记忆发展神经科学: 研究现状与未来展望

张钦^{1*}, 孟迎芳², 聂爱情³, 赵鑫⁴, 孙猛¹, 刘鑫宇¹

1. 首都师范大学心理学院, 学习与认知北京市重点实验室, 北京 100048;

2. 福建师范大学心理学院, 福州 350117;

3. 浙江大学心理与行为科学系, 杭州 310028;

4. 西北师范大学心理学院, 兰州 730070

* 联系人, E-mail: zhangqin@cnu.edu.cn

收稿日期: 2020-08-04; 接受日期: 2020-12-02; 网络版发表日期: 2021-01-21

中国科学技术协会学科发展项目(批准号: 2018XKFZ03)资助

摘要 记忆是人类获得大量知识和技能的关键, 是个体适应环境和生存发展的基础. 那么, 个体的学习记忆表现和神经机制是如何随年龄的增长而变化的呢? 围绕这一问题, 本文首先对近年来的研究结果进行了总结, 特别是针对工作记忆和长时记忆(包括外显记忆和内隐记忆)的成果进行了梳理, 指出了该领域面临的主要问题. 在此基础上, 本文提出了推进我国记忆发展神经科学研究的建议: 继续深入研究学习记忆的神经机制, 解决领域内关键问题; 加强对儿童和老年人学习记忆脑机制的研究; 重视纵向研究; 建立更全面的脑-行为模型; 以及加强应用研究.

关键词 工作记忆, 长时记忆, 毕生发展, 神经科学, 研究展望

记忆反映了人脑对各种信息、经验或行为的持续性表征. 获得记忆表征的过程, 被称为编码或学习. 自从艾宾浩斯报告了关于记忆与遗忘的经典实验以来, 人们对学习记忆的研究从未停止, 因为它是人类掌握大量知识技能的关键, 是人们适应环境和生存发展的基础.

对个体来说, 记忆能力何时出现? 又如何随着年龄增长而增强或衰退? 其背后的机制是什么? 这是记忆研究要回答的重要问题. 对这些问题的探索是理解人类记忆的基础, 也将对学校教育的提升、特殊人群的治疗干预和人工智能的发展具有重大的实践意义.

近几十年来, 随着脑成像技术, 如功能磁共振成像

(functional magnetic resonance imaging, fMRI)、脑电图(electroencephalography, EEG)、正电子发射断层成像(positron emission tomography, PET)等用于记忆研究领域, 人们对学习记忆的脑机制也有了更多的了解. 一般认为, 学习事件首先由新皮层(如视觉皮层)编码, 然后传递到内侧颞叶. 内侧颞叶与新皮层共同激活, 开始形成记忆痕迹. 之后, 暂时的记忆痕迹经过快速的突触巩固和缓慢的系统巩固, 在大脑的某些区域巩固下来, 成为长期记忆^[1]. 大量研究证实, 内侧颞叶(包括海马及其相关结构)对记忆的形成至关重要^[2,3], 依赖于它的信息整合功能, 发生于内侧颞叶和新皮层中暂时的突触连接转变为长期记忆痕迹.

引用格式: 张钦, 孟迎芳, 聂爱情, 等. 记忆发展神经科学: 研究现状与未来展望. 中国科学: 生命科学, 2021, 51: 647–662

Zhang Q, Meng Y F, Nie A Q, et al. Developmental neuroscience of memory: research status and future prospect (in Chinese). Sci Sin Vitae, 2021, 51: 647–662, doi: 10.1360/SSV-2020-0257

但是, 已有的关于记忆脑机制的研究大多使用年轻成人被试, 直接探讨儿童记忆发展脑机制的研究还比较少, 对老年人记忆衰退的特点和神经机制的研究也远远不够. 要更好地回答记忆发展神经科学的核心问题——学习记忆能力毕生发展的脑基础是怎样的, 需要在现有研究的基础上积累更多的证据. 为推动这一工作的开展, 本文围绕记忆的发展特点和脑机制梳理以往的相关研究, 在此基础上分析本领域当前存在的问题和未来的发展方向, 提出促进我国记忆发展神经科学研究工作开展的建议. 由于记忆包含了不同的子系统, 瞬时记忆、短时记忆(本文之后用工作记忆替代短时记忆)和长时记忆的划分已得到大多数学者的认同(图1), 且不同子系统的脑机制存在分离的现象, 所以本文的文献梳理主要集中在研究成果较多的工作记忆和长时记忆方面.

1 工作记忆的毕生发展和脑基础

1.1 工作记忆的毕生发展

工作记忆是指个体对有限的信息进行暂时保持和操作的能力. 研究显示, 婴儿的工作记忆能力最初很有限, 但在生命的第一年就有显著变化. 在变化觉察实验中, 成人一般只能记住3~4个项目, 而7~12月龄的婴儿在类似的实验中已经可以记住大约2个项目. 婴儿在工作记忆能力上的快速发展可能部分是由于他们在选择性注意机制和组块加工上的变化所导致的^[4,5].

从儿童到成年, 工作记忆能力逐渐提高. 如有研究显示, 18~38岁的成年人群体比6~13岁的儿童群体有更好的视觉空间工作记忆^[6]. 另一项研究使用空间延迟响应任务也证实, 从14岁到20岁, 个体的空间工作记忆能力随着年龄增长有显著提高^[7].

对5~80岁被试的言语工作记忆和视觉空间工作记忆的测量结果显示, 30岁左右的个体表现出最强的工作记忆能力^[8]. 之后, 工作记忆表现随年龄增长而变差. Meissner等人^[9]使用言语和视觉空间 n -back任务考察了青年组(18~29岁)、中年组(30~50岁)和老年组(51~71岁)被试的工作记忆表现, 发现老年组比青年组有更差的工作记忆成绩, 但这一结果只出现在2-back任务中, 而不是1-back任务中. 其他一些研究也证实, 成年人的工作记忆表现随年龄增长而变差, 特别是在工作记忆负荷较高的时候. 不过, 这种现象背后的机

图1 记忆结构示意图. 环境刺激作用于个体的感受器, 并通过感觉登记器进入神经系统. 信息在感觉登记器中以映像的形式保持极短的时间(称为瞬时记忆). 其中的某些信息被注意后, 会进入工作记忆, 得到主动的维持和加工, 并且工作记忆以言语的或视觉空间的形式来表征信息. 一些信息通过学习和训练可以被编码进长时记忆, 而长时记忆中的信息也会在需要时返回工作记忆. 根据是否受到意识控制, 长时记忆又分为外显的和內隐的. 正是对环境信息和内部信息的加工使个体能够对所面临的情景做出恰当的反应

Figure 1 Schematic diagram of memory structure. Environmental stimuli act on the individual's receptors and enter the nervous system through sensory registers. Information is considered to be first held very briefly in the sensory register as an iconic memory (called sensory memory), after which a selection of some information is transferred to working memory and then actively maintained and processed. Moreover, working memory holds verbal (sound-based) or visuospatial representations. Some information can be encoded into long-term memory by learning and training, and information in long-term memory also can be returned to working memory as needed. One distinction of long-term memory is between explicit memory and implicit memory, depending on whether it is under conscious control. It is the processing of environmental and internal information that enables individuals to respond appropriately to situations they are faced with

制仍处于争论中^[10~13].

需要指出的是, 关于工作记忆的年龄效应, 已有的研究结果并不完全一致, 这可能是因为实验任务的差异. 由于工作记忆涉及编码、维持、更新、注意、抑制等多个加工过程, 不同的工作记忆任务可能侧重考察了不同的过程, 因而得到不同的结果. 另外, 有研究显示, 言语工作记忆和视觉空间工作记忆可能有不同的发展趋势, 甚至视觉和空间工作记忆也可能以不同的速率发展, 许多因素(如脑发育、知识增长、策略使用、信息加工速度加快等)可能与工作记忆的发展及不同子成分的发展差异有关^[14~17].

由于人类工作记忆容量的有限性, 只有一部分信息能够在记忆中保持短暂的时间, 这就造成了人类认知的核心局限性. 但是近年来很多研究发现, 个体的工作记忆能力可以通过训练来提高^[18,19]. 训练后观察到的工作记忆的增益反映了支撑工作记忆的神经系统的可塑性^[20]. 不过, 对于工作记忆训练的效果还一直存在争议. 一些研究发现, 随着大量的练习, 大多数训

练任务上的表现都会得到提升,而且这种提高也会反映在大脑系统变化上,这种学习通常被描述为神经可塑性^[21,22]。但是,在其他一些研究中并未发现训练的积极效应,尤其是在对相关任务的近迁移和其他任务的远迁移方面的效果^[23]。研究者认为,虽然工作记忆训练会出现短期的特定训练效果,但是不一定能够迁移到其他的一般认知技能中^[24]。

1.2 工作记忆发展的脑基础

与工作记忆密切相关的脑区主要位于额叶和顶叶。例如,前运动皮层不仅为语言功能提供了神经基础,而且对工作记忆能力和其他高级认知功能有重要作用^[25]。背外侧前额叶皮层负责调控注意分配,与工作记忆的中央执行系统功能有关^[26]。在后顶叶区域,研究者观察到与工作记忆容量相关的脑活动,该区域被认为是工作记忆表征存储的关键脑区^[27,28]。之后的研究表明,顶内沟上方和下方的功能是有差异的,具体表现为下顶内沟活动对工作记忆中维持的客体数量敏感,而上顶内沟则对工作记忆中客体的复杂度更敏感,这表明顶叶皮层可能参与工作记忆精度的维持^[29]。

通过对脑成像研究进行元分析, Owen等人^[30]证实,存在6个可靠的负责工作记忆表现的大脑区域,即背外侧前额叶皮层,双侧和内侧后顶叶皮层,双侧前运动皮层,背侧扣带区/内侧前运动皮层包括辅助运动区域,前额叶皮层喙部和中间腹外侧前额叶皮层。上述区域主要构成了背侧注意网络(dorsal attention network, DAN)和额顶控制网络(frontoparietal control network, FPCN)。另一项元分析明确了这两个不同的网络对工作记忆不同阶段的贡献,即编码阶段主要激活了大部分背侧注意网络区域(双侧额下联合区,双侧上顶内沟和上顶叶)和小部分额顶控制网络区域(左侧内后前额叶);维持阶段主要涉及大部分的背侧注意网络(左侧额下联合区,左侧前额眼区和双侧顶内沟)和大部分额顶控制网络(双侧外侧前额叶,前脑岛,内后前额叶和下顶内沟);提取阶段主要激活了大部分的额顶控制网络区域(左外侧前额叶,双侧前脑岛,双侧内后前额叶和左侧下顶内沟)以及一小部分背侧注意网络区域(左侧额下联合区和上顶内沟)^[31]。另外,不仅额叶和顶叶皮层的脑活动与工作记忆有关,靠近灰质的额-顶白质区的成熟过程也与儿童工作记忆的发展密切相关^[32]。

神经系统的可塑性关系到记忆训练的效果,受到

许多研究者的关注。May等人^[33]报告了一项经颅磁刺激颞上皮层5天后宏观灰质变化的研究,结果发现,人类的脑结构可塑性可以在一周内观察到。这激发了更多的研究者去探讨短期内训练对大脑神经机制的影响。大脑结构与功能之间的动态联结是认知、学习和神经可塑性的根源^[20]。大量研究已经证实,经过训练,认知神经活动的模式会发生变化^[22,30]。工作记忆训练能够改变未经训练认知任务的大脑活动模式,同时能够改变皮质多巴胺受体的密度和白质的完整性,并且会影响大脑灰质结构。灰质信息提供了对特定大脑区域内神经元物质(如细胞体、树突状分支)的粗略估计,被认为是认知发展的重要相关因素,与人一生的认知能力发展密切相关^[22]。当研究与复杂工作记忆训练相关的潜在结构增强时,大多数研究主要考察的大脑区域就是额叶和顶叶区域,因为额叶区域主要致力于认知控制的过程,而顶叶区域负责人类大脑的容量限制^[30,34]。

不过,在训练效果的认知神经方面出现了冲突性的结果,一些研究发现,训练后,相应脑区的激活会增加^[35],一些研究则表明,相应脑区的激活会减少^[36,37]。前者通常被解释为更高水平的激活或者更大皮质区域的补充,后者被解释为效率的提高。虽然有大量关于工作记忆训练的研究和一些元分析,而且这种训练效应背后的神经机制的证据也在不断积累,但是这些矛盾的问题依然未能被很好地解决^[38,39]。

2 长时记忆的毕生发展和脑基础

根据对信息进行编码与检索时是否受到意识控制,可将长时记忆分为外显的(explicit)和内隐的(implicit)。在对长时记忆的另一种常见分类中,一般公认陈述性记忆是外显的,而非陈述性记忆是内隐的。本章节对外显和内隐记忆分别加以介绍,不过需要注意的是,目前对两类记忆的测量评估方法还受到一些质疑,特别是对内隐记忆进行测量时很难完全排除外显记忆的影响。

2.1 外显记忆的毕生发展和脑机制

(1) 外显记忆的毕生发展。外显记忆被进一步分为情景记忆和语义记忆。情景记忆是指个体根据时空关系对某个经历过的事件的记忆,它与个人亲身经历

紧密相关^[40,41]。使用诱导模仿范式,一些研究者考察了16个月和20个月婴儿的情景记忆,结果发现,16个月的婴儿能够记住用来产生事件的道具的具体特征,但只有20个月大的婴儿能表现出对道具特征的记忆与对事件的延迟回忆(1个月的延迟)之间的关联^[42]。研究者指出,至少在出生后第二年的年末,幼儿的记忆就已经清晰地显现出情景记忆的许多特征^[43]。但是,遵循更为严格的标准,有研究者使用“沙盒-钥匙”范式发现,尽管3岁儿童的确能够形成情景记忆,但是4岁儿童才拥有能保持30分钟以上的情景记忆^[44]。

情景记忆在儿童早期至中期快速发展^[45-49]。例如,针对4~6岁儿童的一项研究发现,6岁儿童比4岁儿童能回忆更多的事实和来源信息^[49]。Diaz等人^[47]认为,儿童情景记忆的发展可能与他们进行编码和检索时有意注意策略的改进紧密相关,童年中期复杂注意能力的改善使得儿童能够对任务进行更好的监控。

对成年人情景记忆能力的研究发现,随着年龄的增长,个体表现出情景记忆能力的退化^[50-53]。例如,在针对829名年龄在35~80岁之间的成人群体的研究^[52]中,不同年龄组的横断数据比较显示,情景记忆在成年中期(35~60岁)缓慢衰退,在成年晚期(60岁以后)加速衰退。不过,该研究也考察了被试在5年内情景记忆变化的情况,这些纵向数据显示,35~60岁被试的情景记忆保持稳定,而60岁之后则会出现明显的下降趋势。另外一项长达15年的追踪研究发现,年龄范围在35~85岁之间的1558名被试样本中,13%的成人的情景记忆能力在5~15年内会出现衰退,而且“衰退者”中包含更多男性、更多受教育程度较低的人和更多处于劳动力市场之外的人^[54]。

与情景记忆不同,语义记忆是对概念、事实、意义和其他形式的一般知识的记忆,主要涉及知识的获得、表征和组织以及对知识的检索过程,因此语义记忆的发展与个体语义组织和概念关系分类能力的发展有关^[55-57]。

研究显示,语义记忆可能现于生命的第一年,因为使用模仿任务的研究^[58,59]发现,6~9个月的婴儿就能记得24小时前看到的动作,学者们相信这标志着语义记忆的出现。语义记忆出现后即快速发展到成熟水平。一些证据表明,大约从8岁开始,语义记忆表现就不再随年龄变化^[60,61]。比如,一项研究使用“学习-再认”范式并辅以自信评级的方法,考察了6~18岁儿童和

青少年的记忆发展,结果显示,回想成绩(主要反映情景记忆)从儿童到青少年不断提高,但是在熟悉性加工(更多反映语义记忆)上,成绩的提升仅发生在6岁和8岁儿童之间^[62]。针对35~80岁之间的成年群体的横向数据表明,语义记忆在55岁之前都是稳定的;不过,纵向数据的证据表明,在55岁前,成年个体的语义记忆随年龄增长会出现小幅度提高^[52]。

与情景记忆相比,老年人的语义记忆有更小的退化^[52]。研究显示,老年人与年轻人的语义记忆表现和神经活动基本相同^[53,62],说明语义记忆在健康老年群体中相对保持较好。研究者们在进一步考察情景记忆和语义记忆在老年群体中的发展变化时发现,与年龄相关的记忆能力下降是个体的信息处理速度和执行功能下降的结果,且处理速度主要中介了语义记忆的衰退,而执行功能主要中介了情景记忆的衰退^[63]。

(2) 外显记忆发展的脑基础。脑成像研究发现,情景记忆主要依赖于内侧颞叶系统(包括海马、海马旁回和内侧嗅皮层等脑区)以及前额皮层、梭状回和后顶叶皮层等区域^[64,65](图2)。在编码阶段,内侧颞叶系统的作用主要是整合加工来自枕叶、顶叶和颞叶等皮层区域的感知觉信息,并对这些信息进行编码;而前额皮层通过直接连接或其他区域中介的方式参与对内侧颞叶系统的调节,对编码过程进行监控,从而增强对记忆信息的保持和存储^[66]。重复学习的研究显示,与忘记的项目相比,随后记住的项目在多次学习中显示出神经激活模式上的更大相似性^[67,68]。对于提取阶段,研究显示,成功的提取和增强的内侧颞叶激活相关联,特别是海马和海马旁回皮层,连同内侧前额叶以及腹侧后顶叶皮层^[69]。并且,后顶叶皮层的不同区域在记忆检索过程中可执行不同的功能,如根据任务需求重新编码检索信息,或者为记忆决策积累证据等^[70]。

有研究考察了情景记忆编码和提取阶段脑激活的关系,发现成功编码和成功提取所激活的脑区有高度重合,因而认为提取是编码过程的再现,有着相同的神经活动模式^[71,72]。但另一些研究发现,编码和提取存在一定的差异,表现出不对称的关系。例如,左侧前额叶更多地参与编码加工,而右侧前额叶更多地参与提取加工;海马的前部在编码阶段有较多的激活,而在提取阶段选择性激活海马的后部区域^[73,74];在编码和提取阶段,海马头部的海马激活差异比海马体和海马尾部更大^[75]。

图 2 长时记忆的脑基础。编码阶段, 内侧颞叶(包括海马、海马旁回、内嗅皮层)整合加工来自枕叶、顶叶和颞叶等皮层区域的感知觉信息, 额顶控制网络(外侧前额叶和顶叶等区域)以直接或间接由其他区域中介的特定机制对内侧颞叶系统进行监控、调节; 提取阶段, 除了共同激活的内侧颞叶和额顶控制网络外, 外显记忆的提取还需要默认网络(内侧额叶、内侧顶叶等区域)的参与, 而内隐记忆还涉及运动系统区域。记忆的早期发展主要和生命早期内侧颞叶的发育有关, 记忆的晚期发展则和青少年时期额顶控制网络的发育有关

Figure 2 Brain bases of long-term memory. Encoding phase: the medial temporal lobe (including the hippocampus, parahippocampal cortex, and entorhinal cortex) integrates sensory and perceptual information from occipital, parietal, and temporal lobes. Frontoparietal control network (lateral prefrontal and parietal regions) monitors and regulates the medial temporal lobe system directly or through specific mechanisms mediated by other regions. Retrieval phase: in addition to the medial temporal lobe and frontoparietal control network, explicit retrieval requires the participation of default mode network (medial frontal lobe, medial parietal lobe, etc.), while implicit retrieval also involves the motor system regions. The early development of memory is mainly related to the development of the medial temporal lobe in early-life, while the late development of memory is related to the development of the frontoparietal control network in adolescence

海马在儿童记忆发展中的作用已得到许多研究的支持。如de Haan等人^[76]考察了在生命第一年内就有双侧海马损伤的个体的记忆发展, 发现这些个体在情景记忆任务特别是延迟回忆上成绩较差, 但他们没有表现出严重的语义记忆缺陷。de Haan等人推测, 早期的海马损伤阻碍了负责记忆的神经系统的发育, 并且正常的记忆发展顺序是: 类语义的记忆(semantic-like memory)首先出现, 而情景记忆作为逐渐发育的海马的功能稍后才发展起来。一项fMRI研究^[77]考察了情景记忆编码时海马功能的发展差异, 对80名不同年龄被

试的研究结果显示, 8岁儿童的海马结构无差别地参与情景记忆和项目记忆, 10~11岁组儿童的海马体激活不能一致地预测随后的记忆成绩, 而14岁儿童和年轻成人表现出相同的模式, 海马和后部海马旁回选择性地支持情景记忆。这些结果表明, 在儿童期, 内侧颞叶功能组织上的变化使得海马和后部海马旁回更加具有功能特异性, 这些变化可能是儿童期情景记忆改善的部分原因。

除了海马, 顶叶区域可能对儿童的记忆发展也具有重要作用。对6~8岁儿童的研究发现, 检索阶段顶叶

的激活程度和情景记忆表现呈正相关^[47]。一项ERP (event-related potential)研究发现, 不同于成年人群中新旧效应主要包括早期的前额中成分和晚期的顶区成分^[78], 儿童群体只有顶区的新旧效应, 且儿童比成年人有更长的潜伏期^[79]。这些结果表明, 在额叶尚未发展成熟时, 顶叶可能更多地参与形成和维持对记住的项目以及任务相关背景成分表征^[80]。

Shing等人^[81]提出情景记忆发展的两成分模型以解释情景记忆的发展机制。按照这个模型, 情景记忆的两个成分即联结成分和策略成分以不同的速率发展。联结成分调节捆绑过程, 参与连贯的记忆表征的建立; 而策略成分反映了审慎的控制过程的运作。并且, 联结成分发展得早, 反映了海马和相关内侧颞叶结构的发展; 策略成分发展得晚, 它的增强反映了前额叶的发展。与该模型的预测一致, 脑成像的证据表明, 海马体积在出生后的第一年就长大了两倍, 并在第二年继续增长, 这为婴幼儿时期情景记忆的出现和发展提供了大脑基础^[82,83]。前额叶的皮质厚度在青春期也在增长, 而且横断数据显示, 这些变化与情景性记忆的发展有关^[84]。另外, 额叶和颞叶的功能联结随年龄增长而增加可能也中介了儿童期情景记忆的改善, 研究者在8~12岁儿童群体中发现, 编码阶段的额颞功能联结能有效地预测他们的情景记忆表现^[85]。

对成年和老年群体的研究为理解记忆老化提供了基础。一项fMRI研究考察了192名20~79岁成年被试在情景记忆编码阶段的神经活动和年龄的关系^[86]。结果发现, 在记住与遗忘项目的对比中, 双侧枕颞顶区的神经活动随年龄增长而下降, 但海马区的神经活动和年龄无关。最近的一项纵向研究考察了中年和老年群体功能联结稳定性和情景记忆衰退的关系, 研究者采集了75名中年和老年被试在2~3年之间的结构和静息态功能像, 用以评估功能联结的长时间稳定性。结果显示, 情景记忆表现随年龄增长而降低; 同时发现, 皮层下结构和默认网络的个体纵向稳定性与对情景记忆表现的横向和纵向测量的个体差异有关, 说明这些网络在维护中老年人记忆中发挥了重要作用^[87]。

与情景记忆神经机制不同的是, 语义记忆涉及到不同类型的语义知识, 其在大脑中分布式存储。语义记忆的提取涉及到对事实信息和一般知识的有意识回忆, 每种类型的语义信息将激活不同的大脑区域。例如, 颜色和形状知识的检索与左侧或双侧腹侧颞叶皮

层的激活有关, 运动知识与左外侧颞叶皮层的激活有关, 尺寸大小知识与顶叶皮层的激活有关, 非知觉(言语)概念知识与前颞叶皮层的激活有关, 而操作类知识与前运动皮层的激活有关。也就是说, 语义记忆检索和加工涉及的脑区与任务特征高度相关^[55]。

除了与各种任务特征相对应的高度特异性的脑区之外, 一些学者认为, 还存在一个“语义中心区”, 可能位于颞叶前部, 它与分布在其他脑区的特异性语义表征区相联系, 可以对概念的不同方面进行更高级的概括^[88]。另外, 为了让语义系统产生适合于任务和情景的表征和推论, 还需要一个语义控制系统, 一般认为是左侧额下回和后侧颞中回通过自上而下的方式控制腹侧前颞叶语义表征的激活来调节语义任务的执行^[89]。一项fMRI研究^[53]评估了健康的年轻人和老年人的自传体、语义和情景记忆检索的神经关联。呈现一个图片后, 要求被试回答有关图片内容的问题或者是和图片内容相关的常识性问题, 以此来操纵记忆检索时涉及的记忆类型, 结果发现, 记忆任务激活了额下回、颞中回、左侧颞上回等脑区。进一步的分析表明, 在语义记忆任务中, 激活的大脑模式不存在年龄差异。这与行为研究中发现语义记忆具有跨年龄的稳定性是一致的, 说明随着年龄增长, 语义记忆在健康老年群体中没有出现明显衰退。

综上所述, 外显记忆发展的神经基础的研究多集中在情景记忆, 探讨情景记忆相关的大脑区域及其随年龄变化的特征。由于语义记忆在整个生命周期中发生的时间较早, 而且具有跨年龄的稳定性, 因此涉及语义记忆发展的研究较少。当前的研究结论是否能推广到更广泛的年龄阶段, 还有待探讨。

2.2 内隐记忆的毕生发展和脑机制

(1) 内隐记忆的毕生发展。与统一的外显学习和外显记忆研究不同, 内隐学习和内隐记忆研究曾处于割裂状态, 近些年逐渐走向整合, 一些内隐记忆的研究包含了以前被称为内隐学习的内容。下面对内隐学习和内隐记忆的相关研究进行简单介绍, 但近期的一些研究实际上并没有严格区分二者。

内隐学习一般被定义为个体在无意识状态下对环境信息(如环境中的模式、规律、顺序信息和统计学信息)的敏感性^[90,91], 主要采用人工语法任务、序列反应时任务和统计学习任务等加以研究。在个体出生后

的第一年, 内隐学习就已出现并成为婴幼儿时期个体主要的学习方式^[92-95]. 研究发现, 8个月大的婴儿通过单纯地接触人工语言就可以很快地学会不同音节之间的转换, 表现出对语言音节信息的敏感性^[94]. 9个月大的婴儿在接触多元素视觉场景时, 会对元素之间共同发生的条件概率关系表现出敏感性^[96]. 6个月和12个月大的婴儿已经学会了根据先前的听觉刺激预测视觉刺激^[97,98]. 甚至有研究显示, 在跨通道的学习中, 婴儿表现出比成人更大的优势^[99]. 总之, 婴幼儿具有很强的内隐学习能力, 并且这种能力可能随着他们的年龄增长而更加完善.

有研究者^[100]考察了4~85岁个体的内隐概率序列学习. 结果发现, 4~12岁年龄组表现出最强的学习效果. 在12岁左右, 内隐学习的成绩显著下降, 在老年阶段内隐学习的成绩更低. 研究者认为, 在12岁之前, 个体的学习方式主要是内隐学习. 之后, 内隐学习开始退居二线, 随着年龄的进一步增长, 个体的学习方式主要依靠外显学习, 并且可以很好地协调内隐学习和外显学习之间的关系^[101]. 进入老年, 个体的内隐学习能力一般不会削弱^[102], 但是有些形式的内隐学习可能随着年龄的增长而有所下降^[103]. 另外, 老年人内隐学习的能力会受到任务难度、外显学习和工作记忆等其他认知能力的影响^[104].

内隐记忆通常是指个体在不需要有意识回忆过去经历过的信息的测验中, 相比新信息, 对经历过的信息做出反应的速度更快, 正确率更高, 常以启动效应表示^[105-107]. 研究显示, 在出生后的前9个月里, 年龄较大的婴儿在内隐记忆上的表现比年龄较小的婴儿更好; 但在9个月之后的生命发展过程中, 内隐记忆表现相对稳定^[108-112]. 追踪研究发现, 出生9个月后的内隐记忆成绩可以预测3岁左右的内隐记忆表现^[111]. 不过, 也有研究得到了不一致的结果. 例如, Vakil等人^[113]比较了儿童中期(6.5~8.5岁)、青少年中期(13~14.5岁)和成年早期(20.5~24岁)三个年龄组被试的内隐记忆和外显记忆, 发现儿童中期组个体的内隐记忆表现不如其他两个年龄组, 可能意味着内隐记忆在儿童期内仍在继续发展.

内隐记忆可能并非单一成分^[114,115], 对儿童期到成年期内隐记忆的发展研究显示, 知觉内隐记忆大多没有表现出明显的年龄差异^[60,116-118], 但儿童和成人的概念内隐记忆存在差异^[119,120]. 也就是说, 儿童期内隐

记忆的发展可能存在知觉和概念之间的分离. 不过, 也有研究显示知觉和概念内隐记忆有类似的发展轨迹^[113]. 另外, 多数研究认为, 成人外显记忆随年龄增长有所下降^[121,122], 65岁后下降更加明显, 但内隐记忆却在老化过程中保持完好^[123-128]. 然而, 最近有部分证据显示, 发现内隐记忆不受老化影响的研究主要采用的是识别式启动, 而老年人相比年轻人在产生式启动上的成绩明显降低^[129-132]. 可见, 内隐记忆的老化可能在识别式和产生式启动之间存在分离.

(2) 内隐记忆发展的脑机制及其与外显记忆脑机制的关系. 一些研究表明, 在年轻成人中, 内隐序列学习涉及两个相互作用的神经系统: 一个是主要基于纹状体(包括尾状核)的网络, 另一个是基于内侧颞叶(包括海马)的网络^[133,134]. 内侧颞叶系统的特点是联结习得相对更快, 在训练早期占优势; 而纹状体系统的学习更慢, 它逐渐建立事件间的联结, 并且随着训练的进行变得更加重要^[103,135]. 有研究者指出, 成年期以后, 纹状体在结构和功能上会随着年龄增长而衰退^[136,137], 这就会造成基于纹状体的学习系统的功能减弱, 使得某些形式的内隐学习随年龄增长而下降^[103,138,139].

内隐记忆主要与纹状体、小脑和杏仁核有关, 一些任务中也发现感觉区和运动区的额外激活^[140]. 这些脑区在系统发育上被称为旧皮质. 在人类个体发育期间, 这些脑区也是首先成熟, 并在出生后前几个月就得到充分发展^[141]. 也就是说, 与内隐记忆相关的脑系统在生命早期就得到充分发展, 而支持外显记忆的脑系统是不断发展的^[17,142], 这在一定程度上支持了这样的观点: 外显记忆随年龄变化, 但是内隐记忆却相对稳定.

一些研究直接比较了外显记忆与内隐记忆的脑机制^[143-150], 强烈支持了内隐记忆与外显记忆在检索阶段脑机制的分离, 但是对于编码阶段二者的关系得到了不一致的结果. 在对一系列fMRI研究进行元分析的最新文献^[144]中, 作者Kim指出, 外显与内隐学习涉及很多共同的脑区, 而外显与内隐记忆的检索则涉及很多不同的脑区, 因此, Kim提出了一个外显与内隐记忆共同编码、分别检索的神经认知模型(Explicit/Implicit Memory Encoding and Retrieval, EIMER).

按照EIMER模型, 记忆编码涉及三个连续的阶段: 首先是知觉加工阶段, 主要任务是分析刺激形式, 在感知觉区域(如梭状回)完成; 然后是语义加工阶段, 主要

任务是分析刺激的意义, 在联合区(如前额叶皮层)完成; 最后是关系加工阶段, 分析经验的不同成分之间的关系, 在海马结构和周边皮层完成。并且由于成功的编码非常依赖于选择性注意, 编码活动也涉及DAN。不过, EIMER模型虽然假定内隐和外显编码加工涉及同样的脑区, 但也承认在相同的解剖区域内可能存在小范围的区域特异性。

对于检索阶段, EIMER模型提出, 外显记忆检索与默认网络(default mode network, DMN)存在内在联系, 可能反映了对内部表征的注意; 而内隐记忆的检索过程主要涉及DAN/感知觉区域, 可能反映了对外部刺激加工的注意。按照EIMER模型, 同样的脑区既支持了内隐记忆的编码, 也支持了内隐记忆的检索活动。

鉴于元分析研究所存在的局限性以及人们对外显和内隐记忆研究范式的质疑, 内隐记忆和外显记忆脑机制的关系是否如EIMER所阐释的那样, 还需更多研究的证实。

3 未来发展方向的预测和展望

根据对已有研究成果的梳理和总结, 本文对记忆发展神经科学领域存在的问题和未来的发展方向做出如下分析和预测。

(1) 已有研究虽然在行为层面上大致描绘出了记忆毕生发展的轨迹, 但对学习记忆脑机制的认识还比较有限, 探讨记忆毕生发展的深层机制的研究还很少。在行为研究的基础上, 未来进一步开展脑机制的研究将能更好地回答记忆发展领域的很多重要问题。比如, 在情景记忆和语义记忆方面, 与年龄有关的记忆减退的根本原因是什么? 是不适当的编码、不成功的巩固还是检索失败造成的? 未来研究需要细致地考察情景记忆和语义记忆编码、巩固和检索的发展模式和神经机制。在内隐学习和内隐记忆领域, 无意识的知识如何在大脑中表征、存储和检索? 在何种情况下人们会更多或更好地利用无意识知识? 不同类型的内隐记忆在个体生命发展的不同阶段是否有不同的表现和神经基础? 这些问题都有待未来通过对学习记忆毕生发展规律及其脑机制的研究来回答。

(2) 已有研究大多是在实验室情境中针对单一感觉通道信息或独立事件的学习记忆而展开, 未来需要加强对复杂学习记忆的发展规律和脑机制的研究。在

自然的学习记忆活动中, 个体所接受的信息是丰富多彩、相互关联的, 并且通常来自多个感觉通道, 但由于研究范式和技术手段的限制, 大部分已有研究主要针对单一感觉通道信息或独立事件的学习记忆而展开, 虽然这些研究为洞察学习记忆基本机制提供了重要的基础, 但尚无法揭示人类复杂学习记忆的神经表征方式及机制。因此, 未来研究者们需要创造出具有更高生态效度的研究范式, 发展出更复杂的数据分析技术, 采用丰富的学习记忆材料, 探讨个体对复杂信息的编码、巩固和检索的神经机制和发展规律。

(3) 在已有的对成人被试的学习记忆研究中, 情绪材料所引起的记忆增强效应以及情绪背景对学习记忆的影响已经得到了广泛的关注^[151-153], 但是, 对儿童青少年记忆发展规律的研究中, 还较少考虑情绪的影响。另外, 个体的学习记忆总会发生在某种环境中, 各种环境变量对学习记忆会产生一定的影响^[154,155], 但目前相关研究还比较少。未来探讨环境变量的作用, 特别是考察学习环境中的一些社会因素, 如竞争或合作的学习氛围、奖励与惩罚等如何影响儿童学习记忆的脑机制, 对提升学校教育具有重要意义。

(4) 未来将开展更多训练和干预研究。对学习记忆基本规律和机制进行研究的重要目的之一, 就是寻找提升人类学习效率的新技术和新方法。学习记忆技能训练和特殊群体干预研究已经吸引并还将继续吸引许多研究者的关注。例如, 在工作记忆领域, 虽然近年来很多研究者在工作记忆训练方面做了大量的研究工作^[39,156-158], 也有研究对工作记忆训练的神经机制进行了探讨^[36,159], 但是对于工作记忆训练的效果仍然存在很多争议。为什么一段时间后训练的效果会消失, 这种训练效果消失的根本机制是什么? 目前的研究还不足以解决这些问题, 未来在工作记忆训练效果、保持和迁移效果及相应的神经机制上将会产生更多的研究。另外, 针对特殊群体(如神经发展障碍儿童、记忆严重衰退的老年人)的学习记忆干预研究也是一个热点。当前无创脑刺激技术、脑机接口技术等已日益成熟, 未来研究可以通过技能训练和神经干预方法, 尝试对学习障碍、记忆衰退等进行有效的干预。

4 促进国内记忆发展研究的建议

学习记忆能力是人类的基本能力之一。理解人类

学习记忆的发展变化规律及其脑机制,既可以促进不同年龄个体的发展和适应,也能为人工智能的研究提供坚实的基础.在国际竞争日趋激烈的今天,为促进国内记忆发展神经科学研究的开展,本文提出以下建议.

(1) 继续深入研究学习记忆的神经机制,积极关注和解决领域内关键问题.虽然近年来我国研究者在学习与记忆领域取得了一定的研究成果,但是,和国外相比依然存在较大的差距.国内研究人员数量较少,研究所涉及的领域相对比较局限,在一些重要领域内成果不多,比如,学习记忆的计算神经网络模型研究,相关疾病和脑损伤导致的学习记忆障碍研究等,还较为缺乏.未来研究应充分利用分子生物学、电生理、脑成像、光遗传成像等技术,从不同水平阐释人类学习记忆的神经基础.

(2) 加强对儿童和老年人学习记忆脑机制的研究.目前,国内针对不同年龄阶段人群的学习记忆机制研究是不均衡的,相比成人期的研究成果,其他各年龄段的研究要少得多.因此,未来必须加强对儿童和老年人的研究,揭示不同年龄阶段与学习记忆相关的脑网络特征及其发展模式,以及遗传和环境的交互作用.

(3) 重视纵向研究.现有学习记忆的发展研究以横断比较为主,缺乏对于学习记忆毕生发展状态的纵向追踪研究.虽然横断研究可以非常有效地考察不同年

龄个体间学习记忆能力的差异,但是它无法使人们看到个体内部学习记忆能力及其脑机制的发展变化.因此,纵向研究在探索人类学习记忆的毕生发展上具有特殊的价值.20世纪80年代中期以后,国际上一系列纵向研究加深了人们对记忆发展的理解,例如,慕尼黑个人能力起源的纵向研究(LOGIC)持续了十年以上,考察了记忆及相关认知能力的发展特征.但是在我国,关注学习记忆能力和机制的纵向研究较为缺乏,应得到加强.

(4) 在积累大量行为与脑机制研究成果的基础上,建立更全面的脑-行为模型.在工作记忆领域, Moser等人^[160]开展了这方面的工作.他们主要选取了数据库中相关数据集,通过相关分析探讨工作记忆脑网络激活与相关任务非成像测量之间的关系.结果发现,更好的一般认知能力、言语能力、注意和认知灵活性与工作记忆功能网络激活的增强具有一定的正相关关系.未来可以针对不同记忆子系统,从毕生发展的角度去构建脑-行为模型,进一步明晰脑发育的年龄特征和个体差异与学习记忆的关系.

(5) 加强应用研究,将学习记忆发展规律和脑机制的研究成果应用于解决实际问题,为我国基础教育提升和经济发展服务.例如,开发学习记忆能力训练程序,发展对学习困难人群的诊断、干预和治疗方法,助力人工智能的发展等.应用研究的广泛开展也将反过来加强政府和公众对基础研究的投入和重视.

致谢 首都师范大学郭春彦教授对于本文的完成给予了宝贵的支持和帮助;本文在成稿前就学习记忆相关问题访谈了北京师范大学的薛贵和朱韶教授、浙江大学的沈模卫和陈辉研究员、华东师范大学的郭秀艳教授、福建师范大学的连榕教授,他/她们对学习记忆领域未来发展方向的预测和展望以及国内发展路线图的阐述做出了重要贡献,在此表示真诚的感谢!

参考文献

- 1 Baars B J, Gage N M. *Cognition, Brain, and Consciousness*. Amsterdam: Elsevier Academic Press, 2007
- 2 Eichenbaum H. Hippocampus: cognitive processes and neural representations that underlie declarative memory. *Neuron*, 2004, 44: 109–120
- 3 Squire L R, Stark C E L, Clark R E. The medial temporal lobe. *Annu Rev Neurosci*, 2004, 27: 279–306
- 4 Oakes L M, Luck S J. Short-term memory in infancy. In: Bauer P J, Fivush R, eds. *The Wiley Handbook on the Development of Children's Memory*. Chichester: John Wiley & Sons, Ltd, 2014. 157–180
- 5 Oakes L M, Ross-Sheehy S, Luck S J. The development of visual short-term memory in infancy. In: Oakes L M, Bauer P J, eds. *Short- and Long-term Memory in Infancy and Childhood: Taking the First Steps Toward Remembering*. New York: Oxford University Press, 2007. 75–102
- 6 Hamilton C, Coates R, Heffernan T. What develops in visuo-spatial working memory development? *Eur J Cogn Psychol*, 2003, 15: 43–69

- 7 Zald D H, Iacono W G. The development of spatial working memory abilities. [Dev Neuropsychol](#), 1998, 14: 563–578
- 8 Alloway T P, Alloway R G. Working memory across the lifespan: A cross-sectional approach. [J Cogn Psychol](#), 2013, 25: 84–93
- 9 Meissner S N, Keitel A, Südmeyer M, et al. Implicit motor sequence learning and working memory performance changes across the adult life span. [Front Aging Neurosci](#), 2016, 8: 89
- 10 Geerligs L, Saliassi E, Renken R J, et al. Flexible connectivity in the aging brain revealed by task modulations. [Hum Brain Mapp](#), 2014, 35: 3788–3804
- 11 Lugtmeijer S, de Haan E H F, Kessels R P C. A comparison of visual working memory and episodic memory performance in younger and older adults. [Aging Neuropsychol Cogn](#), 2019, 26: 387–406
- 12 Mattay V S, Fera F, Tessitore A, et al. Neurophysiological correlates of age-related changes in working memory capacity. [Neurosci Lett](#), 2006, 392: 32–37
- 13 Peterson D J, Naveh-Benjamin M. The role of aging in intra-item and item-context binding processes in visual working memory. [J Exp Psychol Learn Mem Cogn](#), 2016, 42: 1713–1730
- 14 Camos V, Barrouillet P. Developmental change in working memory strategies: From passive maintenance to active refreshing. [Dev Psychol](#), 2011, 47: 898–904
- 15 Cowan N. Short-term and working memory in childhood. In: Bauer P J, Fivush R, eds. *The Wiley Handbook on the Development of Children's Memory*. Chichester: John Wiley & Sons, Ltd, 2014. 202–229
- 16 Pickering S J. The development of visuo-spatial working memory. [Memory](#), 2001, 9: 423–432
- 17 Schneider W, Ornstein P A. Determinants of memory development in childhood and adolescence. [Int J Psychol](#), 2019, 54: 307–315
- 18 Lee Y, Lu M, Ko H. Effects of skill training on working memory capacity. [Learn Instruct](#), 2007, 17: 336–344
- 19 Morrison A B, Chein J M. Does working memory training work? The promise and challenges of enhancing cognition by training working memory. [Psychon Bull Rev](#), 2011, 18: 46–60
- 20 Zatorre R J, Fields R D, Johansen-Berg H. Plasticity in gray and white: Neuroimaging changes in brain structure during learning. [Nat Neurosci](#), 2012, 15: 528–536
- 21 Ang S Y, Lee K, Cheam F, et al. Updating and working memory training: Immediate improvement, long-term maintenance, and generalisability to non-trained tasks. [J Appl Res Mem Cogn](#), 2015, 4: 121–128
- 22 Takeuchi H, Taki Y, Sassa Y, et al. Working memory training using mental calculation impacts regional gray matter of the frontal and parietal regions. [PLoS ONE](#), 2011, 6: e23175
- 23 Sala G, Tatlidil K S, Gobet F. Video game training does not enhance cognitive ability: A comprehensive meta-analytic investigation. [Psychol Bull](#), 2018, 144: 111–139
- 24 Redick T S, Shipstead Z, Wiemers E A, et al. What's working in working memory training? An educational perspective. [Educ Psychol Rev](#), 2015, 27: 617–633
- 25 Gruber O. The neural implementation of working memory. In: Kraft E, Gulyás B, Pöppel E, eds. *Neural Correlates of Thinking. On Thinking*. Heidelberg: Springer, 2009. 109–122
- 26 Smith E E, Jonides J, Marshuetz C, et al. Components of verbal working memory: Evidence from neuroimaging. [Proc Natl Acad Sci USA](#), 1998, 95: 876–882
- 27 Todd J J, Marois R. Capacity limit of visual short-term memory in human posterior parietal cortex. [Nature](#), 2004, 428: 751–754
- 28 Vogel E K, Machizawa M G. Neural activity predicts individual differences in visual working memory capacity. [Nature](#), 2004, 428: 748–751
- 29 Xu Y, Chun M M. Dissociable neural mechanisms supporting visual short-term memory for objects. [Nature](#), 2006, 440: 91–95
- 30 Owen A M, McMillan K M, Laird A R, et al. N-back working memory paradigm: A meta-analysis of normative functional neuroimaging studies. [Hum Brain Mapp](#), 2005, 25: 46–59
- 31 Kim H. Neural activity during working memory encoding, maintenance, and retrieval: A network-based model and meta-analysis. [Hum Brain Mapp](#), 2019, 40: 4912–4933
- 32 Klingberg T. Development of a superior frontal-intraparietal network for visuo-spatial working memory. [Neuropsychologia](#), 2006, 44: 2171–2177
- 33 May A, Hajak G, Gänssbauer S, et al. Structural brain alterations following 5 days of intervention: Dynamic aspects of neuroplasticity. [Cereb Cortex](#), 2007, 17: 205–210

- 34 Colom R, Jung R E, Haier R J. General intelligence and memory span: Evidence for a common neuroanatomic framework. *Cogn Neuropsychol*, 2007, 24: 867–878
- 35 Olesen P J, Westerberg H, Klingberg T. Increased prefrontal and parietal activity after training of working memory. *Nat Neurosci*, 2004, 7: 75–79
- 36 Thompson T W, Waskom M L, Gabrieli J D E. Intensive working memory training produces functional changes in large-scale frontoparietal networks. *J Cogn Neurosci*, 2016, 28: 575–588
- 37 Vermeij A, Kessels R P C, Heskamp L, et al. Prefrontal activation may predict working-memory training gain in normal aging and mild cognitive impairment. *Brain Imag Behav*, 2017, 11: 141–154
- 38 Melby-Lervåg M, Hulme C. Is working memory training effective? A meta-analytic review. *Dev Psychol*, 2013, 49: 270–291
- 39 Soveri A, Antfolk J, Karlsson L, et al. Working memory training revisited: A multi-level meta-analysis of n-back training studies. *Psychon Bull Rev*, 2017, 24: 1077–1096
- 40 Schacter D L, Madore K P. Remembering the past and imagining the future: Identifying and enhancing the contribution of episodic memory. *Mem Studies*, 2016, 9: 245–255
- 41 Tulving E. Episodic memory: from mind to brain. *Annu Rev Psychol*, 2002, 53: 1–25
- 42 Bauer P J, Lukowski A F. The memory is in the details: Relations between memory for the specific features of events and long-term recall during infancy. *J Exp Child Psychol*, 2010, 107: 1–14
- 43 Lukowski A F, Bauer P J. Long-term memory in infancy and early childhood. In: Bauer P J, Fivush R, eds. *The Wiley Handbook on the Development of Children's Memory*. Chichester: John Wiley & Sons, Ltd, 2014
- 44 Scarf D, Gross J, Colombo M, et al. To have and to hold: Episodic memory in 3- and 4-year-old children. *Dev Psychobiol*, 2013, 55: 125–132
- 45 Burns P, Russell J, Russell C. Children's binding of what-where-when-who in episodic memory: identifying oneself in the past. *J Cogn Dev*, 2016, 17: 300–319
- 46 Busby J, Suddendorf T. Recalling yesterday and predicting tomorrow. *Cogn Dev*, 2005, 20: 362–372
- 47 Diaz A, Blankenship T L, Bell M A. Episodic memory in middle childhood: Age, brain electrical activity, and self-reported attention. *Cogn Dev*, 2018, 47: 63–70
- 48 Ghetti S, Bunge S A. Neural changes underlying the development of episodic memory during middle childhood. *Dev Cogn Neurosci*, 2012, 2: 381–395
- 49 Rajan V, Cuevas K, Bell M A. The contribution of executive function to source memory development in early childhood. *J Cogn Dev*, 2014, 15: 304–324
- 50 Dikmen S S, Bauer P J, Weintraub S, et al. Measuring episodic memory across the lifespan: NIH toolbox picture sequence memory test. *J Int Neuropsychol Soc*, 2014, 20: 611–619
- 51 Hülür G, Hertzog C, Pearman A M, et al. Correlates and moderators of change in subjective memory and memory performance: Findings from the health and retirement study. *Gerontology*, 2015, 61: 232–240
- 52 Rönnlund M, Nyberg L, Bäckman L, et al. Stability, growth, and decline in adult life span development of declarative memory: Cross-sectional and longitudinal data from a population-based study. *Psychol Aging*, 2005, 20: 3–18
- 53 St-Laurent M, Abdi H, Burianová H, et al. Influence of aging on the neural correlates of autobiographical, episodic, and semantic memory retrieval. *J Cogn Neurosci*, 2011, 23: 4150–4163
- 54 Josefsson M, de Luna X, Pudas S, et al. Genetic and lifestyle predictors of 15-year longitudinal change in episodic memory. *J Am Geriatr Soc*, 2012, 60: 2308–2312
- 55 Rich J B. Semantic memory. In: Kreutzer J, DeLuca J, Caplan B, eds. *Encyclopedia of Clinical Neuropsychology*. Heidelberg: Springer, 2017
- 56 Wang W, Tan A H, Teow L N. Semantic memory modeling and memory interaction in learning agents. *IEEE Transact Syst Man Cybernet Syst*, 2017, 47: 2882–2895
- 57 Favaretto V, Coni A G, Magani F, et al. Semantic memory organization in children and young adults. *Procedia Soc Behav Sci*, 2014, 140: 92–97
- 58 Collie R, Hayne H. Deferred imitation by 6- and 9-month-old infants: More evidence for declarative memory. *Dev Psychobiol*, 1999, 35: 83–90
- 59 Meltzoff A N. Infant imitation and memory: nine-month-olds in immediate and deferred tests. *Child Dev*, 1988, 59: 217–225
- 60 Billingsley R L, Lou Smith M, Pat McAndrews M. Developmental patterns in priming and familiarity in explicit recollection. *J Exp Child Psychol*, 2002, 82: 251–277

- 61 Gheiti S, Angelini L. The development of recollection and familiarity in childhood and adolescence: evidence from the dual-process signal detection model. *Child Dev*, 2008, 79: 339–358
- 62 Grady C. The cognitive neuroscience of ageing. *Nat Rev Neurosci*, 2012, 13: 491–505
- 63 Spaan P E J, Mobini S. Episodic and semantic memory functioning in very old age: Explanations from executive functioning and processing speed theories. *Cogent Psychol*, 2015, 2: 1109782
- 64 Barker G R I, Banks P J, Scott H, et al. Separate elements of episodic memory subserved by distinct hippocampal-prefrontal connections. *Nat Neurosci*, 2017, 20: 242–250
- 65 Moscovitch M, Cabeza R, Winocur G, et al. Episodic memory and beyond: The hippocampus and neocortex in transformation. *Annu Rev Psychol*, 2016, 67: 105–134
- 66 Eichenbaum H. Prefrontal-hippocampal interactions in episodic memory. *Nat Rev Neurosci*, 2017, 18: 547–558
- 67 Xue G, Dong Q, Chen C, et al. Greater neural pattern similarity across repetitions is associated with better memory. *Science*, 2010, 330: 97–101
- 68 Lu Y, Wang C, Chen C, et al. Spatiotemporal neural pattern similarity supports episodic memory. *Curr Biol*, 2015, 25: 780–785
- 69 Rugg M D, Johnson J D, Uncapher M R. Encoding and retrieval in episodic memory: Insights from fMRI. In: Addis D R, Barense M, Duarte A, eds. *The Wiley Handbook on the Cognitive Neuroscience of Memory*. Chichester: John Wiley & Sons, Ltd, 2015. 84–107
- 70 Sestieri C, Shulman G L, Corbetta M. The contribution of the human posterior parietal cortex to episodic memory. *Nat Rev Neurosci*, 2017, 18: 183–192
- 71 Rugg M D, Johnson J D, Park H, et al. Encoding-retrieval overlap in human episodic memory: A functional neuroimaging perspective. In: Sossin W S, Lacaille J C, Castellucci V F, et al., eds. *Progress in Brain Research*. Amsterdam: Elsevier, 2008. 339–352
- 72 Danker J F, Anderson J R. The ghosts of brain states past: remembering reactivates the brain regions engaged during encoding. *Psychol Bull*, 2010, 136: 87–102
- 73 Lepage M, Habib R, Tulving E. Hippocampal PET activations of memory encoding and retrieval: The HIPER model. *Hippocampus*, 1998, 8: 313–322
- 74 Meng Y F. The asymmetric relationship between encoding and retrieval (in Chinese). *Adv Psychol Sci*, 2010, 18: 1926–1933 [孟迎芳. 记忆编码与提取的非对称关系. *心理科学进展*, 2010, 18: 1926–1933]
- 75 Hrybouski S, MacGillivray M, Huang Y, et al. Involvement of hippocampal subfields and anterior-posterior subregions in encoding and retrieval of item, spatial, and associative memories: Longitudinal versus transverse axis. *NeuroImage*, 2019, 191: 568–586
- 76 de Haan M, Mishkin M, Baldeweg T, et al. Human memory development and its dysfunction after early hippocampal injury. *Trends Neurosci*, 2006, 29: 374–381
- 77 Rugg M D, Schloerscheidt A M, Mark R E. An electrophysiological comparison of two indices of recollection. *J Mem Lang*, 1998, 39: 47–69
- 78 Gheiti S, DeMaster D M, Yonelinas A P, et al. Developmental differences in medial temporal lobe function during memory encoding. *J Neurosci*, 2010, 30: 9548–9556
- 79 Mecklinger A, Brunnemann N, Kipp K. Two processes for recognition memory in children of early school age: An event-related potential study. *J Cogn Neurosci*, 2011, 23: 435–446
- 80 Johansson M, Mecklinger A. The late posterior negativity in ERP studies of episodic memory: Action monitoring and retrieval of attribute conjunctions. *Biol Psychol*, 2003, 64: 91–117
- 81 Shing Y L, Werkle-Bergner M, Brehmer Y, et al. Episodic memory across the lifespan: The contributions of associative and strategic components. *Neurosci Biobehav Rev*, 2010, 34: 1080–1091
- 82 Bauer P J. Recall in infancy: a neurodevelopmental account. *Curr Dir Psychol Sci*, 2007, 16: 142–146
- 83 Gilmore J H, Shi F, Woolson S L, et al. Longitudinal development of cortical and subcortical gray matter from birth to 2 years. *Cereb Cortex*, 2012, 22: 2478–2485
- 84 Sowell E R, Delis D, Stiles J, et al. Improved memory functioning and frontal lobe maturation between childhood and adolescence: a structural MRI study. *J Int Neuropsychol Soc*, 2001, 7: 312–322
- 85 Blankenship T L, Bell M A. Frontotemporal coherence and executive functions contribute to episodic memory during middle childhood. *Dev Neuropsychol*, 2015, 40: 430–444
- 86 Park H, Kennedy K M, Rodrigue K M, et al. An fMRI study of episodic encoding across the lifespan: changes in subsequent memory effects are evident by middle-age. *Neuropsychologia*, 2013, 51: 448–456

- 87 Ousdal O T, Kaufmann T, Kolskår K, et al. Longitudinal stability of the brain functional connectome is associated with episodic memory performance in aging. *Hum Brain Mapp*, 2020, 41: 697–709
- 88 Patterson K, Nestor P J, Rogers T T. Where do you know what you know? The representation of semantic knowledge in the human brain. *Nat Rev Neurosci*, 2007, 8: 976–987
- 89 Ralph M A L, Jefferies E, Patterson K, et al. The neural and computational bases of semantic cognition. *Nat Rev Neurosci*, 2017, 18: 42–55
- 90 Cleeremans A, Destrebecqz A, Boyer M. Implicit learning: News from the front. *Trends Cogn Sci*, 1998, 2: 406–416
- 91 Perruchet P, Pacton S. Implicit learning and statistical learning: One phenomenon, two approaches. *Trends Cogn Sci*, 2006, 10: 233–238
- 92 Aslin R N. Infant learning: Historical, conceptual, and methodological challenges. *Infancy*, 2014, 19: 2–27
- 93 Isenman L. Understanding Intuition. New York: Academic Press, 2018
- 94 Saffran J R, Aslin R N, Newport E L. Statistical learning by 8-month-old infants. *Science*, 1996, 274: 1926–1928
- 95 Saffran J R, Johnson E K, Aslin R N, et al. Statistical learning of tone sequences by human infants and adults. *Cognition*, 1999, 70: 27–52
- 96 Fiser J, Aslin R N. Statistical learning of new visual feature combinations by infants. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2002, 99: 15822–15826
- 97 Emberson L L, Richards J E, Aslin R N. Top-down modulation in the infant brain: Learning-induced expectations rapidly affect the sensory cortex at 6 months. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2015, 112: 9585–9590
- 98 Kouider S, Long B, Le Stanc L, et al. Neural dynamics of prediction and surprise in infants. *Nat Commun*, 2015, 6: 8537
- 99 Rohlf S, Habets B, von Frieling M, et al. Infants are superior in implicit crossmodal learning and use other learning mechanisms than adults. *eLife*, 2017, 6: e28166
- 100 Janacsek K, Fiser J, Nemeth D. The best time to acquire new skills: Age-related differences in implicit sequence learning across the human lifespan. *Dev Sci*, 2012, 15: 496–505
- 101 Nemeth D, Janacsek K, Fiser J. Age-dependent and coordinated shift in performance between implicit and explicit skill learning. *Front Comput Neurosci*, 2013, 7
- 102 Caljouw S R, Veldkamp R, Lamoth C J C. Implicit and explicit learning of a sequential postural weight-shifting task in young and older adults. *Front Psychol*, 2016, 7: 733
- 103 Howard J H, Howard D V. Aging mind and brain: is implicit learning spared in healthy aging? *Front Psychol*, 2013, 4
- 104 Rieckmann A, Bäckman L. Implicit learning in aging: Extant patterns and new directions. *Neuropsychol Rev*, 2009, 19: 490–503
- 105 Tulving E, Schacter D L. Priming and human memory systems. *Science*, 1990, 247: 301–306
- 106 Meng Y F. ERP dissociation and connection between implicit and explicit memory at encoding (in Chinese). *Acta Psychol Sin*, 2012, 44: 30–39 [孟迎芳. 内隐与外显记忆编码阶段脑机制的重叠与分离. *心理学报*, 2012, 44: 30–39]
- 107 Meng Y F, Guo C Y. The asymmetric relationship between encoding and retrieval in implicit and explicit memory (in Chinese). *Acta Psychol Sin*, 2009, 41: 694–705 [孟迎芳, 郭春彦. 内隐与外显记忆的编码与提取非对称性关系. *心理学报*, 2009, 41: 694–705]
- 108 Gerhardstein P, Adler S A, Rovee-Collier C. A dissociation in infants' memory for stimulus size: Evidence for the early development of multiple memory systems. *Dev Psychobiol*, 2015, 36: 123–135
- 109 Reznick J S, Chawarska K, Betts S. The development of visual expectations in the first year. *Child Dev*, 2000, 71: 1191–1204
- 110 Rovee-Collier C. Dissociations in infant memory: Rethinking the development of implicit and explicit memory. *Psychol Rev*, 1997, 104: 467–498
- 111 Vöhringer I A, Kolling T, Graf F, et al. The development of implicit memory from infancy to childhood: On average performance levels and interindividual differences. *Child Dev*, 2018, 89: 370–382
- 112 Zhou R L, Jin H, Zhang F D. The development and difference of implicit and explicit memory (in Chinese). *Psychol Dev Educ*, 2000, 16: 51–54 +62 [周仁来, 靳宏, 张凡迪. 内隐和外显记忆的发展及其差异. *心理发展与教育*, 2000, 16: 51–54+62]
- 113 Vakil E, Wasserman A, Tibon R. Development of perceptual and conceptual memory in explicit and implicit memory systems. *J Appl Dev Psychol*, 2018, 57: 16–23
- 114 Gabrieli J D E, Vaidya C J, Stone M, et al. Convergent behavioral and neuropsychological evidence for a distinction between identification and production forms of repetition priming. *J Exp Psychol Gen*, 1999, 128: 479–498
- 115 Spataro P, Sarauli D, Mulligan N W, et al. Not all identification tasks are born equal: Testing the involvement of production processes in perceptual identification and lexical decision. *Psychol Res*, 2017, 82: 685–699
- 116 Carroll M, Byrne B, Kirsner K. Autobiographical memory and perceptual learning: A developmental study using picture recognition, naming

- latency, and perceptual identification. *Mem Cogn*, 1985, 13: 273–279
- 117 Parkin A J, Streete S. Implicit and explicit memory in young children and adults. *Br J Psychol*, 1988, 79: 361–369
- 118 Toppino T C, Kasserman J E, Mracek W A. The effect of spacing repetitions on the recognition memory of young children and adults. *J Exp Child Psychol*, 1991, 51: 123–138
- 119 Nakamura E, Ohta K, Okita Y, et al. Increased inhibition and decreased facilitation effect during a lexical decision task in children. *Psychiatry Clin Neurosci*, 2006, 60: 232–239
- 120 Sauzéon H, Déjos M, Lestage P, et al. Developmental differences in explicit and implicit conceptual memory tests: A processing view account. *Child Neuropsychol*, 2012, 18: 23–49
- 121 Nilsson L G. Memory function in normal aging. *Acta Neurol Scand*, 2003, 107: 7–13
- 122 Guo X Y, Yang Z L, Zhou Y. Trade-off phenomenon on the contributions of consciousness and unconsciousness: on nonlinguistic recognition (in Chinese). *Acta Psychol Sin*, 2003, 35: 441–446 [郭秀艳, 杨治良, 周颖. 意识-无意识成分贡献的权衡现象——非文字再认条件下. 心理学报, 2003, 35: 441–446]
- 123 Davis H P, Trussell L H, Klebe K J. A ten-year longitudinal examination of repetition priming, incidental recall, free recall, and recognition in young and elderly. *Brain Cogn*, 2001, 46: 99–104
- 124 Dew I T Z, Giovanello K S. Differential age effects for implicit and explicit conceptual associative memory. *Psychol Aging*, 2010, 25: 911–921
- 125 Fleischman D A, Wilson R S, Gabrieli J D E, et al. A longitudinal study of implicit and explicit memory in old persons. *Psychol Aging*, 2004, 19: 617–625
- 126 Gordon L T, Soldan A, Thomas A K, et al. Effect of repetition lag on priming of unfamiliar visual objects in young and older adults. *Psychol Aging*, 2013, 28: 219–231
- 127 Spaan P E J, Raaijmakers J G W. Priming effects from young-old to very old age on a word-stem completion task: Minimizing explicit contamination. *Aging Neuropsychol Cogn*, 2011, 18: 86–107
- 128 Ward E V, Berry C J, Shanks D R. An effect of age on implicit memory that is not due to explicit contamination: Implications for single and multiple-systems theories. *Psychol Aging*, 2013, 28: 429–442
- 129 Geraci L, Hamilton M, Guillory J J. Age effects in implicit memory: The role of response competition induced by relative word frequency. *Exp Aging Res*, 2015, 41: 496–509
- 130 Soldan A, Hilton H J, Cooper L A, et al. Priming of familiar and unfamiliar visual objects over delays in young and older adults. *Psychol Aging*, 2009, 24: 93–104
- 131 Stuart G P, Patel J, Bhagrath N. Ageing affects conceptual but not perceptual memory processes. *Memory*, 2006, 14: 345–358
- 132 Ward E V, Maylor E A, Poirier M, et al. A benefit of context reinstatement to recognition memory in aging: The role of familiarity processes. *Aging Neuropsychol Cogn*, 2017, 24: 735–754
- 133 Henke K. A model for memory systems based on processing modes rather than consciousness. *Nat Rev Neurosci*, 2010, 11: 523–532
- 134 Dennis N A, Cabeza R. Age-related dedifferentiation of learning systems: An fMRI study of implicit and explicit learning. *Neurobiol Aging*, 2011, 32: 2318.e17
- 135 Poldrack R A, Packard M G. Competition among multiple memory systems: converging evidence from animal and human brain studies. *Neuropsychologia*, 2003, 41: 245–251
- 136 Raz N, Lindenberger U, Rodrigue K M, et al. Regional brain changes in aging healthy adults: General trends, individual differences and modifiers. *Cereb Cortex*, 2005, 15: 1676–1689
- 137 Bäckman L, Lindenberger U, Li S C, et al. Linking cognitive aging to alterations in dopamine neurotransmitter functioning: Recent data and future avenues. *Neurosci Biobehav Rev*, 2010, 34: 670–677
- 138 Bennett I J, Madden D J, Vaidya C J, et al. White matter integrity correlates of implicit sequence learning in healthy aging. *Neurobiol Aging*, 2011, 32: 2317.e1
- 139 Simon J R, Vaidya C J, Howard Jr. J H, et al. The effects of aging on the neural basis of implicit associative learning in a probabilistic triplets learning task. *J Cogn Neurosci*, 2012, 24: 451–463
- 140 Jabès A, Nelson C A. 20 years after “The ontogeny of human memory: A cognitive neuroscience perspective,” where are we? *Int J Behav Dev*, 2015, 39: 293–303
- 141 Nelson C A. The ontogeny of human memory: A cognitive neuroscience perspective. *Dev Psychol*, 1995, 31: 723–738

- 142 Squire L R, Knowlton B, Musen G. The structure and organization of memory. *Annu Rev Psychol*, 1993, 44: 453–495
- 143 Gomes C A, Figueiredo P, Mayes A. Priming for novel object associations: Neural differences from object item priming and equivalent forms of recognition. *Hippocampus*, 2015, 26: 472–491
- 144 Kim H. Neural correlates of explicit and implicit memory at encoding and retrieval: A unified framework and meta-analysis of functional neuroimaging studies. *Biol Psychol*, 2019, 145: 96–111
- 145 Schott B H, Henson R N, Richardson-Klavehn A, et al. Redefining implicit and explicit memory: The functional neuroanatomy of priming, remembering, and control of retrieval. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2005, 102: 1257–1262
- 146 Schott B H, Richardson-Klavehn A, Henson R N A, et al. Neuroanatomical dissociation of encoding processes related to priming and explicit memory. *J Neurosci*, 2006, 26: 792–800
- 147 Spencer T J, Montaldi D, Gong Q Y, et al. Object priming and recognition memory: Dissociable effects in left frontal cortex at encoding. *Neuropsychologia*, 2009, 47: 2942–2947
- 148 Thakral P P, Kensinger E A, Slotnick S D. Familiarity and priming are mediated by overlapping neural substrates. *Brain Res*, 2016, 1632: 107–118
- 149 Turk-Browne N B, Yi D J, Chun M M. Linking implicit and explicit memory: Common encoding factors and shared representations. *Neuron*, 2006, 49: 917–927
- 150 Wimber M, Heinze H J, Richardson-Klavehn A. Distinct frontoparietal networks set the stage for later perceptual identification priming and episodic recognition memory. *J Neurosci*, 2010, 30: 13272–13280
- 151 Kensinger E A. Remembering the details: effects of emotion. *Emot Rev*, 2009, 1: 99–113
- 152 Steinmetz K R M, Kensinger E A. The effects of valence and arousal on the neural activity leading to subsequent memory. *Psychophysiology*, 2009, 46: 1190–1199
- 153 Schaefer A, Pottage C L, Rickart A J. Electrophysiological correlates of remembering emotional pictures. *NeuroImage*, 2011, 54: 714–724
- 154 Mehta R, Zhu R J. Blue or red? Exploring the effect of color on cognitive task performances. *Science*, 2009, 323: 1226–1229
- 155 Zhang Q, Liu X, An W, et al. Recognition memory of neutral words can be impaired by task-irrelevant emotional encoding contexts: behavioral and electrophysiological evidence. *Front Hum Neurosci*, 2015, 9: 73
- 156 Peng J, Mo L, Huang P, et al. The effects of working memory training on improving fluid intelligence of children during early childhood. *Cogn Dev*, 2017, 43: 224–234
- 157 Zhao X, Chen L, Maes J H R. Training and transfer effects of response inhibition training in children and adults. *Dev Sci*, 2018, 21: e12511
- 158 Zhao X, Xu Y, Fu J, et al. Are training and transfer effects of working memory updating training modulated by achievement motivation? *Mem Cogn*, 2018, 46: 398–409
- 159 Cao W, Cao X, Hou C, et al. Effects of cognitive training on resting-state functional connectivity of default mode, salience, and central executive networks. *Front Aging Neurosci*, 2016, 8: 70
- 160 Moser D A, Doucet G E, Ing A, et al. An integrated brain-behavior model for working memory. *Mol Psychiatry*, 2018, 23: 1974–1980

Developmental neuroscience of memory: research status and future prospect

ZHANG Qin¹, MENG YingFang², NIE AiQing³, ZHAO Xin⁴, SUN Meng¹ & LIU XinYu¹

1 Learning and Cognition Key Laboratory of Beijing, School of Psychology, Capital Normal University, Beijing 100048, China;

2 School of Psychology, Fujian Normal University, Fuzhou 350117, China;

3 Department of Psychology and Behavioral Sciences, Zhejiang University, Hangzhou 310028, China;

4 School of Psychology, Northwest Normal University, Lanzhou 730070, China

Memory is crucial for the acquisition of the tremendous amount of knowledge and skills and thus it is the basis of human survival and development. Then, how do learning and memory performance and neural mechanisms change with age? Around the core issue, this article first summarized the research results in recent years, especially those about some important memory subsystems such as working memory and long-term memory (including explicit and implicit memory). Then we revealed the research status in the field of developmental neuroscience of memory and predicted the future direction. On the basis of the work mentioned above, we put forward following suggestions to promote research work in China: (i) making further studies on the neural mechanisms of learning and memory and solving critical problems in this field; (ii) strengthening research on brain mechanisms of learning and memory of children and the elderly; (iii) paying attention to longitudinal studies; (iv) establishing more comprehensive brain-behavior models; (v) strengthening applied studies.

working memory, long-term memory, life-span development, neuroscience, research forecast

doi: [10.1360/SSV-2020-0257](https://doi.org/10.1360/SSV-2020-0257)