

皮层运动区和皮层下运动区在运动的认知控制中的作用

卢钦钦 代淑芬 顾 凯 左洋凡 于 萍

(北京市“学习与认知”重点实验室, 首都师范大学心理系, 北京 100089)

摘 要 运动的认知控制是机体选择适合当前情境的运动的關鍵。皮层和皮层下运动区的不同脑区分别参与运动认知控制的不同方面, 同时又相互协作以确保各种运动的正确执行。运动前区(PMC)和初级运动区(M1)共同负责感觉与运动之间的转换, M1 区、小脑和纹状体共同参与运动的学习和记忆, 辅助运动复合体(SMC)和 M1 区在运动的计划过程中发挥主导作用。基底神经节和前辅助运动区(pre-SMA)是对运动进行抑制的关键脑区。

关键词 认知控制; 学习与记忆; 序列运动; 运动计划

分类号 B845

1 引言

运动的认知控制(cognitive control of movement)是指个体根据内部目标来协调运动使其适应当前情境的内部过程(Brunamonti et al., 2011)。运动的认知控制需要运动的知觉、运动的学习与记忆、运动的计划和运动的抑制来实现。通过运动的知觉, 个体可以感知外界刺激, 实现感觉与运动之间的转换; 通过运动的学习与记忆, 个体能够提取经验中的规律, 从而能够在相应环境下对运动进行计划; 最后, 通过运动的抑制来抑制与目标不匹配的运动, 从而更准确的执行目标运动。

皮层运动区包括初级运动区(primary motor cortex, M1)、辅助运动复合体(supplementary motor complex, SMC)和运动前区(premotor cortex, PMC), 其中辅助运动复合体又分为辅助运动区(supplementary motor area, SMA)、前辅助运动区(pre-supplementary motor area, pre-SMA)和辅助眼区(supplementary eye field, SEF) (见图 1)。皮层下运动区主要包括基底神经节和小脑。皮层和皮层下运动区被人们熟知的主要功能是运动的执行, 它们相互协调、相互配合共同完成一个复杂的运

动, 其中皮层运动区负责选择并执行运动计划, 皮层下运动区则确保运动的高效执行。然而, 运动不仅仅是肢体在空间位置上的变化, 同时也是个体意愿的体现, 需要皮层和皮层下运动区及其它多个脑区的认知控制, 运动才能够被有效地完成并且变得有意义。反之, 运动的执行将缺少指向性和目的性, 并且会变得混乱、无序和无意义。近年来, 皮层和皮层下运动区在运动的认知控制中的作用逐渐被人们熟知。Karni 等人(1998)用磁共振成像技术首次揭示了 M1 区参与运动的学习过程, 之后, 研究者进一步发现 M1 区也参与运动的记忆。此外, 研究者还发现小脑和纹状体在运动的学习和记忆中也发挥着重要作用。自 1998 年以来, Shima 和 Tanji(1998)针对序列运动的组织执行进行了系列研究, 进而引发研究者围绕 SMC 三个区域在序列运动的计划组织中的具体作用展开探讨, Lu 和 Ashe (2005)的研究表明, M1 区也参与运动的组织和计划过程。Hayes, Davidson, Keele 和 Rafal (1998)对帕金森病人进行运动转换实验, 发现基底神经节参与运动的抑制。随后, 研究者根据基底神经节的相关神经纤维联系进一步明确了基底神经节和 SMC 的各个部分在运动的抑制这一过程中的不同作用。

本篇综述主要阐述皮层和皮层下运动区在运动的认知控制中的作用, 并基于上述分析将文章主体分为 4 个部分, 首先介绍 PMC 和 M1 区在感

收稿日期: 2012-02-22

通讯作者: 于萍, E-mail: yupingyp@gmail.com

觉和运动转换中的作用, 总结 M1 区、小脑和纹状体在运动的学习和记忆中的作用, 然后介绍 SMC 的各个部分和 M1 区在序列运动计划中的作用, 并对 SMC 和基底神经节在运动的抑制中的作用进行总结, 使得人们对皮层和皮层下运动区在运动的认知控制中的作用有更清晰、系统的认识。

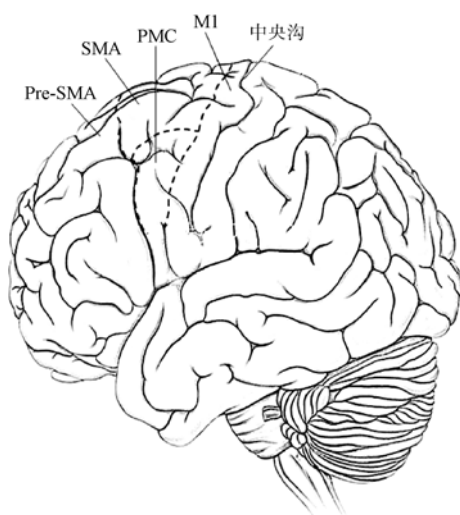


图 1 皮层运动区(改绘自 Bear MF, Connors BW & Paradiso MA eds, *Neuroscience: Exploring the brain*, 2nd)

注: Pre-SMA: pre-supplementary motor area, 前辅助运动区; SMA: supplementary motor area, 辅助运动区; PMC: premotor cortex, 运动前区; M1: primary motor cortex, 初级运动区。

2 PMC 和 M1 区在运动的知觉中的作用

研究者相继在猴子的 PMC 和 M1 区发现镜像神经元(mirror neurons)的存在, 这些神经元不论在运动执行还是在观看相同或相似运动时均出现放电活动。上世纪末, 研究者在恒河猴 PMv 的 F5 区首次发现了镜像神经元(Di Pellegrino, Fadiga, Fogassi, Gallese, & Rizzolatti, 1992), 之后的研究发现, 镜像神经元不仅存在于 F5 区还存在于顶下小叶(inferior parietal lobule, IPF)。目前一般认为镜像神经元系统包括 F5 区、顶下小叶和颞上沟区域(superior temporal sulcus, STS), 颞上沟区域虽然不存在镜像神经元, 但因为它与 F5 区和顶下小叶有着密切的纤维联系, 研究者把颞上沟区域也纳入了镜像神经元系统(Kilner, Friston, & Frith,

2007)。Tkach 等人运用电生理方法记录猴子 M1 区单个神经元放电活动, 首次证明了 M1 区存在与镜像神经元放电模式类似的神经元(Tkach, Reimer, & Hatsopoulos, 2007)。Dushanova 和 Donoghue (2010)采用相同的方法记录猴子在执行一个熟悉任务和观察这个任务被执行时 M1 区的放电活动, 发现有一半以上的神经元在猴子自己执行任务和观察人类执行任务时都处于激活状态, Dushanova 和 Donoghue 把这些神经元称为“看”神经元, 其本质是镜像神经元。另一方面, 他们把那些只有在猴子自己执行任务时才被激活的神经元称为“做”神经元, 这两类神经元共同存在于 M1 区。目前尚无直接证据证明人类 M1 区也存在同样的镜像神经元, 但大量神经生理学和脑成像实验间接表明人类的确存在与猴子相似但略有差别的镜像神经元系统(Rizzolatti & Craighero, 2004)。

PMC 和 M1 区中镜像神经元的存在使得它们可共同感知外界线索和运动的信息, 共同负责感觉与运动之间的转换, 从而实现对运动的知觉。此外, PMC 对外界刺激物的准确编码也在这个过程中发挥重要作用。猴子的 PMd 和 PMv 是两个独立的功能亚区, 分别参与控制伸手到达和抓握目标物体两种不同的动作(Tanné-Gariépy, Rouiller, & Boussaoud, 2002)。PMd 中含有在刺激呈现后短暂放电的神经元, 当提示被试要执行某个运动顺序时, 该类神经元发生短暂性的放电, 与在执行任务时持续放电以保持信息的神经元共同发挥作用; 在这个过程中, 和运动有关的工作记忆信息被转换成复杂运动的计划(Ohbayashi, Ohki, & Miyashita, 2003)。此外, PMd 还能编码目标的相对位置, 其对空间信息的准确知觉有利于运动的准确执行(Pesaran, Nelson, & Andersen, 2010)。在运动过程中, PMC 的作用是把获得的视觉信息输送到 M1 区, M1 区神经元获得并保持与运动有关的感觉刺激特征, 进而产生直接的运动指令(Umiltà, Brochier, Spinks, & Lemon, 2007)。

3 M1 区、小脑和纹状体在运动的学习和记忆中的作用

近 20 年来, 关于 M1 区在运动的学习与记忆中作用的研究取得了一些成果。运动技能的学习一般分为 2 个阶段, 早期的快速学习(fast learning)

和晚期的慢速学习(slow learning) (Paz, Natan, Boraud, Bergman, & Vaadia, 2005)。自 Karni 等人(1998)总结磁共振成像的研究证明了 M1 区参与了运动技能的学习过程之后, Paz 等人(2005)利用电生理方法记录单个神经元放电活动,发现 M1 区神经元的放电活动与运动的学习过程密切相关,即 M1 区神经元的集群放电增加出现在晚期的慢速学习阶段。而 M1 区在记忆中的作用则是近几年才有较大的发展, Hotermans, Peigneux, De Noordhout, Moonen 和 Maquet (2008)运用低频重复经颅磁刺激(repetitive transcranial magnetic stimulation, rTMS)M1 区的方法在学习之后的不同时间段短暂抑制 M1 区的功能,发现,如果在学习后的 30 分钟内抑制 M1 区的功能,学习效果将明显受到影响;而在学习后 4 小时和 24 小时抑制 M1 区功能则不影响学习成绩。这说明 M1 区在学习的早期阶段(即运动技能的早期快速学习)发挥着关键作用,而且有可能与早期运动记忆向长时运动记忆的过渡有关,对长时运动记忆具有启动效应(Richardson et al., 2006)。然而 M1 区如何参与记忆的神经机制尚未有明确的结论, Cheyne, Bells, Ferrari, Gaetz 和 Bostan (2008)发现人类被试在执行随意运动时 M1 区的局部场电位(local field potential, LFP)中还出现 65 ~ 80Hz 的高频 γ 震荡, γ 震荡主要出现在海马中,与工作记忆密切相关,但关于 M1 区是否参与工作记忆以及 M1 区参与记忆的神经机制仍需要作进一步研究。

相比 M1 区在学习与记忆中的具体作用尚不清晰,小脑在学习与记忆中的作用已在诸多研究中得到共识。在兔子眨眼条件反射这个经典实验中,先给兔子呈现数百毫秒的声音作为条件刺激,然后再给兔子一次 100 毫秒的非条件刺激,即角膜吹气,经过数百次的配对训练,兔子会形成眨眼条件反射,能够在条件刺激出现后及时闭上眼睛,减轻或避免角膜吹气对眼睛造成的伤害,小脑的损伤能够导致已经获得的条件反射几乎完全丧失,说明小脑对运动的学习与记忆是不可或缺的(Perrett, Ruiz & Mauk, 1993)。Dreher 和 Grafman (2002)的实验结果表明,小脑主要在不可预测的变化时间间隔任务中被激活,它操纵着人们的内部计时系统,为各种各样的学习记忆任务提供精确的时间表征。小脑损伤的临床病人往往出现轻度到中度的工作记忆能力的损伤(Timmann &

Daum, 2007), 尤其是词语工作记忆(Ravizza et al., 2006), 功能性磁共振成像(functional magnetic resonance imaging, fMRI)实验发现词语工作记忆加工主要定位在小脑的上外侧(Durisko & Fiez, 2010)。

记忆可分为陈述性记忆和程序性记忆,陈述性记忆是指对有关事实和事件的记忆。它可以通过语言传授而一次性获得。它的提取往往需要意识的参与,如我们在课堂上学习的各种课本知识和日常的生活常识都属于这类记忆。程序性记忆是指如何做事情的记忆,包括对知觉技能、认知技能和运动技能的记忆。这类记忆往往需要通过多次尝试才能逐渐获得,在利用这类记忆时往往不需要意识的参与,文中描述的运动的记忆属于程序性记忆。纹状体在程序性的学习记忆中发挥重要作用,同时也和其他脑区共同参与陈述性记忆。

在背侧纹状体注射不同剂量的 NMDA 受体拮抗剂,可分别在不同时间损伤运动技能的学习与记忆(Lemay-Clermont, Robitaille, Auberson, Bureau, & Cyr, 2011),表明背侧纹状体对于程序性学习与记忆而言是不可或缺的。个体自身发出的行为称为操作性行为,操作性行为会对应产生一种结果(如大鼠按压杠杆会得到糖丸),这种行为会因得到奖赏受到强化而反复进行,从而建立操作性条件反射。作为组成奖赏系统的重要结构,纹状体内同时存在刺激相关和反应相关放电神经元(Devan, Hong, & McDonald, 2011),分别编码刺激与反应,从而在操作性条件反射任务中能够把刺激和反应联结起来,促使人类或动物选择合适的行动反应来获得奖赏(获得奖赏的过程也是一个学习与记忆的过程),背侧纹状体和腹侧纹状体在获得奖赏过程中分别发挥着不同的作用,腹侧纹状体好比一个“评论者”,它负责预测想要得到的奖赏,更多的涉及在奖赏和动机方面,单细胞记录实验结果表明,腹侧纹状体对正确预测的奖赏出现明显的期待性放电(Khamassi, Mulder, Tabuchi, Douchamps, & Wiener, 2008)。背侧纹状体则充当“行动者”的角色,它保持与奖赏有关的信息,过滤无关信息减轻记忆负荷,以使个体可以最大化的得到奖赏(O'Doherty et al., 2004),它更多的是参与到对认知活动的控制,尤其是刺激和反应之间的联结方面(Stalnaker, Calhoon,

Ogawa, Roesch, & Schoenbaum, 2010; Shiflett, Brown, & Balleine, 2010)。背侧纹状体和腹侧纹状体分工合作实现奖赏的获得, 那么如何才能准确的预测奖赏呢? 研究者发现, 纹状体与奖赏信息编码有着密切的关系(van der Meer, & Redish, 2011), 能够编码对奖赏的错误预测(Schultz, 2000), 能够被不可预测的奖赏激活(Berns, McClure, Pagnoni, & Montague, 2001)等。综上所述, 在程序性学习与记忆中, 纹状体充当着“奖赏中枢”的角色: 通过配对联结刺激和反应, 促使人类或动物选择合适的行动反应, 从而最大程度地获得奖赏。其中, 腹侧纹状体主要参与到奖赏和动机方面, 预测所得奖赏; 背侧纹状体则负责激励和反应的联结, 对认知活动进行控制。

另一方面, 早期研究者认为纹状体只在程序性的学习与记忆中起到关键作用而与陈述性记忆无关, 关于事件的陈述性记忆主要由包含海马在内的内侧颞叶负责, 而纹状体和海马是两个独立的记忆系统。然而, 目前研究发现事实并非如此, 有 fMRI 研究表明在情景记忆任务中纹状体和海马共同被激活, 纹状体至少在某些任务范式下和海马共同参与长时情景记忆的形成(Sadeh, Shohamy, Levy, Reggev, & Maril, 2011), 纹状体除了能保存程序性记忆之外, 也参与陈述性记忆的形成。

4 SMC 和 M1 在运动的计划中的作用

运动是按照一定顺序进行的复杂活动, 包括很多动作, 序列运动是按照一定时间顺序相继完成几个动作的运动, 研究者一般都选用序列运动来探讨 SMC 和 M1 区在运动的计划中的作用。相当多的研究表明 SMC 在运动的计划方面发挥重要作用。由于 SMC 可进一步划分为 pre-SMA、SMA 和 SEF, 研究者在探索 SMC 调节序列运动作用时常分别对 pre-SMA、SMA 与 SEF 做横向研究, 研究发现 pre-SMA 和 SMA 以及 SEF 在序列运动执行过程中发挥着相似但又略有差异的功能。

Pre-SMA 和 SMA 在序列运动的执行过程中负责运动的计划和顺序信息的保持。在 Shima 和 Tanji (1998)的实验中, 研究者让猴子按照一定的顺序做三个手臂运动(推、拉和转弯), pre-SMA 或 SMA 受到损伤后, 猴子的表现比正常状态下变差了很多, 虽然能够在视觉线索的指导下执行这三

个运动, 但不能按照特定的时间顺序来完成。

然而进一步的研究发现, pre-SMA 和 SMA 在序列运动执行过程中的作用又有所差异。Shima 和 Tanji (2000)采用相同的实验任务, 将推、拉和转弯三个动作按一定的先后顺序组成一个动作序列, 记录猴子完成这些动作序列时 pre-SMA 和 SMA 神经元的放电活动, 发现了三类不同放电模式的神经元: (1)序列选择性神经元(sequence-selective neuron): 在特定运动序列进行前放电增多; (2)间隔选择性神经元(interval-selective neuron): 在特定两个运动的间隔时期放电增多; (3)顺序选择性神经元(rank-order selective neuron): 只对运动序列中处于特定顺序的运动进行前放电增多的神经元, 与具体的运动无关。顺序选择性神经元多出现在 pre-SMA, 在序列扫视任务中, pre-SMA 中大约 75%的任务相关神经元的放电受扫视位置的先后顺序影响, 呈现顺序选择性(Isoda & Tanji, 2004), 而间隔选择性神经元则多出现在 SMA。其后, Shima 和 Tanji 在 pre-SMA 神经元中发现了另外一种信息编码模式, 即双重编码模式: 记录到一半的任务相关神经元在奇数次中放电明显, 另一半神经元则在偶数次中放电明显(Shima & Tanji, 2006)。原有的三类神经元和双重编码信息的神经元分别负责序列运动的一部分信息(比如, 序列选择性神经元负责运动的起始选择和起始前的信息保持、间隔选择性神经元负责从上个运动结束到下个运动开始的时间间隔中信息的保持), 这些神经元的分布表征了信息的顺序, 并对顺序运动阶段的信息进行编码, 同时在之前的反应信息和之后的反应信息之间建立联系, 并将运动前和运动过程中的信息进行汇总, 最终促使一个序列运动的完整执行。此外, 电刺激实验表明 pre-SMA 可能更多地参与运动的计划, SMA 则更多地参与运动的执行和运动信息的输出: 弱电流刺激癫痫病人的 pre-SMA 时, 病人有一种急于想要做某些动作的欲望(实际上没有做), 而在刺激 SMA 时, 病人会不由自主地做出一些简单的动作(Fried et al., 1991)。研究还表明 pre-SMA 在一个新序列的获得过程中发挥关键作用, 而 SMA 更多地执行已学会的序列活动时被激活(Nakamura, Sakai, & Hikosaka, 1998)。

SEF 在序列运动执行过程中也发挥着与 pre-SMA 和 SMA 相似的功能, 如: 在猴子按一定

的顺序做序列扫视运动时记录 SEF 的神经元放电活动,发现 SEF 中存在顺序选择性放电神经元,说明 SEF 也参与对时间顺序的编码(Isoda & Tanji, 2002),这一点与 pre-SMA 的功能相似。此外,SEF 还有着自己独特的功能,在任务环境中存在可预测的时间规律时,把注视点出现、线索刺激出现、奖赏看成一个个事件,这些事件之间的间隔可以看作一个个不同的状态,SEF 中的神经元能够觉察这些事件的出现,从而在不同的时间间隔呈现预期的放电活动,在感觉与运动的转换、不同状态之间的转换中发挥关键作用(Campos, Breznen, & Andersen, 2010)。

M1 区神经元在执行熟练运动任务时,呈现出与 SMC 神经元相似的顺序相关特异性放电,当选择性地抑制 M1 区的一部分时,只会影响部分顺序运动的执行而不会影响全部运动顺序的执行(Lu & Ashe, 2005),说明 M1 区的不同神经元分别参与了不同的运动顺序的计划和执行。

至于 SMC 与 M1 区功能的分工,研究认为 SMC 主要与运动顺序的计划有关,而 M1 区则更多地参与到运动计划信息的巩固和执行中。序列运动的执行过程如下:关于序列运动的计划首先在 SMC 产生,SMC 把早期信息传递给 M1 区和其他辅助区域,M1 区储存这些顺序活动的内部表征(Matsuzaka, Picard, & Strick, 2007),然后将这些信息整合,通过其运动神经元完成对运动的执行功能。

5 基底神经节、SMC 在运动的抑制中的作用

随意运动的执行与控制需要人们执行当下合适运动,而抑制其他不合适的运动。基底神经节参与运动的抑制这一结果的发现源于 Hayes 等(1998)的实验,在实验中他们发现,帕金森病人在两个相似的运动任务之间转换有障碍。在运动转换实验中,被试者在看到提示信号后,从一种任务的执行转换到另一种任务的执行,转换过程要求病人抑制前一种运动,帕金森病人正是由于基底神经节的病变才导致其在运动转换实验中的困难,由此可以推出,基底神经节参与对运动的抑制。而基底神经节在运动执行中的传导机理更明确了基底神经节在运动的抑制中的作用:基底神经节与额叶之间形成额叶-基底神经节神经网络

(fronto-basal-ganglia network),运动的执行信号从皮层运动区传到纹状体,经纹状体传到苍白球内部,最终传到 M1 区进行运动的执行,而运动的停止信号则由右侧额下皮层(inferior frontal cortex, IFC)发出,通过与丘脑底核的直接兴奋性纤维投射把抑制信号传递给丘脑底核,丘脑底核再把抑制信号传递给苍白球内部,阻止来自皮层运动区的运动执行命令,抑制某个运动,进而实现对随意运动的控制(Aron et al., 2007)。

SMC 在运动的抑制中作用的研究更多集中在 pre-SMA 上,近几年的脑成像研究显示 pre-SMA 参与对运动的抑制(Duann, Ide, Luo, & Li, 2009; Bellgrove, Hester, & Garavan, 2004)。Tabu, Mima, Aso, Takahashib 和 Fukuyama (2011)给被试呈现同样的运动停止信号,然后给予不同的指导语让其在看到停止信号后做出不同的反应(一种范式下要求被试看到停止信号后抑制所有运动,不做任何按键反应;另一种范式下要求被试看到停止信号做两次按键运动),通过这样的实验设计来观察两种任务下激活的脑区,结果显示,pre-SMA 只在第一种范式中得到明显激活,而在第二种范式中没有被激活。Tabu 等的实验为 pre-SMA 在运动的抑制过程中的重要作用提供了直接的证据。为了研究 pre-SMA 在对运动的抑制过程中的活动机理,Swann 等人(2012)通过实验设计区分了对按键反应有准备的抑制(preparing to stop)和无准备的抑制(outright stopping)两种运动抑制方式,观察在这两种实验范式下脑区的激活。结果表明,在有准备的抑制按键反应任务中,pre-SMA 和右侧额下皮层同时被激活,但在无准备的抑制按键反应任务中,只有右侧额下皮层被激活。在这两种任务执行过程中,pre-SMA 和右侧额下皮层均出现增强的高频 γ 波,其中 pre-SMA 先于右侧额下皮层出现这种现象。这个实验突出了 pre-SMA 在对运动的抑制过程中的特殊作用,也反映出 pre-SMA 与丘脑底核和右侧额下皮层的直接纤维投射很可能是它参与运动抑制的神经基础,但抑制信息的具体传输过程仍然不明确,pre-SMA、右侧额下皮层以及丘脑底核之间抑制信息的传递方式有待进一步地研究。由于在序列运动中每当执行当前运动就需要抑制其他的运动,因此,pre-SMA 在运动的抑制过程的作用间接证明它在序列运动中具有统筹组织的作用,为 SMC

在序列运动的执行过程中的分工提供了进一步的实验证据。

与 pre-SMA 在运动的抑制中作用的广泛研究相比, SMA 和 SEF 在运动抑制中作用的研究则相对较少。Sumner 等人(2007)对两个 SMA 和 SEF 损伤的病人进行研究: 研究者在给被试呈现目标刺激前先给被试呈现掩蔽的启动刺激(masked-prime stimuli), 目标刺激与启动刺激所指示的方向可能相同也可能不同(方向相同时称为兼容试次, 方向不同时称为不兼容试次), 由于启动刺激被一些杂乱线条掩蔽, 被试无法感知启动刺激, 这种启动刺激称为阈下刺激。当启动刺激与目标刺激间隔时间超过 100ms 时会产生消极兼容效应(negative compatibility effect), 即被试在不兼容试次中的反应时间比兼容试次中的反应时间短, 被试能无意识的自动抑制阈下刺激的干扰, 从而更快的做出按键反应。Boy, Husain, Singh 和 Sumner (2010)也发现 SMA 和 SEF 在被试者无意识的自动抑制阈下刺激干扰的过程中发挥重要作用。Chen, Scangos 和 Stuphorn (2010)发现, 在有准备的抑制和无准备的抑制过程中 SMA 均得到激活, 说明了 SMA 在个体有意识的抑制过程中也发挥作用, 也就是说, SMA 既在无意识的运动抑制中发挥作用又参与有意识的运动抑制, 至于 pre-SMA 和 SMA 在运动抑制上的区别尚无实验证明。

6 总结与展望

个体在按照自己的意愿灵活选择适合当前情境的运动时, 需要皮层和皮层下运动区所包含的脑区分工合作, 从而实现对运动的认知控制。首先, PMC 和 M1 区对外界刺激的感知能力是实现

个体感觉与运动之间的转换的重要条件, 即运动信息传输的基础。其次, M1 区、小脑和纹状体通过学习与记忆把相关信息储存下来, 从而使个体在执行运动时选择执行或抑制某个运动, 执行和当下情境相匹配的运动。最后, 在序列运动执行过程中, 序列运动的计划首先在 SMC 产生, 进而把早期信息传递给 M1 区和其他辅助区域, M1 区储存这些顺序活动的内部表征并对其整合, 最终完成对运动计划的执行。而就 SMC 内部来说, pre-SMA 可能更多地参与运动的计划, SMA 则更多地参与运动信息的输出和运动的执行, 包括 pre-SMA 和基底神经节在内的运动抑制通路是序列运动正确执行的必要条件。皮层与皮层下运动区在认知控制中的功能总结如图 2 所示。

大脑是一个相互联系的神经网络, 任何功能的执行都需要多个脑区的协作。我们在关注这些脑区独特功能的同时, 还要关注它们功能之间的联系, 更要关注这些脑区以怎样的方式共同作用来控制执行更复杂的运动。最近兴起的多通道神经元记录技术为研究多个脑区之间的功能和联系提供了技术支持, 所以未来我们可以利用这一技术来进一步探讨和明确皮层和皮层下运动区以及其它脑区对运动的认知控制。此外, 本文的关注点在于皮层和皮层下运动区在运动的认知控制中的作用, 但皮层和皮层下运动区并不是唯一对运动的认知控制起到作用的脑区, 大量研究表明前额皮层是参与认知控制的一个重要脑区。它能帮助个体提取经验中的规律等与目标或任务相关的信息, 从而为认知控制提供相关规则(Miller & Cohen, 2001)。位于大脑额叶内侧的前扣带回皮层(Anterior Cingulate Cortex, ACC)可以对正在进行

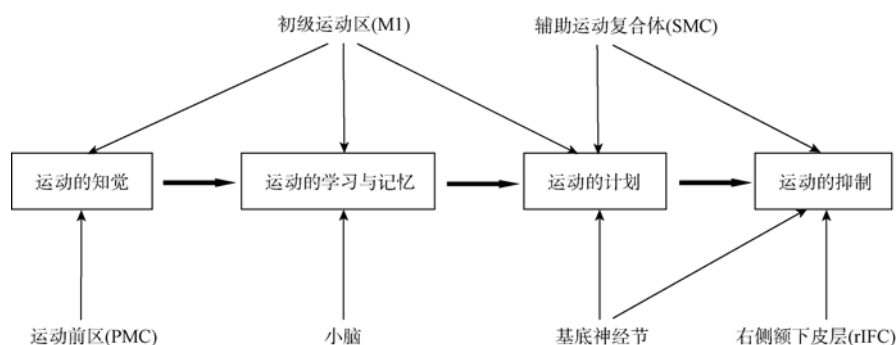


图 2 皮层与皮层下运动区在认知控制中的作用

的目标定向行为实施在线监控, 在出现反应冲突或错误时提供信号(蔡厚德, 刘昌, 2004); 背外侧前额皮层(dorsolateral prefrontal cortex, DL PFC)在运动的计划中同样发挥重要的作用(Mushiake, Saito, Sakamoto, Itoyama, & Tanji, 2006)。虽然前额皮层与皮层运动区和皮层下运动区在运动的认知控制中都发挥作用, 但它们在实现运动的认知控制时的关系尚不清晰, 值得进一步探究。

除了前额皮层与皮层和皮层下运动区实现运动的认知控制之间的关系, 还有若干重要的问题值得进一步的探讨, 如: M1区中的高频振荡与哪些运动密切相关? 运动的抑制通路中 pre-SMA 是否向基底神经节传递抑制信息? 如果纹状体神经元只对事物的不可预测性产生特异性的神经元放电, 那么它们又是如何加工奖赏信息并区分奖赏数量呢?

参考文献

- 蔡厚德, 刘昌. (2004). 大脑前扣带回皮层与执行功能. *心理科学进展*, 12, 643–650.
- Aron, A. R., Durston, S., Eagle, D. M., Logan, G. D., Stinear, C. M., & Stuphorn, V. (2007). Converging evidence for a fronto-basal-ganglia network for inhibitory control of action and cognition. *The Journal of Neuroscience*, 27(44), 11860–11864.
- Bellevue, M. A., Hester, R., Garavan, H. (2004). The functional neuroanatomical correlates of response variability: Evidence from a response inhibition task. *Neuropsychologia*, 42(14), 1910–1916.
- Berns, G. S., McClure, S. M., Pagnoni, G., & Montague, P. R. (2001). Predictability modulates human brain response to reward. *The Journal of Neuroscience*, 21(8), 2793–2798.
- Boy, F., Husain, M., Singh, K. D., & Sumner, P. (2010). Supplementary motor area activations in unconscious inhibition of voluntary action. *Experimental Brain Research*, 206(4), 441–448.
- Brunamonti, E., Pani, P., Papazachariadis, O., Onorati, P., Albertini, G., & Ferraina, S. (2011). Cognitive control of movement in Down syndrome. *Research in Developmental Disabilities*, 32(5), 1792–1797.
- Campos, M., Breznen, B., & Andersen, A. R. (2010). A neural representation of sequential states within an instructed task. *Journal of Neurophysiology*, 104(5), 2831–2849.
- Chen, X. M., Scangos, K. W., & Stuphorn, V. (2010). Supplementary motor area exerts proactive and reactive control of arm movements. *The Journal of Neuroscience*, 30(44), 14657–14675.
- Cheyne, D., Bells, S., Ferrari, P., Gaetz, W., & Bostan, A. C. (2008). Self-paced movements induce high-frequency gamma oscillations in primary motor cortex. *Neuroimage*, 42(1), 332–342.
- Devan, B. D., Hong, N. S., & McDonald, R. J. (2011). Parallel associative processing in the dorsal striatum: Segregation of stimulus-response and cognitive control subregions. *Neurobiology of Learning and Memory*, 96(2), 95–120.
- Di Pellegrino, G., Fadiga, L., Fogassi, L., Gallese, V., & Rizzolatti, G. (1992). Understanding motor events: A neurophysiological study. *Experimental Brain Research*, 91(1), 176–180.
- Dreher, J. C., & Grafman, J. (2002). The roles of the cerebellum and basal ganglia in timing and error prediction. *European Journal of Neuroscience*, 16(8), 1609–1619.
- Duann, J. R., Ide, J. S., Luo, X., & Li, C. S. R. (2009). Functional connectivity delineates distinct roles of the inferior frontal cortex and presupplementary motor area in stop signal inhibition. *The Journal of Neuroscience*, 29(32), 10171–10179.
- Durisko, C., & Fiez, J. A. (2010). Functional activation in the cerebellum during working memory and simple speech tasks. *Cortex*, 46(7), 896–906.
- Dushanova, J., & Donoghue, J. (2010). Neurons in primary motor cortex engaged during action Observation. *European Journal of Neuroscience*, 31(2), 386–398.
- Fried, I., Katz, A., McCarthy, G., Sass, K. J., Williamson, P., Spencer, S. S., et al. (1991). Functional organization of human supplementary motor cortex studied by electrical stimulation. *The Journal of Neuroscience*, 11(11), 3656–3666.
- Hayes, A. E., Davidson, M. C., Keele, S. W., & Rafal, R. D. (1998). Toward a functional analysis of the basal ganglia. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 10(2), 178–198.
- Hotermans, C., Peigneux, P., De Noordhout, A. M., Moonen, G., & Maquet, P. (2008). Repetitive transcranial magnetic stimulation over the primary motor cortex disrupts early boost but not delayed gains in performance in motor sequence learning. *European Journal of Neuroscience*, 28(6), 1216–1221.
- Isoda, M., & Tanji, J. (2002). Cellular activity in the supplementary eye field during sequential performance of multiple saccades. *Journal of Neurophysiology*, 88(6), 3541–3545.
- Isoda, M., & Tanji, J. (2004). Participation of the primate presupplementary motor area in sequencing multiple saccades. *Journal of Neurophysiology*, 92(1), 653–659.

- Karni, A., Meyer, G., Rey-Hipolito, C., Jezzard, P., Adams, M. M., Turner, R., et al. (1998). The acquisition of skilled motor performance: Fast and slow experience-driven changes in primary motor cortex. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 95(3), 861–868.
- Khamassi, M., Mulder, A. B., Tabuchi, E., Douchamps, V., & Wiener, S. I. (2008). Anticipatory reward signals in ventral striatal neurons of behaving rats. *European Journal of Neuroscience*, 28(9), 1849–1866.
- Kilner, J. M., Friston, K. J., & Frith, C. D. (2007). Predictive coding: An account of the mirror neuron system. *Cognitive Processing*, 8(3), 159–166.
- Lemay-Clermont, J., Robitaille, C., Auberson, Y. P., Bureau, G., & Cyr, M. (2011). Blockade of NMDA receptors 2A subunit in the dorsal striatum impairs the learning of a complex motor skill. *Behavioral Neuroscience*, 125(5), 714–723.
- Lu, X. F., & Ashe, J. (2005). Anticipatory activity in primary motor cortex codes memorized movement sequences. *Neuron*, 45(6), 967–973.
- Matsuzaka, Y., Picard, N., & Strick, P. L. (2007). Skill representation in the primary motor cortex after long-term practice. *Journal of Neurophysiology*, 97(2), 1819–1832.
- Miller, E. K., & Cohen, J. D. (2001). An integrative theory of prefrontal cortex function. *Annual Review Neuroscience*, 24(1), 167–202.
- Mushiaki, H., Saito, N., Sakamoto, K., Itoyama, Y., & Tanji, J. (2006). Activity in the lateral prefrontal cortex reflects multiple steps of future events in action plans. *Neuron*, 50(4), 631–641.
- Nakamura, K., Sakai, K., & Hikosaka, O. (1998). Neuronal activity in medial frontal cortex during learning of sequential procedures. *Journal of Neurophysiology*, 80(5), 2671–2687.
- O'Doherty, J., Dayan, P., Schultz, J., Deichmann, R., Friston, K., & Dolan, R. J. (2004). Dissociable roles of ventral and dorsal striatum in instrumental conditioning. *Science*, 304(5669), 452–454.
- Ohbayashi, M., Ohki, K., & Miyashita, Y. (2003). Conversion of working memory to motor sequence in the monkey premotor Cortex. *Science*, 301(5630), 233–236.
- Paz, R., Natan, C., Boraud, T., Bergman, H., & Vaadia, E. (2005). Emerging patterns of neuronal responses in supplementary and primary motor areas during sensorimotor adaptation. *The Journal of Neuroscience*, 25(47), 10941–10951.
- Perrett, S. P., Ruiz, B. P., & Mauk, M. D. (1993). Cerebellar cortex lesions disrupt learning-dependent timing of conditioned eyelid responses. *The Journal of Neuroscience*, 13(4), 1708–1718.
- Pesaran, B., Nelson, M. J., & Andersen, R. A. (2010). A relative position code for saccades in Dorsal Premotor Cortex. *The Journal of Neuroscience*, 30(19), 6527–6537.
- Ravizza, S. M., McCormick, C. A., Schlerf, J. E., Justus, T., Ivry, R. B., & Fiez, J. A. (2006). Cerebellar damage produces selective deficits in verbal working memory. *Brain*, 129(2), 306–320.
- Richardson, A. G., Overduin, S. A., Valero-Cabré, A., Padoa-Schioppa, C., Pascual-Leone, A., Bizzi, E., et al. (2006). Disruption of primary motor cortex before learning impairs memory of movement dynamics. *The Journal of Neuroscience*, 26(48), 12466–12470.
- Rizzolatti, G., & Craighero, L. (2004). The mirror neuron system. *Annual Review Neuroscience*, 27, 169–192.
- Sadeh, T., Shohamy, D., Levy, D. R., Reggev, N., & Maril, A. (2011). Cooperation between the hippocampus and the striatum during episodic encoding. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 23(7), 1597–1608.
- Schultz, W. (2000). Multiple reward signals in the brain. *Nature Reviews Neuroscience*, 1(3), 199–207.
- Shiflett, M. W., Brown, R. A., & Balleine, B. W. (2010). Acquisition and performance of goal-directed instrumental actions depends on ERK signaling in distinct regions of dorsal striatum in rats. *The Journal of Neuroscience*, 30(8), 2951–2959.
- Shima, K., & Tanji, J. (1998). Both supplementary and presupplementary motor areas are crucial for the temporal organization of multiple movements. *Journal of Neurophysiology*, 80(6), 3427–3260.
- Shima, K., & Tanji, J. (2000). Neuronal Activity in the supplementary and presupplementary motor areas for temporal organization of multiple movements. *Journal of Neurophysiology*, 84(4), 2148–2160.
- Shima, K., & Tanji, J. (2006). Binary-coded monitoring of a behavioral sequence by cells in the Pre-Supplementary Motor area. *The Journal of Neuroscience*, 26(9), 2579–2582.
- Stalnaker, T. A., Calhoun, G. G., Ogawa, M., Roesch, M. R., & Schoenbaum, G. (2010). Neural correlates of stimulus-response and response-outcome associations in dorsolateral versus dorsomedial striatum. *Frontiers in Integrative Neuroscience*, 4, 12.
- Sumner, P., Nachev, P., Morris, P., Peters, A. M., Jackson, S. R., Kennard, C., et al. (2007). Human medial frontal cortex mediates unconscious inhibition of voluntary action. *Neuron*, 54(5), 697–711.
- Swann, N. C., Cai, W., Conner, C. R., Pieters, T. A., Claffey, M. P., George, J. S., et al. (2012). Roles for the pre-supplementary motor area and the right inferior frontal gyrus in stopping action: Electrophysiological responses

- and functional and structural connectivity. *Neuroimage*, 159, 2860–2870.
- Tabu, H., Mima, T., Aso, T., Takahashib, R., & Fukuyama, H. (2011). Functional relevance of pre-supplementary motor areas for the choice to stop during Stop signal task. *Neuroscience Research*, 70(3), 277–84.
- Tanné-Gariépy, J., Rouiller, E. M., & Boussaoud, D. (2002). Parietal inputs to dorsal versus ventral premotor areas in the macaque monkey: Evidence for largely segregated visuomotor pathways. *Experimental Brain Research*, 145(1), 91–103.
- Timmann, D., & Daum, I. (2007). Cerebellar contributions to cognitive functions: A progress report after two decades of research. *Cerebellum*, 6(3), 159–162.
- Tkach, D., Reimer, J., & Hatsopoulos, N. G. (2007). Congruent activity during action and action observation in motor cortex. *The Journal of Neuroscience*, 27(48), 13241–13250.
- Umiltà, M. A., Brochier, T., Spinks, R. L., & Lemon, R. N. (2007). Simultaneous recording of macaque premotor and Primary Motor Cortex neuronal populations reveals different functional contributions to visuomotor grasp. *Journal of Neurophysiology*, 98(1), 488–501.
- van der Meer, M. A. A., & Redish, A. D. (2011). Theta phase precession in rat ventral striatum links place and reward information. *The Journal of Neuroscience*, 31(8), 2843–2854.

The Role of Cortical and Subcortical Motor Areas in the Cognitive Control of Movement

LU Qin-Qin; DAI Shu-Fen; GU Kai; ZUO Yang-Fan; YU Ping

(Beijing Key Laboratory of Learning and Cognition, Department of Psychology,

Capital Normal University, Beijing 100089, China)

Abstract: The cognitive control is critical when individuals select the movement appropriate to the current situation. Each area of cortical and subcortical motor areas is involved in different aspects of the cognitive control of movement. Meanwhile, different areas which have close contact can be in charge of the same movement. In these areas, premotor cortex (PMC) and primary motor area (M1) is key to the transition of sensation and motion. Supplementary motor complex (SMC) and M1 guide the organization in sequence movement, while basal ganglia and pre-supplementary motor area (pre-SMA) dominate the inhibition of movement.

Key words: cognitive control; learning and memory; sequence movement; movement planning