13993
 - 28 Doshier B A, Lu Z L. Perceptual learning in clear displays optimizes perceptual expertise: learning the limiting process. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2005, 102: 5286–5290
 - 29 Xiao L Q, Zhang J Y, Wang R, et al. Complete transfer of perceptual learning across retinal locations enabled by double training. *Curr Biol*, 2008, 18: 1922–1926
 - 30 Zhang J Y, Zhang G L, Xiao L Q, et al. Rule-based learning explains visual perceptual learning and its specificity and transfer. *J Neurosci*, 2010, 30: 12323–12328
 - 31 Mollon J D, Danilova M V. Three remarks on perceptual learning. *Spatial Vision*, 1996, 10: 51–58
 - 32 Kahnt T, Grueschow M, Speck O, et al. Perceptual learning and decision-making in human medial frontal cortex. *Neuron*, 2011, 70: 549–559
 - 33 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: 11401–11411
 - 34 Law C T, Gold J I. Neural correlates of perceptual learning in a sensory-motor, but not a sensory, cortical area. *Nat Neurosci*, 2008, 11: 505–513
 - 35 Law C T, Gold J I. Reinforcement learning can account for associative and perceptual learning on a visual-decision task. *Nat Neurosci*, 2009, 12: 655–663
 - 36 Gross C G. Representation of visual stimuli in inferior temporal cortex. *Philos Trans R Soc B-Biol Sci*, 1992, 335: 3–10
 - 37 Grill-Spector K, Kushnir T, Hendler T, et al. The dynamics of object-selective activation correlate with recognition performance in humans. *Nat Neurosci*, 2000, 3: 837–843
 - 38 Grill-Spector K, Kushnir T, Edelman S, et al. Differential processing of objects under various viewing conditions in the human lateral occipital complex. *Neuron*, 1999, 24: 187–203
 - 39 Gauthier I, Tarr M J. Becoming a "greeble" expert: exploring mechanisms for face recognition. *Vision Res*, 1997, 37: 1673–1682
 - 40 Op de Beeck H, Wagemans J, Vogels R. The effect of category learning on the representation of shape: dimensions can be biased but not differentiated. *J Exp Psychol Gen*, 2003, 132: 491–511
 - 41 Goldstone R L, Lippa Y, Shiffrin R M. Altering object representations through category learning. *Cognition*, 2001, 78: 27–43
 - 42 Gold J, Bennett P J, Sekuler A B. Signal but not noise changes with perceptual learning. *Nature*, 1999, 402: 176–178
 - 43 Hussain Z, Sekuler A B, Bennett P J. Robust perceptual learning of faces in the absence of sleep. *Vision Res*, 2008, 48: 2785–2792
 - 44 Bi T, Chen N, Weng Q, et al. Learning to discriminate face views. *J Neurophysiol*, 2010, 104: 3305–3311
 - 45 Sakai K, Miyashita Y. Neuronal tuning to learned complex forms in vision. *Neuroreport*, 1994, 5: 829–832
 - 46 Woloszyn L, Sheinberg D L. Effects of long-term visual experience on responses of distinct classes of single units in inferior temporal cortex. *Neuron*, 2012, 74: 193–205
 - 47 Freedman D J, Riesenhuber M, Poggio T, et al. Experience-dependent sharpening of visual shape selectivity in inferior temporal cortex. *Cerebral Cortex*, 200, 16: 1631–1644
 - 48 Baker C I, Behrmann M, Olson C R. Impact of learning on representation of parts and wholes in monkey inferotemporal cortex. *Nat Neurosci*, 2002, 5: 1210–1216
 - 49 Cox D D, DiCarlo J J. Does learned shape selectivity in inferior temporal cortex automatically generalize across retinal position? *J Neurosci*, 2008, 28: 10045–10055

- 50 Sigala N, Logothetis N K. Visual categorization shapes feature selectivity in the primate temporal cortex. *Nature*, 2002, 415: 318–320
- 51 De Baene W, Ons B, Wagemans J, et al. Effects of category learning on the stimulus selectivity of macaque inferior temporal neurons. *Learn Mem*, 2008, 15: 717–727
- 52 Op de Beeck H P, Wagemans J, Vogels R. Effects of perceptual learning in visual backward masking on the responses of macaque inferior temporal neurons. *Neurosci*, 2007, 145: 775–789
- 53 Erickson C A, Jagadeesh B, Desimone R. Clustering of perirhinal neurons with similar properties following visual experience in adult monkeys. *Nat Neurosci*, 2000, 3: 1143–1148
- 54 Cohen L, Dehaene S, Naccache L, et al. The visual word form area-spatial and temporal characterization of an initial stage of reading in normal subjects and posterior split-brain patients. *Brain*, 2000, 123: 291–307
- 55 Cohen L, Lehericy S, Chochon F, et al. Language-specific tuning of visual cortex functional properties of the Visual Word Form Area. *Brain*, 2002, 125: 1054–1069
- 56 Baker C I, Liu J, Wald L L, et al. Visual word processing and experiential origins of functional selectivity in human extrastriate cortex. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2007, 104: 9087–9092
- 57 Gauthier I, Skudlarski P, Gore J C, et al. Expertise for cars and birds recruits brain areas involved in face recognition. *Nat Neurosci*, 2000, 3: 191–197
- 58 Harley E M, Pope W B, Villablanca J P, et al. Engagement of fusiform cortex and disengagement of lateral occipital cortex in the acquisition of radiological expertise. *Cereb Cortex*, 2009, 19: 2746–2754
- 59 Xu Y D. Revisiting the role of the fusiform face area in visual expertise. *Cereb Cortex*, 2005, 15: 1234–1242
- 60 Op de Beeck H P, Baker C I, DiCarlo J J, et al. Discrimination training alters object representations in human extrastriate cortex. *J Neurosci*, 2006, 26: 13025–13036
- 61 van der Linden M, Murre J M J, van Turenout M. Birds of a feather flock together: experience-driven formation of visual object categories in human ventral temporal cortex. *PLoS One*, 2008, 3: e3995
- 62 Moore C D, Cohen M X, Ranganath C. Neural mechanisms of expert skills in visual working memory. *J Neurosci*, 2006, 26: 11187–11196
- 63 Song Y Y, Hu S Y, Li X T, et al. The role of top-down task context in learning to perceive objects. *J Neurosci*, 2010, 30: 9869–9876
- 64 Sigman M, Pan H, Yang Y H, et al. Top-down reorganization of activity in the visual pathway after learning a shape identification task. *Neuron*, 2005, 46: 823–835
- 65 Wong Y K, Folstein J R, Gauthier I. The nature of experience determines object representations in the visual system. *J Exp Psychol Gen*, 2012, 141: 682–698
- 66 Grill-Spector K, Henson R, Martin A. Repetition and the brain: neural models of stimulus-specific effects. *Trends Cogn Sci*, 2006, 10: 14–23
- 67 Grill-spector K, Malach R. fMR-adaptation : a tool for studying the functional properties of human cortical neurons. *Acta Psychol(Amat)*, 2001, 107: 293–321
- 68 Fang F, Murray S O, Kersten D, et al. Orientation-tuned fMRI adaptation in human visual cortex. *J Neurophysiol*, 2005, 94: 4188–4195
- 69 Jiang X, Bradley E, Rini R A, et al. Categorization training results in shape- and category-selective human neural plasticity. *Neuron*, 2007, 53: 891–903
- 70 Folstein J R, Palmeri T J, Gauthier I. Category learning increases discriminability of relevant object dimensions in visual cortex. *Cereb Cortex*, 2013, 23: 814–823
- 71 Gillebert C R, Op de Beeck H P, Panis S, et al. Subordinate categorization enhances the neural selectivity in human object-selective cortex for fine shape differences. *J Cogn Neurosci*, 2009, 21: 1054–1064
- 72 Haxby J V, Gobbini M I, Furey M L, et al. Distributed and overlapping representations of faces and objects in ventral temporal cortex. *Science*, 2001, 293: 2425–2430
- 73 Peelen M V, Fei-Fei L, Kastner S. Neural mechanisms of rapid natural scene categorization in human visual cortex. *Nature*, 2009, 460: 94–105
- 74 Hsieh P J, Vul E, Kanwisher N. Recognition alters the spatial pattern of fmri activation in early retinotopic cortex. *J Neurophysiol*, 2010, 103: 1501–1507
- 75 Bi T, Chen J, Zhou T, et al. Function and structure of human left fusiform cortex are closely associated with perceptual learning of faces. *Curr Biol*, 2014, 24: 222–227
- 76 Haynes J D, Rees G. Predicting the orientation of invisible stimuli from activity in human primary visual cortex. *Nature Neurosci*, 2005, 8: 686–691
- 77 Kamitani Y, Tong F. Decoding the visual and subjective contents of the human brain. *Nature Neurosci*, 2005, 8: 679–685

- 78 Li S, Ostwald D, Giese M, et al. Flexible coding for categorical decisions in the human brain. *J Neurosci*, 2007, 27: 12321–12330
- 79 Shibata K, Chang L H, Kim D, et al. Decoding reveals plasticity in V3A as a result of motion perceptual learning. *PLoS One*, 2012, 7: e44003
- 80 Zhang, J X, Meeson A, Welchman A E, et al. Learning alters the tuning of functional magnetic resonance imaging patterns for visual forms. *J Neurosci*, 2010, 30: 14127–14133.
- 81 Cassia V M, Turati C, Simion F. Can a nonspecific bias toward top-heavy patterns explain newborns' face preference? *Psychol Sci*, 2004, 15: 379–383
- 82 Johnson M H, Dziurawiec S, Ellis H, et al. Newborns preferential tracking of face-like stimuli and its subsequent decline. *Cognition*, 1991, 40: 1–19
- 83 Desimone R. Face-selective cells in the temporal cortex of monkeys. *J Cogn Neurosci*, 1991, 3: 1–8
- 84 Desimone R, Albright T D, Gross C G, et al. Stimulus-selective properties of inferior temporal neurons in the macaque. *J Neurosci*, 1984, 4: 2051–2062
- 85 Perrett D I, Oram M W, Harries M H, et al. Viewer-centered and object-centered coding of heads in the macaque temporal cortex. *Exp Brain Res*, 1991, 86: 159–173
- 86 Perrett D I, Rolls E T, Caan W. Visual neurones responsive to faces in the monkey temporal cortex. *Exp Brain Res*, 1982, 47: 329–342
- 87 Perrett D I, Smith P A J, Potter D D, et al. Neurons responsive to faces in the temporal cortex-studies of functional-organization, sensitivity to identity and relation to perception. *Hum Neurobiol*, 1984, 3: 197–208
- 88 Perrett D I, Smith P A J, Potter D D, et al. Visual cells in the temporal cortex sensitive to face view and gaze direction. *Proc R Soc B-Biol Sci*, 1985, 223: 293–317
- 89 Pinsk M A, DeSimone K, Moore T, et al. Representations of faces and body parts in macaque temporal cortex: a functional MRI study. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2005, 102: 6996–7001
- 90 Tsao D Y, Freiwald W A, Knutsen T A, et al. Faces and objects in macaque cerebral cortex. *Nat Neurosci*, 2003, 6: 989–995
- 91 Haxby J V, Grady C L, Horwitz B, et al. Dissociation of object and spatial visual processing pathways in human extrastriate cortex. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1991, 88: 1621–1625
- 92 Kanwisher N, McDermott J, Chun M M. The fusiform face area: a module in human extrastriate cortex specialized for face perception. *J Neurosci*, 1997, 17: 4302–4311
- 93 McCarthy G, Puce A, Gore J C, et al. Face-specific processing in the human fusiform gyrus. *J Cogn Neurosci*, 1997, 9: 605–610
- 94 Puce A, Allison T, Asgari M, et al. Differential sensitivity of human visual cortex to faces, letterstrings, and textures: a functional magnetic resonance imaging study. *J Neurosci*, 1996, 16: 5205–5215
- 95 Sergent J, Ohta S, Macdonald B. Functional neuroanatomy of face and object processing-a positron emission tomography study. *Brain*, 1992, 115: 15–36
- 96 Tarr M J, Gauthier I. FFA: a flexible fusiform area for subordinate-level visual processing automatized by expertise. *Nat Neurosci*, 2000, 3: 764–769
- 97 Kanwisher N, Yovel G. The fusiform face area: a cortical region specialized for the perception of faces. *Philos Trans R Soc B-Biol Sci*, 2006, 361: 2109–2128
- 98 Fox C J, Iaria G, Barton J J S. Defining the face processing network: optimization of the functional localizer in fMRI. *Hum Brain Mapp*, 2009, 30: 1637–1651
- 99 Haxby J V, Hoffman E A, Gobbini M I. The distributed human neural system for face perception. *Trends Cogn Sci*, 2000, 4: 223–233
- 100 Andrews T J, Ewbank M P. Distinct representations for facial identity and changeable aspects of faces in the human temporal lobe. *Neuroimage*, 2004, 23: 905–913
- 101 Hasselmo M E, Rolls E T, Baylis G C. The role of expression and identity in the face-selective responses of neurons in the temporal visual-cortex of the monkey. *Behav Brain Res*, 1989, 32: 203–218
- 102 Perrett D I, Hietanen J K, Oram M W, et al. Organization and functions of cells responsive to faces in the temporal cortex. *Philos Trans R Soc B-Biol Sci*, 1992, 335: 23–30
- 103 Calder A J, Beaver J D, Winston J S, et al. Separate coding of different gaze directions in the superior temporal sulcus and inferior parietal lobule. *Curr Biol*, 2007, 17: 20–25
- 104 Pitcher D, Walsh V, Yovel G, et al. TMS evidence for the involvement of the right occipital face area in early face processing. *Curr Biol*, 2007, 17: 1568–1573
- 105 Rotshtein P, Henson R N A, Treves A, et al. Morphing Marilyn into Maggie dissociates physical and identity face representations in the brain. *Nat Neurosci*, 2005, 8: 107–113
- 106 Hussain Z, Sekuler A B, Bennett P J. Perceptual learning modifies inversion effects for faces and textures. *Vision Res*, 2009, 49:

2273–2284

- 107 McMahon D B T, Leopold D A. Stimulus timing-dependent plasticity in high-level vision. *Curr Biol*, 2012, 22: 332–337
- 108 Rossion B, Schiltz C, Crommelinck M. The functionally defined right occipital and fusiform “face areas” discriminate novel from visually familiar faces. *Neuroimage*, 2013, 19: 877–883
- 109 Leveroni C L, Seidenberg M, Mayer A R, et al. Neural systems underlying the recognition of familiar and newly learned faces. *J Neurosci*, 2000, 20: 878–886
- 110 Katanoda K, Yoshikawa K, Sugishita M. Neural substrates for the recognition of newly learned faces: a functional MRI study. *Neuropsychologia*, 2000, 38: 1616–1625
- 111 Lehmann C, Mueller T, Federspiel A, et al. Dissociation between overt and unconscious face processing in fusiform face area. *Neuroimage*, 2004, 21: 75–83
- 112 Dubois S, Rossion B, Schiltz C, et al. Effect of familiarity on the processing of human faces. *Neuroimage*, 199, 9: 278–289
- 113 Golby A J, Gabrieli J D E, Chiao J Y, et al. Differential responses in the fusiform region to same-race and other-race faces. *Nat Neurosci*, 2001, 4: 845–850
- 114 Gauthier I, Tarr M J, Anderson A W, et al. Activation of the middle fusiform ‘face area’ increases with expertise in recognizing novel objects. *Nat Neurosci*, 1999, 2: 568–573
- 115 Ma L S, Wang B Q, Narayana S, et al. Changes in regional activity are accompanied with changes in inter-regional connectivity during 4 weeks motor learning. *Brain Res*, 2010, 1318: 64–76
- 116 Molina-Luna K, Hertler B, Buitrago M M, et al. Motor learning transiently changes cortical somatotopy. *Neuroimage*, 2008, 40: 1748–1754
- 117 Ahissar M. Perceptual training: a tool for both modifying the brain and exploring it. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2001, 98: 11842–11843
- 118 Ahissar M, Hochstein S. Attentional control of early perceptual-learning. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1993, 90: 5718–5722
- 119 Li W, Piech V, Gilbert C D. Perceptual learning and top-down influences in primary visual cortex. *Nature Neurosci*, 2004, 7: 651–657
- 120 Shiu L P, Pashler H. Improvement in line orientation discrimination is retinally local but dependent on cognitive set. *Percept Psychophys*, 1992, 52: 582–588
- 121 Paffen C L E, Verstraten F A J, Vidnyanszky Z. Attention-based perceptual learning increases binocular rivalry suppression of irrelevant visual features. *J Vis*, 2008, 8: 1–11
- 122 Sasaki Y, Nanez J E, Watanabe T. Advances in visual perceptual learning and plasticity. *Nat Rev Neurosci*, 2010, 11: 53–60
- 123 Gutnisky D A, Hansen B J, Iliescu B F, et al. Attention alters visual plasticity during exposure-based learning. *Curr Biol*, 2009, 19: 555–560
- 124 Roelfsema P R, van Ooyen A, Watanabe T. Perceptual learning rules based on reinforcers and attention. *Trends Cogn Sci*, 2010, 14: 64–71
- 125 Watanabe T, Nanez J E, Sasaki Y. Perceptual learning without perception. *Nature*, 2001, 413: 844–848
- 126 Golestani N, Molko N, Dehaene S, et al. Brain structure predicts the learning of foreign speech sounds. *Cerebral Cortex*, 2007, 17: 575–582
- 127 Jehee J F M, Ling S, Swisher J D, et al. Perceptual learning selectively refines orientation representations in early visual cortex. *J Neurosci*, 2012, 32: 16747–16753
- 128 Kourtzi Z, Betts L R, Sarkheil P, et al. Distributed neural plasticity for shape learning in the human visual cortex. *PLoS Biol*, 2005, 3, e204

A Review on Neural Plasticity in Perceptual Learning of Complex Stimulus

BI Taiyong¹ & SHANG Zhe²

1 Key Laboratory of Cognition and Personality (SWU), Ministry of Education, Faculty of Psychology, Southwest University, Chongqing 400715, China;

2 Department of Psychology, Peking University, Beijing 100871, China

High-level vision such as object and face perception can be dramatically and persistently improved by intensive training. This phenomenon, termed perceptual learning of complex stimulus, has been considered to reflect the plasticity of human high-level visual cortex. However, the neural mechanism underlying object and face perceptual learning is still controversial. Here we reviewed the theoretical models and experimental evidence of perceptual learning. Importantly, we discussed the behavioral properties, neural mechanisms and research methods of object and face perceptual learning. At the end of the review, future directions in this field were mentioned, including the persistence of learning, the neural mechanism of learning of different face attributes, and the theoretical models of perceptual learning of complex stimulus.

perceptual learning, high-level visual cortex, plasticity, neural mechanism

doi: 10.1360/N052014-00168