

DOI: 10.13376/j.cbls/2015114

文章编号: 1004-0374(2015)07-0819-08



方方, 北京大学心理学系主任, 行为与心理健康北京市重点实验室主任, 麦戈文脑研究所常务副所长, 教授, 博士生导师。方方教授所获学术荣誉和奖励包括: 百人计划、国家杰出青年科学基金、中国青年科技奖、教学优秀奖、长江学者特聘教授等。主要利用脑成像技术、心理物理学和计算模型研究视知觉、意识、注意和它们的神经机制。

视觉学习与成人大脑的可塑性

陈霓虹, 方方*

(北京大学心理学系和机器感知与智能教育部重点实验室, 北京大学麦戈文脑研究所,
北京大学-清华大学生命科学联合中心, 北京 100871)

摘要: 我们对视觉特征和客体的分辨与识别能力会随着训练提高, 这种现象被称为视知觉学习。对其神经机制的研究使我们更好地理解成人脑可塑性。回顾了该研究领域的两大核心问题: (1) 视知觉学习发生的皮层位置: 学习发生在早期信息加工的视皮层, 或是涉及决策等认知功能的高级额顶叶区域, 抑或是视觉区域到高级认知区域的连接; (2) 视知觉学习发生的形式: 包括表征增强、表征锐化、易化等多种机制。最后, 讨论了神经干预手段在知觉学习领域的应用, 并展望该领域未来的研究方向。

关键词: 知觉学习; 可塑性; 视知觉; 心理物理学; 磁共振成像; 经颅磁刺激

中图分类号: B842; B845; Q427 文献标志码: A

Visual learning and adult brain plasticity

CHEN Ni-Hong, FANG Fang*

(Department of Psychology and Key Laboratory of Machine Perception (Ministry of Education), PKU-IDG/McGovern Institute for Brain Research, Peking-Tsinghua Center for Life Sciences, Peking University, Beijing 100871, China)

Abstract: Visual perceptual learning refers to the phenomenon that training improves human perceptual abilities on sensory feature discrimination and object recognition. Investigating its neural mechanisms leads to a better understanding of neural plasticity of adult brain. Two central contentions in visual perceptual learning studies over the past decades were reviewed. The first is about the cortical loci in which plastic changes occur: the sensory stages of visual signal processing, or the down stream areas involved in decision-making, or the weight of connections between visual cortex and high-level cortical areas. The second is about the form in which plastic changes are manifested: the neural representations are enhanced, or sharpened, or facilitated in various ways. Finally, we discussed the applications of neural intervention techniques in perceptual learning research, and raised issues for future studies.

Key words: perceptual learning; plasticity; visual perception; psychophysics; fMRI; TMS

收稿日期: 2014-12-22

基金项目: 国家自然科学基金项目(30925014, 31230029, 31421003); 国家重点基础研究发展计划(“973”项目)(2015CB351800)

*通信作者: E-mail: ffang@pku.edu.cn

“先天还是后天”(nature-versus-nurture)是心理学和认知神经科学领域长期关注的话题。神经科学研究发现,虽然视觉皮层的功能组织绝大部分由先天决定^[1],但早期的视觉经验会对视皮层功能起到重要影响。比如对幼猫进行单眼缝合将导致视皮层单眼神经元的发育异常^[2]。即便在发育完成的健康成年个体中,单个神经元的属性以及神经环路联结依然能够随着后天经验进行动态调整,以更好地适应外界环境。这种变化可以是瞬时的,受几秒前短暂视觉经验的影响;也可以是长期的,通过几小时甚至经年累月的训练而改变。

知觉学习是知觉系统适应外界环境的一个典型现象,它指我们对知觉特征和客体的分辨和识别能力会通过训练得到提高。这种知觉能力的提高伴随着大脑不同区域的神经变化,为研究大脑可塑性提供了一个很好的平台。首先,知觉学习反映出知觉系统某些固有属性的可塑性,对它的研究可以更好地帮助我们理解知觉过程;其次,早期生理学研究认为大脑,特别是视觉系统的可塑性只限于发展的早期阶段,但心理物理研究显示知觉学习能对成人知觉系统产生显著影响,因此适合用于研究关键期之后的学习和记忆机制;第三,知觉学习有着较为成熟的实验范式,通过训练被试学习某个简单的知觉任务,研究者可以结合心理物理、神经生理、脑成像和计算手段来考察相应的神经机制。此外,知觉学习可临床应用于弱视治疗,改善优势眼和非优势眼间的差距,提高视敏度等等^[3-4]。

半个世纪以来,知觉学习在不同感知通道得到了广泛研究。具体到视觉领域,知觉学习能够提高我们对视觉刺激的辨别敏感度,包括对比度^[5]、朝向^[6]、运动方向^[7]、空间相位^[8]、立体视觉^[9]、视敏度^[10]、纹理^[11]、形状^[12]、面孔^[13]和其他复杂客体^[14]等。但知觉学习的神经机制仍存在很大争议,争论焦点主要围绕两个话题:一是它发生的神经位点,二是它对不同皮层区域神经活动的影响方式。

1 视知觉学习发生的神经位点

对知觉学习发生位置的争论存在两种基本观点。一种观点认为知觉学习改变了视皮层神经元活动的属性,这体现在视皮层上单个神经元调谐曲线的变化或神经元群间连接的变化;另一种观点则认为,知觉学习改变了视觉神经元向高级脑区传输过程中的权重或者直接影响高级皮层神经元的活动模式。

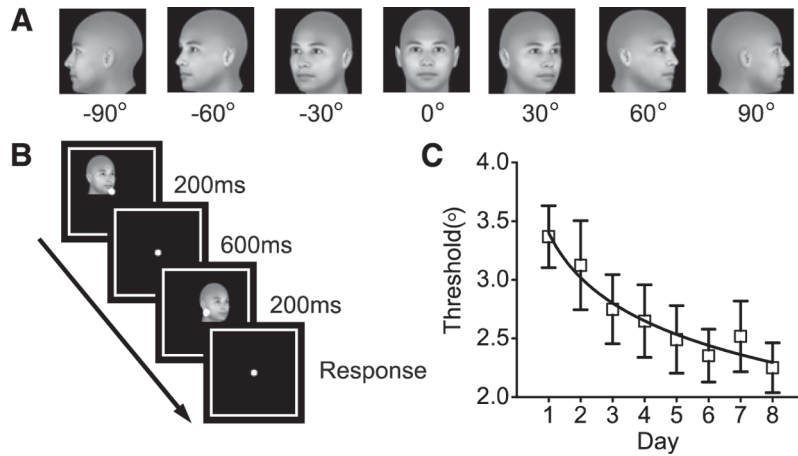
初级视皮层作为皮层上视觉加工的起点,其神

经元特性一般被认为最难随经验改变。大量心理物理实验发现,知觉学习的效果局限于训练时刺激的呈现位置和特征属性或客体类别,不会发生迁移,这暗示着学习很可能发生在具有视网膜拓扑性、编码基本视觉特征的初级视皮层上。尽管有电生理研究发现初级视皮层神经元调谐曲线在学习前后没有变化^[15],另一些电生理、脑电和磁共振成像研究观测到知觉学习前后初级视皮层活动增强、神经元调谐曲线斜率升高等变化^[16-19]。此外,一项应用神经反馈技术的磁共振研究通过移除外部视觉输入,仅凭借训练视皮层神经信号就能导致行为表现的提高,支持了初级视觉皮层在知觉学习中起到决定性作用的观点^[20]。

在初级视皮层之上,许多中高级视觉区域都具有学习诱发的可塑性。比如,心理物理实验发现,面孔朝向辨别学习(图1)的学习效果特异于训练朝向,但可在不同大小、不同网膜位置、不同低级图像特性,甚至于不同个体的面孔间迁移,这暗示着面孔朝向学习很可能发生在对面孔朝向敏感,但对空间位置等低级面孔图像信息不敏感的负责面孔加工的高级视觉区域^[21]。电生理和脑成像表明知觉学习能够改变视皮层背侧和腹侧通路上加工基本视觉信息的神经元的活动属性,包括低级视皮层V4^[22]、V3A^[23-24]、颞中回运动区MT^[25-26]和梭状回面孔区FFA^[27]等。

与上述观点相反,一些心理物理实验利用降低任务难度^[28]或“双重学习”、“学习加呈现”^[29-30]等范式消除了知觉学习的特异性,对知觉学习发生在视皮层的基本假设提出了挑战。比如,通过在非训练位置进行另一个无关学习(光栅朝向学习),可以使原来只发生在训练位置的对比度辨别学习效果迁移到非训练的位置。这暗示着知觉学习可能不是发生在具有特定空间感受野和调谐曲线的神经元群,而是发生在更前额叶或顶叶等高级的脑区。电生理和脑成像研究^[31-33]发现视皮层以上的高级脑区,如涉及决策和注意加工的顶内沟(IPS)、外顶叶(LIP)和位于内侧额叶的前扣带回(ACC)也可能参与了知觉学习。特别地,权重调节理论认为知觉学习不改变早期视皮层的功能属性;相反,它改变了表征视觉信息的神经元与决策单元之间的连接强度(权重)^[34],该观点得到了电生理实验证据支持^[32]。

另一方面,高级认知功能,如注意、意识、奖赏对知觉学习有着复杂的调控机制。研究发现当任务无关的刺激与任务相关刺激或纯粹奖赏信号相匹



A: 用于测试的面孔朝向刺激; B: 面孔朝向辨别任务: 被试判断第二张面孔相对于第一张朝右或朝左偏; C: 学习曲线: 面孔朝向辨别阈限随着训练逐天降低

图1 面孔朝向辨别学习实验的刺激、范式和学习曲线^[21]

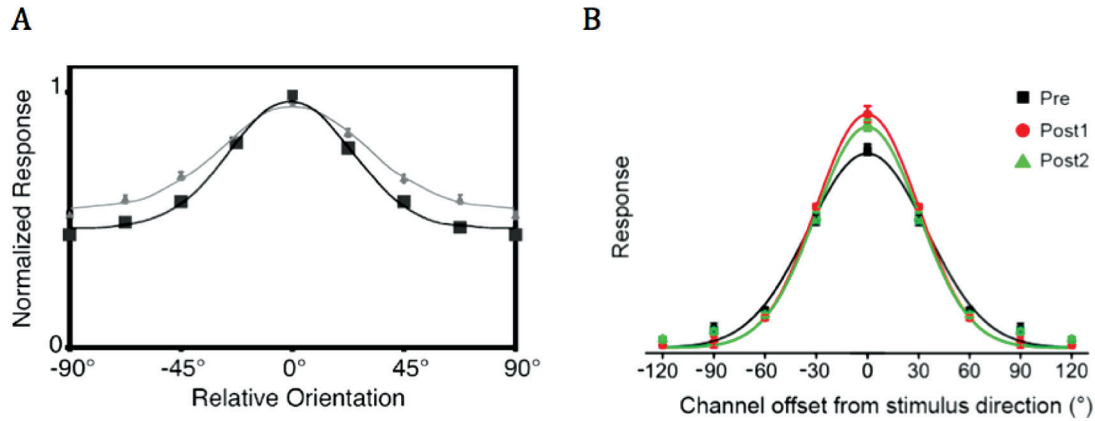
配时也能得到学习, 即便该无关刺激是阈限下^[35]或根本无法进入意识^[36]。这反映出奖赏在知觉学习中的驱动作用。与此同时, 有研究认为注意可能在知觉学习中发挥门控作用, 它增强了任务相关刺激的学习, 而抑制了任务无关的学习, 从而解释非训练位置在非注意条件下学习效果反而大于在注意条件下的现象^[38]。而注意又与知觉学习的任务设置紧密关联, 研究显示知觉学习强烈依赖于任务环境。比如, 两种任务使用相似的物理刺激, 但神经元对相同刺激的反应体现出任务相关的调控^[39]。随着知觉学习的早期加工和晚期加工两方面证据的积累, 研究者试图提出一个统合理论来解释关于知觉学习发生位点的争论——双重可塑性理论, 该理论认为知觉学习的机制由两部分组成: 其一是基于刺激的可塑性; 其二是基于任务的可塑性。前者可解释早期视觉皮层的变化, 后者可解释权重调节模型涉及的链接强度变化以及一系列实验观察到的高级脑区变化^[37]。

2 视知觉学习发生的形式

知觉学习另一个争论焦点是它对感知皮层神经活动的影响方式。尽管一系列知觉学习的神经影像研究发现特定皮层随知觉学习变化, 但具体变化模式还存在许多争论。目前关于知觉学习对皮层的影响方式存在多个模型假说, 包括表征增强、表征锐化、噪声降低、易化等等。听觉和运动通道的知觉学习实验发现学习通常伴随着表征训练刺激的皮层面积增大^[40-41], 而针对视觉通道的知觉

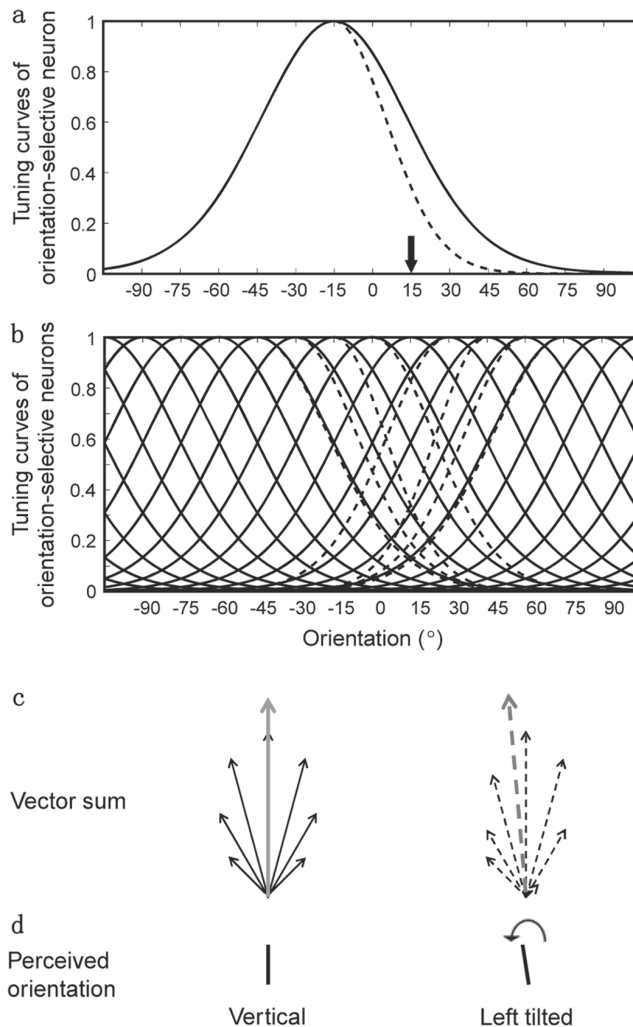
学习研究也发现检测训练导致同一区域的神经活动水平增强^[17-19,42-43]。然而, 进一步的追踪研究发现这种增大的表征面积或增强的活动水平可能并非学习的关键神经基础。知觉学习的行为效果通常能够在训练结束后维持很长时间, 比如4~5 d的纹理辨别训练导致的学习效果可以保持一年以上^[44]。这种突触联结的改变可以不受干扰地稳固地保持。通过长时程追踪, 研究者发现虽然行为表现在学习结束的数周后仍稳固保持, 但神经变化却消失了^[19,40-41]。这种现象可能与生物体在发育关键期以及损伤修复过程中的神经环路变化类似: 初期神经元和神经元间的突触联结快速生长, 后期再逐渐去除不必要的联结^[45]。那么, 何种神经优化机制在长时程上支持知觉能力的提高呢?

神经网络的一个重要组织原则是用尽可能少的神经元激活强度来表征外界刺激^[46]。视知觉学习, 尤其是特征辨别学习, 通常不导致神经元群的整体发放增强。一系列脑成像研究发现, 编码相关刺激的脑区的平均反应强度在学习后下降或保持不变^[31,47-49]。这种平均的反应水平变化与电生理研究观察到的单个神经元调谐曲线锐化相一致。如图2A所示, 朝向辨别学习使得猴视皮层V4区编码朝向神经元的调谐曲线带宽变窄, 这种锐化一方面表现为神经元对偏好朝向的反应强度增加, 另一方面表现为神经元对非偏好朝向的反应强度降低。并且该变化在偏好朝向与训练朝向相近的神经元群中最为显著^[22]。知觉学习导致的神经表征锐化不仅表现在单个神经元的调谐曲线(tuning curve)上, 它也体现在神经元



A: 灰线为非训练位置的神经元群，黑线为训练位置的神经元群。电生理研究发现朝向辨别学习导致V4区训练位置的神经元群的朝向调谐曲线变陡^[22]；B: 黑、红、绿分别表示前测、立即后测和两周后测。脑成像研究通过应用前向编码模型，发现运动辨别学习导致视皮层背侧通路V3A区的神经元反应曲线变陡^[24]

图2 知觉学习锐化朝向选择性神经元调谐曲线和运动方向选择性神经元反应曲线



A: 一个偏好-15°朝向的神经元的朝向调谐曲线在学习前后的变化。朝向辨别学习导致曲线在训练朝向(15°)附近的斜率增加^[50]。B: 神经元群的调谐曲线在学习前后的变化。C: 每个矢量代表一个神经元在朝向知觉中的贡献：矢量的方向为神经元偏好方向，矢量的长度为神经元发放强度。A~C图的实线为学习前，虚线为学习后。D: 学习后，垂直朝向被知觉为朝左倾斜

图3 基于知觉学习的电生理结果用模型预测学习前后朝向知觉的变化^[51]

群体反应曲线 (response profile) 上。脑成像研究^[24]通过前馈编码模型重建视觉背侧通路的运动表征区 V3A 神经元群体反应曲线, 发现运动方向辨别学习导致偏好方向接近训练方向的神经元反应强度上升, 偏好方向远离训练方向的神经元反应下降, 整体表现为反应曲线的带宽减小 (图 2B)。这种神经变化稳固保持到两周后, 很好地解释了知觉学习导致的长时程行为提高。此外, 神经元调谐曲线的锐化表征还得到了心理物理和计算模型的证实。如图 3 所示, 研究发现辨别学习导致了类似于倾斜后效的知觉偏差, 该现象可用以往电生理实验^[50]的结果结合计算模型加以解释^[51]。

知觉学习的锐化模型不仅适用于感受野在同一空间位置的神经元对特征的编码——通过调谐曲线的锐化以更好地区分精细特征, 它还适用于感受野位置不同的神经元对空间的编码——通过神经元群体反应模式的变化以区分空间上客体目标和背景。研究发现轮廓检测学习改变了感受野位于图形-背景区域相应神经元的辨别能力^[52]: 感受野位于目标轮廓线的神经元反应在刺激出现时增强, 而感受野位于背景区的神经元反应在刺激出现时抑制。这种升高-降低同样增强了需要检测的空间位置, 使得轮廓线更易被检测。这些证据表明知觉学习升高了与任务相关的神经元活动水平, 同时降低与任务无关的神经元活动水平, 通过放大神经元群对特定刺激反应的差异, 视觉系统实现了特定于训练特征的编码机制优化。

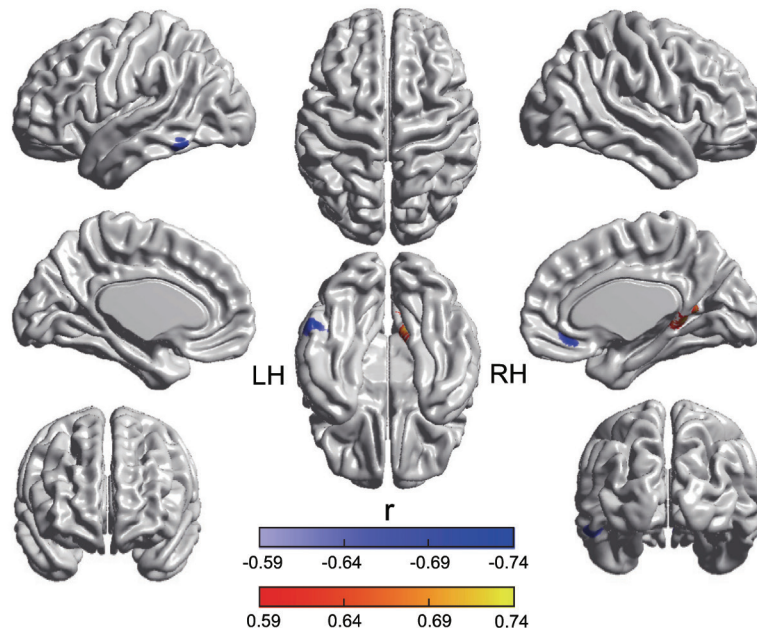
知觉学习提高了被试对视觉特征的辨别力, 从信号检测论的角度出发, 这种行为提高可能来自信号增强, 也可能来自噪声降低, 或两者兼有。它们都获得了部分实验证据的支持。最近一项电生理研究通过建立分类模型对多维神经信号进行解码, 并转化成为类似于最终行为决策的一维信号, 发现轮廓检测学习的作用体现为信号增强而非噪声降低^[52], 这与此前面孔检测学习的心理物理和模型研究结论一致^[53]。另一些研究则发现知觉学习抑制了神经噪声, 使得特定脑区对刺激的表征变得更加稳定。比如, 应用多体素分析技术的脑成像研究显示, 面孔视角学习提高了对训练面孔视角的神经表征稳定性, 表现为视皮层腹侧通路上梭状回面孔区 (FFA) 对同种面孔视角的激活模式在试次间的相关性提高^[27]。这种提高与电生理研究中观察到神经元 Fano 值在朝向学习后降低^[54]相一致, 均体现出对同一刺激的神经元反应在不同试次的波动程度降

低。另一方面, 模型和电生理研究显示知觉学习可导致视皮层特定区域两两神经元间的噪声相关 (noise correlation) 降低, 然而关于噪声相关的降低是否导致神经元群总体效率的提高并解释行为成绩的提高尚未得出一致结论^[55-56]。最后, 通过建立知觉模板模型 (PTM) 来解释知觉学习前后心理物理曲线形态的变化, 研究者认为知觉学习可通过外部噪声去除和内部信号增强 (即内部噪声降低) 两方面共同解释^[37]。

知觉学习对视觉系统的影响模式不仅包含表征增强、表征锐化, 信号增强、噪声降低, 它还能易化视觉系统对训练特征的加工速度。脑电研究显示面孔朝向辨别^[57]和面孔性别辨别学习^[58]导致训练的面孔刺激诱发的电信号 N170 成分的潜伏期缩短, 与电生理研究发现轮廓检测学习导致的电信号潜伏期缩短^[52]相似。这些结果暗示着视觉经验能够加快视觉系统内或视觉与更高级决策脑区间各层级神经网络的信息传递。

除了对神经功能活动的影响, 知觉学习还可能诱发一系列结构上的改变。研究显示 2 h 的电子游戏可改变成人脑结构, 该研究应用磁共振扩散张量成像技术 (DTI) 发现赛车游戏的空间学习能导致人类边缘系统的白质纤维发生变化^[59]。从另一个角度出发, 特定位置的皮层结构反映出相应功能区的可塑性潜力, 也可能预测被试的知觉学习能力。如图 4 所示, 面孔朝向知觉学习研究发现, 被试的学习效果可以被梭状回面孔区的灰质厚度预测。左侧梭状回面孔区灰质越薄, 学习后行为成绩的提高越多^[27]。

上述电生理和脑成像研究报告了知觉学习前后不同皮层位置的神经活动或结构变化, 为进一步考察特定区域的神经元群在知觉学习中发挥的因果作用, 需要借助动物损伤或人类经颅磁刺激 (Transcranial Magnetic Stimulation, TMS) 等手段, 通过干扰特定皮层区域神经元的正常活动, 以评估该神经元对相应任务的贡献。一项电生理研究发现 MT 区域对深度辨别学习的贡献在知觉学习后发生了变化。MT 区神经元失活在学习前显著损害了深度辨别能力, 但在学习后不影响深度辨别能力^[60]。这一有趣的现象提示我们知觉学习可能诱发了深度加工视神经网络的功能重组, 而原本在该过程中起关键作用的脑区可能被其他脑区取代。在人类被试的运动辨别学习实验中, 研究者应用 TMS 考察了视觉背侧通路两个脑区在特定运动加工中的贡献,



黄色表示正相关，蓝色表示负相关。研究发现左侧梭状回面孔区的皮层厚度与学习效果负相关

图4 皮层厚度与学习的关系^[27]

发现学习后 V3A 取代 MT 成为了运动辨别任务的关键区域^[61]。这些研究突破了以往知觉学习局限于特定视觉区域内的表征改变，认为知觉学习可以重塑视觉系统跨区域的神经网络，并且这种功能改变很可能通过调节视皮层与高级决策皮层的联结强度实现。此外，有经颅磁刺激研究显示知觉学习消除了视觉皮层之上的高级脑区在视觉搜索或精细特征辨别的贡献，对任务起关键作用的脑区从高级认知皮层下移至加工具体刺激的视觉皮层^[62-63]，这反映出知觉学习使视觉加工更加自动化的过程。类似干预手段不仅可用于直接评估特定区域在知觉学习前后对任务的贡献，还可以用于考察学习过程中特定脑区的作用。研究显示通过不同干预手段 tDCS(经颅直流电刺激)和 TMS 在每天训练后的巩固阶段干扰初级视皮层的正常活动，降低甚至消除了被试的学习效果^[64-65]。这说明初级视皮层在朝向辨别学习的巩固阶段起到关键作用。这一系列干预手段在知觉学习领域的应用加深了我们对知觉学习神经机制的认识。而另一方面，通过施加不同的刺激序列，这些干预手段对神经活动可以是兴奋性或抑制性的，并能够在特定条件下促进神经可塑性。比如，研究发现不同于 tDCS(直流电刺激)，在初级视皮层施加 tRNS(随机噪声电刺激)能够显著提高朝向辨别学习的训练效果^[66]。再如，在弱视患者的视皮层进行重复 TMS 刺激可以提高患者的对比度敏感

性，为临床视觉康复提供了新方法^[67]。

以上我们回顾了知觉学习研究领域的主要议题，并讨论了神经干预技术在知觉学习中的应用。虽然目前知觉学习尚无统一的神经机制，它的发生位点和发生形式具有多样性，但总体而言，这是高级认知功能(决策、奖赏、注意)调控和低级视皮层编码优化的共同结果。未来的研究还需进一步理清上述神经变化位点和优化模式是如何通过不同刺激类型、任务类型诱发的，以及神经元群活动和神经网络连接遵循何种原则在学习过程中进行适应性调整。展望视知觉学习领域的研究前景，有两个方向。其一是基础研究方面，研究议题如知觉学习特异性和迁移的触发条件及其与注意、奖赏的关系；知觉学习在长时程上的巩固和神经优化机制及其与睡眠的关系；知觉学习对区域内和区域间神经网络的连接的调节机制。其二是临床应用方面，包括治疗弱视、老花眼^[68-69]训练范式的开发，以及健康个体或运动员的视觉能力提高，比如通过动作游戏增强选择性注意，优化加工视觉刺激的基本知觉模板^[70-71]。

[参 考 文 献]

- [1] Hubel DH, Wiesel TN. Receptive of cells in striate cortex of very young, visually inexperienced kittens. *J Neurophysiol*, 1963, 26: 994-1002
- [2] Wiesel TN, Hubel DH. Comparison of the effects of

- unilateral and bilateral eye closure on cortical unit responses in kittens. *J Neurophysiol*, 1965, 28: 1029-40
- [3] Xu JP, He ZJ, Ooi TL. Effectively reducing sensory eye dominance with a push-pull perceptual learning protocol. *Curr Biol*, 2010, 20: 1864-8
- [4] Zhou Y, Huang C, Xu P, et al. Perceptual learning improves contrast sensitivity and visual acuity in adults with anisometropic amblyopia. *Vision Res*, 2006, 46: 739-50
- [5] Yu C, Klein SA, Levi DM. Perceptual learning in contrast discrimination and the (minimal) role of context. *J Vis*, 2004, 4: 169-82
- [6] Schoups AA, Vogels R, Orban GA. Human perceptual learning in identifying the oblique orientation: retinotopy, orientation specificity and monocularly. *J Physiol*, 1995, 483: 797-810
- [7] Ball K, Sekuler R. Direction-specific improvement in motion discrimination. *Vision Res*, 1987, 27: 953-65
- [8] Berardi N, Fiorentini A. Interhemispheric transfer of visual information in humans: spatial characteristics. *J Physiol*, 1987, 384: 633-47
- [9] Fendick M, Westheimer G. Effects of practice and the separation of test targets on foveal and peripheral stereoacuity. *Vision Res*, 1983, 23: 145-50
- [10] Fahle M, Edelman S. Long-term learning in vernier acuity: Effects of stimulus orientation, range and of feedback. *Vision Res*, 1993, 33: 397-412
- [11] Karni A, Sagi D. Where practice makes perfect in texture discrimination: evidence for primary visual cortex plasticity. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1991, 88: 4966-70
- [12] Sigman M, Gilbert CD. Learning to find a shape. *Nat Neurosci*, 2000, 3: 264-9
- [13] Gold J, Bennett PJ, Sekuler AB. Signal but not noise changes with perceptual learning. *Nature*, 1999, 402: 176-8
- [14] Op de Beek HP, Baker CI, DiCarlo JJ, et al. Discrimination training alters object representations in human extrastriate cortex. *J Neurosci*, 2006, 26: 13025-36
- [15] Ghose GM, Yang T, Maunsell JHR. Physiological correlates of perceptual learning in monkey V1 and V2. *J Neurophysiol*, 2002, 87: 1867-88
- [16] Schoups A, Vogels R, Qian N, et al. Practising orientation identification improves orientation coding in V1 neurons. *Nature*, 2001, 412: 549-53
- [17] Hua T, Bao P, Huang C, et al. Perceptual learning improves contrast sensitivity of V1 neurons in cats. *Curr Biol*, 2010, 20: 887-94
- [18] Bao M, Yang L, Rios C, et al. Perceptual learning increases the strength of the earliest signals in visual cortex. *J Neurosci*, 2010, 30: 15080-4
- [19] Yotsumoto Y, Watanabe T, Sasaki Y. Different dynamics of performance and brain activation in the time course of perceptual learning. *Neuron*, 2008, 57: 827-33
- [20] Shibata K, Watanabe T, Sasaki Y, et al. Perceptual learning incepted by decoded fMRI neurofeedback without stimulus presentation. *Science*, 2011, 334: 1413-5
- [21] Bi T, Chen N, Weng Q, et al. Learning to discriminate face views. *J Neurophysiol*, 2010, 104: 3305-11
- [22] Yang T, Maunsell JH. The effect of perceptual learning on neuronal responses in monkey visual area V4. *J Neurosci*, 2004, 24: 1617-26
- [23] Shibata K, Chang LH, Kim D, et al. Decoding reveals plasticity in V3A as a result of motion perceptual learning. *PLoS One*, 2012, 7: e44003
- [24] Chen N, Bi T, Zhou T, et al. Sharpened cortical tuning and enhanced cortico-cortical communication contribute to the long-term neural mechanisms of visual motion perceptual learning. *Neuroimage*, 2015, 115: 17-29
- [25] Zohary E, Celebrini S, Britten KH, et al. Neuronal plasticity that underlies improvement in perceptual performance. *Science*, 1994, 263: 1289-92
- [26] Chen N, Shao H, Weng X, et al. Motion perceptual learning in noise improves neural sensitivity in human MT+ and IPS. *J Vis*, 2013, 13: 908
- [27] 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: 222-7
- [28] Liu Z. Perceptual learning in motion discrimination that generalizes across motion directions. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1999, 96: 14085-7
- [29] Xiao L, Zhang J, Wang R, et al. Complete transfer of perceptual learning across retinal locations enabled by double training. *Curr Biol*, 2008, 18: 1922-6
- [30] Zhang J, Zhang G, Xiao L, et al. Rule-based learning explains visual perceptual learning and its specificity and transfer. *J Neurosci*, 2010, 30: 12323-8
- [31] 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: 11401-11
- [32] Law CT, Gold JJ. Neural correlates of perceptual learning in a sensory-motor, but not a sensory, cortical area. *Nat Neurosci*, 2008, 11: 505-13
- [33] Kahnt T, Grueschow M, Speck O, et al. Perceptual learning and decision-making in human medial frontal cortex. *Neuron*, 2011, 70: 549-59
- [34] Doshier BA, Lu ZL. Perceptual learning reflects external noise filtering and internal noise reduction through channel reweighting. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1998, 95: 13988-93
- [35] Watanabe T, Náñez JE, Sasaki Y. Perceptual learning without perception. *Nature*, 2001, 413: 844-8
- [36] Seitz AR, Kim D, Watanabe T. Rewards evoke learning of unconsciously processed visual stimuli in adult humans. *Neuron*, 2009, 61: 700-7
- [37] Watanabe T, Sasaki Y. Perceptual learning: Toward a comprehensive theory. *Annu Rev Psychol*, 2015, 66: 197-221
- [38] Gutnisky DA, Hansen BJ, Iliescu BF, et al. Attention alters visual plasticity during exposure-based learning. *Curr Biol*, 2009, 19: 555-60
- [39] Crist RE, Li W, Gilbert CD. Learning to see: experience and attention in primary visual cortex. *Nat Neurosci*, 2001, 4: 519-25
- [40] Molina-Luna K, Hertler B, Buitrago MM, et al. Motor

- learning transiently changes cortical somatotopy. *Neuroimage*, 2008, 40: 1748-54
- [41] Reed A, Riley J, Carraway R, et al. Cortical map plasticity improves learning but is not necessary for improved performance. *Neuron*, 2011, 70: 121-31
- [42] 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: 17137-42
- [43] Bao M, Yang L, Rios C, et al. Perceptual learning increases the strength of the earliest signals in visual cortex. *J Neurosci*, 2010, 30: 15080-4
- [44] Karni A, Sagi D. The time course of learning a visual skill. *Nature*, 1993, 365: 250-2
- [45] Yamahachi H, Marik SA, McManus JN, et al. Rapid axonal sprouting and pruning accompany functional reorganization in primary visual cortex. *Neuron*, 2009, 64: 719-29
- [46] Barlow HB. Single units and sensation: a neuron doctrine for perceptual psychology. *Perception*, 1972, 1: 371-94
- [47] Jehee JF, Ling S, Swisher JD, et al. Perceptual learning selectively refines orientation representations in early visual cortex. *J Neurosci*, 2012, 32: 16747-53
- [48] 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, 62: 46-62
- [49] Schoups A, Vogels R, Qian N, et al. Practising orientation identification improves orientation coding in V1 neurons. *Nature*, 2001, 412: 549-53
- [50] Chen N, Fang F. Tilt aftereffect from orientation discrimination learning. *Exp Brain Res*, 2011, 215: 227-34
- [51] Yan Y, Rasch MJ, Chen M, et al. Perceptual training continuously refines neuronal population codes in primary visual cortex. *Nat Neurosci*, 2014, 17: 1380-7
- [52] Gold J, Bennett PJ, Sekuler AB. Signal but not noise changes with perceptual learning. *Nature*, 1999, 402: 176-8
- [53] Adab HZ, Vogels R. Practicing coarse orientation discrimination improves orientation signals in macaque cortical area V4. *Curr Biol*, 2011, 21: 1661-6
- [54] Gu Y, Liu S, Fetsch CR, et al. Perceptual learning reduces interneuronal correlations in macaque visual cortex. *Neuron*, 2011, 71: 750-61
- [55] Bejjanki VR, Beck JM, Lu ZL, et al. Perceptual learning as improved probabilistic inference in early sensory areas. *Nat Neurosci*, 2011, 14: 642-8
- [56] Su J, Chen C, He D, et al. Effects of face view discrimination learning on N170 latency and amplitude. *Vis Res*, 2012, 61: 125-31
- [57] Su J, Tan Q, Fang F. Neural correlates of face gender discrimination learning. *Exp Brain Res*, 2013, 225: 569-78
- [58] Sagi Y, Tavor I, Hofstetter S, et al. Learning in the fast lane: new insights into neuroplasticity. *Neuron*, 2012, 73: 1195-203
- [59] Chowdhury SA, DeAngelis GC. Fine discrimination training alters the causal contribution of macaque area MT to depth perception. *Neuron*, 2008, 60: 367-77
- [60] Cai P, Chen N, Zhou T, et al. Global versus local: double dissociation between MT+ and V3A in motion processing revealed using continuous theta burst transcranial magnetic stimulation. *Exp Brain Res*, 2014, 232: 4035-41
- [61] Walsh V, Ashbridge E, Cowey A. Cortical plasticity in perceptual learning demonstrated by transcranial magnetic stimulation. *Neuropsychologia*, 1998, 36: 363-7
- [62] Chang D, Mevorach C, Kourtzi Z, et al. Training transfers the limits on perception from parietal to ventral cortex. *Curr Biol*, 2014, 24: 1-6
- [63] Peters M, Thompson B, Merabet LB, et al. Anodal tDCS to V1 blocks visual perceptual learning consolidation. *Neuropsychologia*, 2013, 51: 1234-9
- [64] De Weerd P, Reithler J, van de Ven V, et al. Posttraining transcranial magnetic stimulation of striate cortex disrupts consolidation early in visual skill learning. *J Neurosci*, 2012, 32: 19810-8
- [65] Fertonani A, Pirulli C, Miniussi C. Random noise stimulation improves neuroplasticity in perceptual learning. *J Neurosci*, 2011, 31: 15416-23
- [66] Thompson B, Mansouri B, Koski L, et al. Brain plasticity in the adult: modulation of function in amblyopia with rTMS. *Curr Biol*, 2008, 18: 1067-71
- [67] Polat U, Ma-Naim T, Belkin M, et al. Improving vision in adult amblyopia by perceptual learning. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2004, 101: 6692-7
- [68] Polat U, Schor C, Tong JL, et al. Training the brain to overcome the effect of aging on the human eye. *Sci Rep*, 2012, 2: 278
- [69] Shawn G, Bavelier D. Action video game modifies visual selective attention. *Nature*, 2003, 423: 534-7
- [70] Bejjanki VR, Zhang R, Li R, et al. Action video game play facilitates the development of better perceptual templates. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2014, 111: 16961-6