人类技巧学习的脑功能成像研究进展

王 岩 翁旭初

(中国科学院心理研究所脑高级功能研究实验室,北京100101)

摘 要 近10年来的脑功能成像研究表明,人类技巧学习是一个动态过程。在这一过程中,有关脑区的活动 发生了阶段性的变化。在学习的早期阶段,由于神经元选择性提高,有关脑区的活动减弱;而在晚 期,由于新神经元的参与,有关脑区的活动增强。脑区活动的阶段性变化还可能与学习过程中被试 对任务的意识和加工策略的转变有关。在学习过程中,不同脑区之间逐渐建立联系并组成临时任务 指向性系统,这一系统受到额叶等联合皮层的调控。

关键词 技巧学习,脑功能成像,激活,联结。

分类号 B842.3

1 引言

学习是获得知识和技巧的过程,其神经基础为脑和神经元的可塑性[1,2]。学习可以分为外显(explicit learning)学习和内隐学习(implicit learning)。外显学习由陈述性记忆系统支持,而内隐学习由非陈述性记忆系统支持。根据学习任务,内隐学习又可分为技巧学习(skill learning),启动(Priming)和条件反射(conditioning)等^[3]。近 10 年来,利用正电子发射断层成像(positron emission tomography,PET)和功能磁共振成像(functional magnetic resonance imaging,fMRI)等脑功能成像技术对技巧学习的脑机制进行了大量研究,揭示了许多新的现象和规律。

2 技巧学习的阶段性

脑功能成像研究表明,技巧学习可以导致一些脑结构激活强度^[4-7]和激活范围^[8-10]的变化。但令人费解的是,即使对于同一类学习任务,在同一个脑结构上常常可以观察到不同的结果。比如,视知觉技巧学习任务都可激活颞下回,但有的研究者报告其激活强度减弱^[11,12],而另一些研究者却观察到激活强度增强^[5,10]。尽管造成这些结果差异的原因有很多,但观察时间的差异是一个不能忽视的因素。如 Buchel 等^[11]在学习的第一天进行脑功能成像实验,而 Poldrack 等^[10]的实验在学习 2 周后进行。而我们最近在一项 fMRI 实验中观察到,脑激活范围和强度在视知觉学习的不同阶段各不相同^[13]。不同阶段脑激活的差异提示技巧学习具有阶段性。

2.1 技巧学习的阶段性及其神经机制

最早利用脑功能成像系统研究技巧学习阶段性的是 Karni 研究组^[8]。他们利用 fMRI 研究了序列运动学习对初级运动区(M1)的影响,观察到了学习初期的快速学习(fast learning)和学习后期的慢速学习(slow learning)现象。这种现象在质地分离(texture segmentation)这一知觉学习任务中也可观察到^[4,14]。

Karni 等^[8,9]发现,在训练早期,M1 的激活程度逐渐减弱,但经过 30 分钟练习后,这种由于重复序列运动造成的激活减弱几近消失,甚至翻转过来。采用类似的序列运动学习任务。Toni 等^[15]观察到,在辅助运动区(SMA)和右顶叶的激活强度随着学习的进行呈现先增强后逐渐减弱的变化特点,但 2 个脑区变化

收稿日期:2002-05-24

的精确时间有一定差异。这种快速学习机制可能与启动效应(Priming)相似。即反复重复刺激之后,局部加工区可出现重复抑制(repetition suppression)^[16]。生理学研究显示,在学习的早期阶段,重复刺激可提高神经元选择性,只有那些能够表征刺激本质的神经元被激活,而其它大部分神经元活动受到抑制^[17,18]。

在快速学习后,Karni 等^[8]又进一步观察到了所谓的慢速学习现象。他们发现,在训练 3 周后,M1 激活像素的数量明显增多。研究者认为,慢速学习的神经机制是新神经元甚至新功能区的参与,并形成了新的更多的神经联结^[8-10]。

快速学习体现了神经元之间基本联系建立的过程,而慢速学习则是一个继续巩固和发展的过程。尽管这一观点可以很好地解释单一脑区的阶段性变化,但不能很好地解释阶段性的变化在不同脑区各不相同这一现象。因此,可能还存在着影响技巧学习阶段性的其它因素。

2.2 加工方式与阶段性

Poldrack 等^[5,10]在镜像阅读学习实验中注意到,学习早期被试主要采用一般目的的空间转换加工策略,表现为右上顶叶皮层激活;而经过训练,主要采用针对独立项目的物体识别加工策略,此时左下颞叶皮层激活增强。可见加工策略的转变可导致脑活动模式的变化,表现出与学习相关的脑激活的阶段性。

Ramnani 和 Passingham^[19]在节奏学习中发现,起初被试根据外部视觉提示来完成任务,此时前纹状区和下颞叶皮层激活。但随着对节奏的掌握,被试不再依赖外部的视觉提示,此时前纹状皮层和下颞叶激活减低,而后外侧小脑、顶上和顶间皮层、前辅助运动区和前运动区激活增强。这是一个典型的从外部线索引导向内部自我控制转化的过程。

Sakai 等^[20]在视觉运动序列学习研究中观察到,尽管学习初期、中期和末期激活了相似的脑结构,但激活的中心区却发生了转移。初期主要激活背外侧前额叶和前辅助运动区,中期主要激活前辅助运动区、楔前叶和顶间沟,而在末期则只有顶间沟出现了显著激活。这些结果提示,在视觉运动序列学习过程中,参与学习的脑结构由前额叶依次逐渐转移到辅助运动区、楔前叶和顶间沟。这种转移被认为与加工方式改变有关。Baciu 等^[21]在空间判断任务中发现,学习过程中,激活从右侧角回转移到了左侧。对于学习过程中激活中心的转移,Jiang 等^[12]认为,激活增强或减弱取决于该脑区在任务中的作用。如在面孔识别的工作记忆中,激活增强的脑区(如前额叶)与靶刺激密切相关,对任务执行起着控制作用;而后枕区,则无论是对靶刺激还是无关刺激,均表现为激活减弱。这样,无关刺激的干扰受到抑制,靶刺激能够迅速再认,从而保证了学习的高效性。

2.3 意识的作用

学习过程中被试主动或被动地改变意识状态是导致脑活动阶段性变化的另一个原因。如有人报告,在序列运动学习中,顶叶、上颞叶和前运动区等脑区的激活程度在被试知道和不知道实验序列的情况下是不同的,意识状态比无意识状态下强^[24]。又如在分类学习(category learning)任务中,在无意识条件下,V3 激活减弱,而在有意识条件下,则 V3 激活增强^[25]。该研究还发现,只有在有意识条件下,学习过程才能激活额叶,说明不同意识状态下参与学习的脑区也可有所不同。

Pascual-Leone 等发现^[26],参与学习的脑功能区范围受到意识状态的影响。他们观察了经颅磁刺激(transcranial magnetic stimulation, TMS)对系列反应时间测试(serial reaction time test, SRTT)学习任务的影响,结果发现,在学习早期被试没有意识到运动序列,此时运动皮层的有效功能区范围在学习过程中逐渐扩大,而在学习后期被试意识到了序列的存在,此时有效功能区范围又缩小至学习前的大小。

以上研究显示了在表征信息的局部区域可随意识状态的改变发生变化,而新近研究表明,被试对任务的意识状态还可影响联合皮层与这些脑区之间的联系。如 McIntosh 等[27]在一项视 - 听联想学习的研究中发

现,左侧额叶和其它皮层区域的联结强度因为被试对2种刺激之间的关系有无意识而不同。

另有研究显示,行为表现和脑激活的关系在意识和无意识条件下有所不同,在无意识学习阶段,反应时与初级感觉运动区的激活强度呈负相关,而在有意识阶段,反应时与额顶叶皮层的激活强度呈正相关^[28]。

3 学习的系统性

通过对学习过程中脑激活改变的研究可以看出,很多脑区都参与了学习过程。如在 Poldrack^[5,10]等的 镜像阅读学习实验中,枕叶视皮层和顶上小叶在学习后激活减弱,而顶枕联合部与外侧颞叶的激活增强,提示这种学习需要多个脑区共同参与。又如 Toni 和 Passingham^[6]发现,在视觉运动联系学习过程中,不仅视觉加工区(腹侧纹外区)和运动区等初级加工区而且额叶等联合区也被显著激活。这些脑结构组成一个广泛分布的网络系统,共同完成学习任务。Toni等^[29]在随后进行的类似的研究中,对这种普遍分布的与学习相关的网络系统的特点进行了进一步描述。

3.1 皮层联合区的作用

学习过程中各脑区的协同工作依赖于一些高级功能区的调控。根据现有资料,前额叶和顶叶皮层等联合区很可能就起到这个作用。如在听觉运动的联想学习中,顶叶、前运动区^[30-32]和前辅助运动区显著激活,其作用可能就是传送条件刺激(声音)到非联合区。Beldarrain等^[33]观察到,尽管前额叶损伤的病人不能完成序列追踪任务(pursuit tracking task,PTT)和序列反应时间测试任务,但是可以完成随机的PTT任务。这一结果说明,运动序列学习依赖于前额叶结构和功能的完整,需要前额叶与M1、SMA和后顶叶等脑区之间的相互作用。

Reber 等^[34]在分类学习研究中,也观察到了额叶皮层在调控不同脑区间联系中的作用。有研究发现,AD 病人对原型分类的回忆丧失而对非原型点图的分类却完好^[35]。这一结果被解释为由于 AD 病人的通道特异性(modality-specific)区域受损而前额叶功能完好之故。

3.2 脑区间的相互关系

既然学习依赖于多个脑区的共同参与,那么在各个脑区之间必然发生了某种联系。

Buchel 等^[12]发现,回忆白描图片可同时激活背侧和腹侧 2 条视觉通路。其中背侧通路包括背侧纹外区 (DE)、后顶叶皮层 (PP) 和外侧顶区 (LP),而腹侧通路包括后下颞皮层 (ITp) 和前下颞皮层 (ITa)。在学习过程中,所有这些区域的激活强度都逐渐减弱,但路径分析显示,尽管通路内部脑区间的联系减弱,而 PP 和 Itp 之间的相关系数却显著提高。这些结果提示,在学习过程中,单个脑区的活动减弱,但是各相关脑区之间的联系却加强,并共同组成一个任务指向性的相对完整的系统。

Fletche 等^[36]利用脑功能成像和结构方程建模(structural equation modeling)研究了语法学习过程中脑区之间的联系。他们发现,右侧额顶皮层之间的联系和右侧前额叶到左侧顶叶的联系降低,而左侧额顶皮层间的联系增强,同时左右侧前额叶之间的联系也增强。说明左侧额叶系统负责调控语义分析,并直接影响右侧额顶系统的情节记忆提取功能。

神经同步性改变(altered neural synchronization)被认为是学习发生的重要机制,这种同步化既可以发生在学习相关脑区内部的神经元之间也可以发生在不同脑区之间。Phillips 和 Singer^[37]曾指出,在学习的过程中,神经元之间的联系通过同步化得到加强。

4 总结

本文总结了利用脑功能成像研究人类技巧学习过程中有关脑活动变化所取得的进展。在学习过程中, 有关脑区的活动表现出阶段性的变化,而不同脑区之间可逐渐建立联系,组成一个临时的任务指向性系统。

这一系统在不断的学习过程中进一步得到巩固,以便更有效地完成各种认知任务。

参考文献

- Darian- Smith C, Gilbert C D. Axonal sprouting accompanies functional reorganization in adult cat striate cortex. Nature, 1994, 368: 737~740
- [2] Buonomano D V, Merzenich M M. Cortical plasticity: From synapses to maps. Annu. Rev. Neurosci, 1998, 21: 149~ 186
- [3] Gabrieli JDE. Cognitive neuroscience of human memory. Annu. Rev. Psychol, 1998, 49: 87~115
- [4] Karni A, Sagi D. The time course of learning a visual skill, Nature, 1993, 365: 250~ 252
- [5] Poldrack R A, Gabrieli JDE. Characterizing the neural mechanisms of skill learning and repetition priming Evidence form mirror reading. Brain, 2001, 124: 67~82
- [6] Toni I, Passingham R E. Prefrontal basal ganglia pathways are involved in the learning of arbitrary visuomotor associations: a PET study. Exp Brain Res, 1999, 127: 19~32
- [7] Grill- Spector K, Kushnir T, Hendler T, Malach R. The dynamics of object- selective activation correlate with recognition performance in humans. Nat Neurosci, 2000, 8: 837~843
- [8] Karni A, Meyer G, Jezzard P, Adams M M, Turner R, Ungerleider L G. Functional MRI evidence for adult motor cortex plasticity during motor skill learning. Nature, 1995, 377: 155~158
- [9] Karni A, Meyer G, Rey- Hipolito C, Jezzard P, Adams M M, Turner R, Ungerleider L G. The acquisition of skilled motor performance: fast and slow experience- driven changes in primary motor cortex. Proc. Natl. Acad. Sci, 1998, 95: 861~868
- [10] Poldrack R A, Desmond J E, Clover G H, Babrieli J D E. The neural basis of visual skill learning: an fMRI study of mirror reading. Cerb Cortex, 1998, 1: 1~10
- [11] Buchel C, Coull J T, Friston K J. The predictive value of changes in effective connectivity for human learning. Science, 1999, 283: 1538~1540
- [12] Jiang Y, Haxby J V, Martin A, Ungerleider L G, Parasuraman R. Complementary neural mechanisms for tracking items in human working memory. Science, 2000, 287: 643~ 646
- [13] Wang Y, Weng X C, Ma L, Jia F C, Li D J, Zhou X L. The Time Course of Brain Activation during Long- term Perceptual Learning.

 The 8th annual meeting of the organization for human brain mapping, 2002
- [14] Karni A. The acquisition of perceptual and motor skills: a memory system in the adult human cortex. Cogn Brain Res, 1996, 5: 39~48
- [15] Toni I, Krams M, Turner R, Passingham R E. The time course of changes during motor sequence learning: a whole- brain fMRI study. Neuroimage, 1998, 8: 50~61
- [16] Desimone R. Neural mechanisms for visual memory and their role in attention. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 1996, 93: 13494~13499
- [17] Li L, Miller E K, Desimone R J. The representation of stimulus familiarity in anterior inferior temporal cortex. J. Neurophysio, 1993, 69: 1918~1927
- $[18] \ Miller \ E \ K, Desimone \ R. \ Parallel \ neuronal \ mechanisms \ for \ short-term \ memory. \ Science, 1994, 263: 520~522$
- [19] Ramnani N, Passingham R E. Changes in the human brain during rhythm learning. J.Cogn. Neurosci, 2001, 13: 952~966
- [20] Sakai K., Hikosaka O., Miyauchi S. Takino R Sasaki Y Puta B. Transition of Brain Activation from frontal to parietal areas in visuomotor sequence learning. J Neurosci, 1998, 5: 1827~1840
- [21] Baciu M, Koenig O, Vernier M P, Bedoin N, Rubin C, Segebarth C. Categorical and coordinate spatial relations: fMRI evidence for hemispheric specialization. Neuroreport, 1999, 10: 1373~1387
- [22] Brown R G, Redondo Verge L, Chacon J R, Lucas M L, Channon S. Dissociation between intentional and incidental sequence learning in Huntington's disease. Brain, 2001, 124: 2188~2202
- [23] Berns G S, Cohen J D. Mintun M A. Brain regions responsive to novelty in the absence of awareness. Science, 1997, 276: 1272~1275
- [24] Grafton S T, Hazeltine E, Ivry R. Functional mapping of sequence learning in normal humans, J Cognit Neurosci, 1995, 7: 497~510
- [25] Aizenstein H J, MacDonald A W, Stenger A, Nebes R D, Larson J K, Ursu S, Carter C S. Complementary category learning systems identified using event- related functional MRI. J. Cogn. Neurosci, 2000, 12: 977~987

- [26] Pascual- Leone A, Grafman J, Hallett M. Modulation of cortical motor output maps during development of implicit and explicit knowledge. Science, 1994, 263: 1287~1289
- [27] McIntosh A R. Understanding neural interactions in learning and memory using functional neuroimaging. Ann. N. Y. Acad. Sci, 1998 855: 556–571
- [28] Knight R T, Grabowecky M F, Scabini D. Role of human prefrontal cortex in attention control. Adv. Neurol. 1995, 66: 21~34
- [29] Toni I, Ramnani N, Josephs O, Ashburner J, Passingham R E. Learning arbitrary visuomotor associations: temporal dynamic of brain activity. Neuroimage, 2001, 14: 1048~1057
- [30] Kurata K, Hoffman D S. Differential effects of muscimol microinjection into dorsal and ventral aspects of the premotor cortex of monkeys. J Neurophysiol, 1994, 71: 1151~1164
- [31] McIntosh A R. Understanding neural interactions in learning and memory using functional neuroimaging. Ann. N. Y. Acad. Sci, 1998, 855: 556~571
- [32] Kurata K, Tsuji T, Naraki S, Seino M, Abe Y. Activation of the dorsal premotor cortex and pre-supplementary motor area of humans during an auditory conditional motor task. J Neurophysiol, 2000, 84: 1667~1672
- [33] Beldarrain M G, Gafman J, Velasco I R, Pascual- Leone A, Garcia- Monco J C. Prefrontal lesions impair the implicit and explicit learning of sequences on visuomotor tasks. Neurology, 1999, 52: 1853~1860
- [34] Reber P J, Stark C E L, Squire L R. Cortical areas supporting category learning identified using functional MRI, Proc. Natl. Acad. Sci. 1998, 95: 747~750
- [35] Keri S, Kalman J, Rapcsak S Z, Antal A, Benedek G, Janka Z. Classification learning in Alzheimer's disease. Brain, 1999, 122: 1063~1068
- [36] Fletcher P, Buchel C, Josephs O, Friston K, Dolan R. Learning- related neuronal responses in prefrontal cortex studied with functional neuroimaging. Cereb. Cortex, 1999, 2: 168~178
- [37] Phillips W A, Singer W. In search of common foundations for cortical computation. Behav Brain Sci, 1997, 20: 657~683

Progress In Functional Neuroimaging Studies Of Human Skill Learning

Wang Yan, Weng Xuchu

(Laboratory for Higher Brain Function, Institute of Psychology, the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101)

Abstract: Over the past decade, a number of neuroimaging studies have demonstrated that human skill learning is a dynamic process, in which at least two phases of changes in regional brain activity are observed. In the early phase, activity decreases over the learning probably due to the increase of neuronal selectivity, whereas in the late phase activity increases because of the recruitment of new neurons. Changes in brain activity are modulated by awareness of learning tasks and switching of strategies. At the same time, regional connectivity is developed and gradually strengthened, resulting in a temporarily task-oriented system. This system is controlled and modulated by high-order associative areas such as the frontal cortex.

Key words: skill learning, functional neuroimaging, activation, connectivity.