实地导航训练提高大脑功能连接模式稳定性*

俞梦霞¹ 宋宜颖² 刘嘉³

¹ 广东外语外贸大学外国语言学及应用语言学研究中心/双语认知与发展实验室, 广州 510420)

² 北京师范大学心理学部, 北京 100875) ³ 清华大学心理与认知科学系, 北京 100084)

摘要 空间导航主要依赖于两种空间表征: 自我中心参照表征与环境中心参照表征。然而, 个体在现实环境中的空间导航能力提升与这两种空间表征存在何种关联仍未可知。为此, 本研究结合行为测量与功能磁共振技术(fMRI), 对非熟悉环境实地空间导航训练前后个体空间导航能力和大脑全局性功能连接模式的改变进行分析, 系统考察个体实地空间导航能力提高的内在神经机制。研究结果发现, 训练组被试在训练后进行空间导航任务时, 自我中心参照表征的核心脑区——顶上小叶(SPL)的神经活动显著增强。更为重要地, 训练显著提高了以 SPL 为核心的全脑功能连接模式的稳定性, 且与个体导航任务表现的提高呈正相关。上述结果表明, 实地空间导航能力的提高与自我中心参照表征的增强存在密切关联, 并进一步表现为 SPL 与全脑其他区域的信息交互通路的固化。

关键词 空间导航, 自我中心参照, 顶上小叶, 功能连接模式

分类号 B842

1 前言

空间导航能力是我们日常生活中一项非常重要的能力。在空间导航过程中, 人们需要熟悉环境中的各种信息, 例如标志性建筑的方位、建筑物之间的路线等, 对这些信息进行加工和整合, 并存储在记忆中, 使得我们再次处于同一环境时能够快速确定方位和路线, 找到我们想去的地方(Epstein et al., 2017; Evans & Pezdek, 1980; Kitchin, 1994)。即便是电子科技如此发达的今天, 我们也仍需要依靠我们的导航能力在很多场景中分辨位置, 如校园内、楼道间等。

面对导航过程中大量不断变化的空间信息, 我们需要依赖既稳定又灵活的空间参照系来对物体的位置进行编码和表征。大脑对物体空间位置的表征主要基于两种参照系: 以自我或身体为中心参照(egocentric reference)和以环境或其他物为中心参照(allothetic reference) (Klatzky, 1998; Montello, 1998; Vogeley & Fink, 2003)。自我中心参照表征是

指通过物体与自身的相对位置对物体进行空间编码。例如, 我站在校门口, 图书馆在我右前方。自我中心参照的空间表征也包含了地标间的运动路线信息, 例如, 往前走再右拐(Montello, 1998)。环境或其他物参照表征是通过物体与环境或其他物体间的位置关系来对物体进行空间编码, 不涉及自身位置。环境参照的空间表征通常包含了地标间的几何结构(如认知地图)。例如, 我们认为图书馆在体育馆的北边, 就是在极坐标系下确定的, 是一种环境参照表征。

大量神经科学的研究表明, 自我中心和环境中心的空间表征存在不同的神经回路, 它们在解剖结构上和功能上是分离的(Byrne et al., 2007; Wolbers & Wiener, 2014)。环境参照表征主要激活内侧颞叶, 包括海马、旁海马和压后皮层(Jordan et al., 2004; Maguire et al., 1998; Morgan et al., 2011; Parslow et al., 2004; Rosenbaum et al., 2004; Spiers & Maguire, 2007; Suthana et al., 2009)。而自我中心参照表征往往激活额顶网络(Chen et al., 2012; Galati et al.,

收稿日期: 2024-04-06

* 国家自然科学基金(32200879)、广州市基础与应用基础研究项目(SL2022A04J00071)资助。

通信作者: 俞梦霞, E-mail: yumengxia21@gdufs.edu.cn

2000; Liu et al., 2017; Ruotolo et al., 2019; Saj et al., 2014), 尤其是后顶叶皮层的顶上小叶和楔前叶常常在自我中心参照的导航任务中被激活(Parslow et al., 2004; Rosenbaum et al., 2004; Weniger et al., 2010)。

那么, 个体在实地导航中会更多依赖何种空间参照表征呢? 以往研究对两种空间表征方式在导航中的使用进行了初步探讨。首先, Montello (1998) 提出, 自我中心和环境参照表征的两类空间信息都可能在我们首次接触一个新环境时就开始获得。无论我们在一个熟悉的环境还是新环境, 都可以任意使用其中一种或者同时使用这两种空间表征方式来进行探索和导航。而且, 有研究表明, 个体可以熟练地在这两种表征方式间进行切换(Boccia et al., 2016; Taylor & Tversky, 1992)。然而, 已有研究认为, 个体对环境的熟悉程度会影响空间表征方式的使用, 对熟悉的环境更多使用认知地图式的表征, 即环境中心参照表征(Siegel & White, 1975)。而在大尺度环境中获取空间知识的过程是一个量化积累和提炼的过程, 以自我中心参照表征的地标和路径信息积累到一定程度后会在统一的参照框架下被组织起来, 形成认知地图(Montello, 1998)。也就是说, 个体在非熟悉环境下的导航可能更多依赖自我中心参照表征。

针对上述问题, 已有研究分别对熟悉环境而非熟悉环境下导航的神经机制进行了探讨。个体熟悉的环境一般被认为是生活了多年的城市或区域, 且在这一环境中具有丰富的导航经验, 准确掌握地标间的方位、路径、距离等(Nemmi et al., 2013; Rosenbaum et al., 2007; Rosenbaum et al., 2004; Spiers & Maguire, 2007); 个体接触时间较短或无法进行准确导航的环境即是非熟悉环境。对熟悉环境下导航的考察主要采用心理想象任务, 考察个体对熟悉的真实环境的空间记忆提取(Nemmi et al., 2013; Rosenbaum et al., 2007; Rosenbaum et al., 2004; Spiers & Maguire, 2007)。例如, 有研究发现, 在某城市具有丰富导航经验的成人在进行侧重自我中心参照表征(如想象路径移动时建筑物先后顺序)和环境参照表征(如建筑物之间距离判断)的心理想象导航任务时, 分别在后顶叶皮层和压后皮层表现出更强的激活(Rosenbaum et al., 2004), 说明个体对熟悉的环境存在自我中心参照和环境表征两种形式, 且主要由不同脑区负责。而对在非熟悉环境中导航的考察则需要通过导航训练的方法, 考

察陌生环境导航学习前后导航能力及大脑的变化。这部分研究主要采用基于虚拟环境视频或拍摄的真实环境视频学习(Boccia et al., 2016; Iaria et al., 2007; Janzen et al., 2008; Janzen & Van Turenhout, 2004)和实地导航学习这两种方式(Schinazi & Epstein, 2010; Schinazi et al., 2013)。例如, Schinazi 等人(2013)招募成人被试进行了 3 次简单的实地校园路径学习, 发现在学习后被试在方向估计、距离估计以及地图绘制等测试中的行为表现都提高了。其中, 被试在非实地方向估计测试中的估计角度误差值与被试的海马体积大小呈负相关。然而, 上述实地导航训练的研究采用的都是简单路径学习, 所涉及的地标数量较少, 路径固定, 容易在较短时间习得; 而虚拟环境或视频学习又在复杂性、灵活性上与真实环境存在本质区别。因此, 现有研究仍无法揭示在非熟悉的真实、复杂的现实环境中个体导航能力逐渐提高背后的认知和神经机制, 实地导航能力的提高更多依赖何种空间表征方式也未可知。

因此, 本研究将采用复杂实地空间导航训练的方法, 探讨在非熟悉的真实环境中个体空间导航能力提高主要依赖哪一种空间参照表征及其背后的神经机制。为此, 本研究招募某大学新生作为被试, 进行为期 20 天的校园实地空间导航训练。训练前后还将进行一系列关于空间方位、距离、路径判断等导航能力行为测试(Schinazi et al., 2013)和功能核磁共振(fMRI)实验(Hirshhorn et al., 2012; Rosenbaum et al., 2004), 并与不进行导航训练的控制组进行对比, 以考察导航训练前后的行为和神经活动的变化。以往研究表明, 使用绝对坐标(如, 面朝北方)时个体在熟悉环境中的方位知觉以及对新环境的学习效果都更好(Frankensteen et al., 2012; Gagnon et al., 2014)。而且, 绝对坐标系的使用程度与个体在真实环境中的方向感知力呈正相关, 同时与网格细胞所在的内嗅皮层的灰质体积呈正相关(Hao et al., 2017)。因此, 本研究在导航训练中将使用东南西北绝对坐标系进行指路训练, 由此考察非熟悉环境实地导航中自我中心参照表征系统与环境参照表征系统的参与。我们预期, 1)短期的绝对坐标指路训练可能引起从自我中心参照表征系统到环境参照表征系统的转移, 与环境参照表征相关的脑区在训练后会更多地参与到导航, 即导航方式主导大脑导航系统的使用; 或者 2)在非熟悉环境, 即使环境从不熟悉逐渐变得更熟悉, 自我中心参照表征系统会持续的参与导航并变得更为高效, 即环

境主导大脑导航系统的使用。

值得指出的是, 以往导航训练的研究主要关注大脑区域性的变化(Boccia et al., 2014; Byrne et al., 2007; Kravitz et al., 2011; Spiers & Maguire, 2006), 仅探讨了训练引起的局部区域激活或者区域间功能连接(functional connectivity, FC)的变化(Boccia et al., 2016; Schinazi & Epstein, 2010)。而近年来, 许多学习的研究发现各种类型的学习都引起大脑全局性的改变(Bassett et al., 2011; Bassett et al., 2015; Mohr et al., 2016), 特别是大脑大尺度功能连接模式(FC pattern)的稳定性(Yu et al., 2020)或与目标状态的相似性的提高(Dresler et al., 2017; Yu et al., 2021)。因此, 本研究将进一步探讨实地空间导航学习引起的大脑全局性改变。

2 方法

2.1 被试

先前关于空间导航训练的行为及磁共振研究中训练被试量约为 14 到 16 人, 即可得到显著的训练效应(Boccia et al., 2016; Boccia et al., 2014; Schinazi & Epstein, 2010; Schinazi et al., 2013)。因此, 本研究招募大学生被试共 32 名(女生 19 名, 男生 13 名), 均来自北京某高校, 年龄在 19~24 岁之间($M = 20.23$ 岁, $SD = 1.68$ 岁), 随机分成训练组(共 16 名, 女生 9 名, 男生 7 名)和控制组(共 16 名, 女生 10 名, 男生 6 名)。被试均为一年级新生, 实验在被试入学 3 个月后进行。所有被试的视力或者矫正视力正常, 参加实验前没有任何认知障碍、精神疾病和脑损伤病史。所有被试在实验前均没有使用东南西北认路或指路的习惯。本研究得到北京师范大学伦理委员会的批准。所有被试均签署知情同意书, 并在实验后获得适当报酬。

2.2 实验过程

整个实验分为 3 个部分, 分别是训练阶段和训练前、训练后测试阶段(以下简称“前测”和“后测”)。训练阶段持续 20 天, 在该阶段, 训练组被试将在校园内进行实地导航训练, 而控制组被试不进行任何训练。在前测和后测阶段, 两组被试分别完成一系列导航能力相关的行为测试及 fMRI 实验。前测阶段的行为测试和 fMRI 实验在训练开始前的两天内完成; 后测阶段进行与前测阶段相同的行为测试和 fMRI 实验, 在训练结束后的两天内完成。导航训练过程、fMRI 实验及数据分析、导航能力行为测试的具体细节见下文 2.3 至 2.5。

2.3 空间导航训练

训练组被试进行持续 20 天的实地空间导航训练, 平均每天 30 分钟, 任务是使用东南西北实时地完成主试布置的指路任务。本研究选用东西南北坐标而非前后左右进行指路训练的原因有二: (1)以往研究表明, 使用绝对坐标时个体在熟悉环境中的方位知觉以及对新环境的学习效果都更好(Frankenstien et al., 2012; Gagnon et al., 2014)。(2)使用东南西北绝对坐标系便于判断训练中被试指路是否正确, 提升训练过程的可操作性。训练中所用的地标位置是通过预实验选出校园内相对分散的 50 个地点, 包括图书馆、主要教学楼等对学生来说较熟悉的位置以及实验楼、附属小学等陌生的位置, 如图 1 所示。训练时, 被试来到这 50 个地点中的某一处(起始位置), 通过微信给主试发送实时位置。主试即刻随机指定另一个地点作为目的地, 要求被试在一分钟内通过语音用东南西北方位尽量快速、准确、具体地说出从起始位置走到目的地的最短行走路线。回答完毕后, 主试给予反馈。如果被试回答有误, 主试将告知最短行为路线, 并要求被试按该路线从所在地点步行到目的地进行学习; 如果回答正确, 则不必步行到目的地, 直接开始下一个指路任务。在每天的训练中, 被试需要身在校园内至少 3 个地点(起始位置)完成 12~15 个指路任务, 即每 3~5 个指路任务将更换一个起始位置。在 20 天的训练中, 50 个指定地点将作为目的地出现共 5 轮, 共 250 次指路任务。我们统计每一轮的正确率作为被试训练过程中的行为表现指标。为保证训练的有效进行, 所有被试已在校园内生活 3 个月, 在实验前已了解校园内大部分主要地标建筑(详见前测地标熟悉性自评结果)。此外, 指路任务题目不与前后测任何测试中的题目重复。

2.4 fMRI 实验及数据分析

2.4.1 实验设计

在前后测阶段, 被试各参加一次磁共振扫描, 每次扫描包括结构像和任务态扫描。任务态扫描包括两个实验任务, 分别是距离判断任务(Hirshhorn et al., 2012; Rosenbaum et al., 2004)和展开图判断任务(Milivojevic et al., 2003; Shepard & Feng, 1972), 前者是空间导航训练相关的测试任务, 后者是控制任务。

距离判断任务要求被试判断屏幕上出现的两个地点中哪一个离“目标地点”的最短路径距离更近(图 2A)。整个实验中都使用同一个“目标地点”,

图 1 实验中所用位置的地图

注：图中数字位置代表实验中所用的 50 个地点。红色星号位置为 fMRI 实验距离判断任务中的目的地位置。

图 2 fMRI 实验流程图

通过指导语告知被试，并由主试确认被试对该地点熟悉。该“目标地点”位于校园的中心位置(见图 1 星号位置)，对被试来说熟悉度非常高。该任务并不限制使用哪一种空间参照策略，被试既可进行自我中心参照，即想象自己站在目标地点，判断另外两个地点离自身的步行距离远近；也可进行环境参照，即在认知地图中判断两个地点离目标地点的路径距离远近。实验为组块设计，一共 4 个 run，每个 run 包括 6 个实验任务组块和 7 个注视点组块，两者间隔出现。每个实验任务组块包括 4 个试次，每个试次 8 s。每个试次中，屏幕左右各出现一个地名，要求被试尽量准确地判断哪一侧呈现的地点离“目标地点”更近，用对应侧的按键进行反应。地点名在呈现 6 s 后消失，然后出现 2 s 空屏，被试在地点名开

始呈现的 8 s 内进行反应。注视点组块长 12 s，被试不需要做任何反应。

在展开图判断任务中，屏幕中央呈现一幅正方体的平面展开图(图 2B)，深色方格为正方体的底面，要求被试尽量准确地判断展开图上两个箭头所指两条边在折叠成正方体时是否能重合，按键进行反应。该任务也是组块设计，一共 4 个 run，实验设计与距离判断任务一致。在每个任务试次中，平面展开图呈现 6 s 后消失，随后出现 2 s 空屏，被试需要在图片开始呈现后的 8 s 内进行按键判断。

2.4.2 数据采集

使用西门子 3.0 T 磁共振扫描仪进行数据采集。功能像扫描使用回波平面成像序列(echo-planar-imaging, EPI)，参数为：TR = 2 000 ms, TE =

30 ms, 翻转角 $FA = 90^\circ$, 体素大小 = $3.125 \text{ mm} \times 3.125 \text{ mm} \times 3.5 \text{ mm}$, FOV 为 $200 \text{ mm} \times 200 \text{ mm}$, 层数 = 33。T1 加权像结构像使用磁化准备快速梯度回波序列(MP-RAGE)采集, 参数为: $TR/TE/TI = 2530/3.39/1100 \text{ ms}$, 翻转角 $FA = 7^\circ$, 体素大小 = $1 \text{ mm} \times 1 \text{ mm} \times 1.33 \text{ mm}$ 。被试戴上耳塞来减弱扫描仪的噪音干扰。为防止头动, 在头线圈与被试头部之间用海绵块填塞。

2.4.3 数据质量控制

数据质量的控制主要依据两方面的指标: 一是扫描中被试的头动情况, 我们剔除了最大平移超过 2 mm 或者最大转动超过 2° 的 run。二是被试完成实验任务的情况。考虑到实验任务难度, 我们剔除了有连续 3 个或以上试次没有按键反应的 run。数据情况如下: 在距离判断任务中, 共 2 个 run 因头动过大被剔除(来自两名被试), 另有 2 个 run 因任务完成质量较低被剔除(来自两名被试)。在展开图任务中, 共 4 个 run 因头动过大被剔除, 其中 3 个 run 皆来自一名训练组被试的前测扫描, 因而这名被试的数据被剔除; 另有 1 个 run 因任务完成质量较低被剔除。因此, 距离判断任务仍保留了 32 名被试的数据, 展开图判断任务则保留了 31 名被试的数据。

2.4.4 fMRI 数据分析

激活分析。使用 FSL 软件(<http://fsl.fmrib.ox.ac.uk/fsl/fslwiki/>)中的 FEAT 工具对前后测两个 fMRI 实验任务的功能像数据分别进行分析。首先, 对每个被试前后测扫描的每个 run 进行“第一水平”分析(first-level analysis), 图像预处理的步骤包括: 头动校正, 空间平滑(半高宽为 5 mm), 强度标准化, 高通滤波(0.01 Hz)。接下来, 使用 FILM (FMRIB's Improved Linear Model)工具进行时间序列的统计分析。在一般线性模型中, 将任务条件设置为解释变量(Explanatory Variables, EVs), 对刺激呈现的起始时间(onset time)和持续时间(duration)建模, 并卷积血氧动力函数(Hemodynamic Response Function, HRF)。在模型中还放入了头动校正过程中提取的 6 个头动参数, 作为控制变量(Confounding Factors)。使用统计对比(Statistical Contrasts)的方法对任务条件的信号进行了估计。

在“第一水平”分析后, 我们对每个被试每次扫描的所有 run 进行“高水平”分析(high-level analysis)。首先, 使用 FSL 的线性配准工具 FLIRT 将“第一水平”分析得到的统计参数图像对齐到被试的结构像, 并使用非线性配准工具 FNIRT 将对

齐后的图像配准到标准的 MNI 模板($2 \text{ mm} \times 2 \text{ mm} \times 2 \text{ mm}$)。然后, 使用固定效应模型分析(fixed-effect analysis)将空间标准化后的多个 run 的图像进行整合分析, 并分别对两组被试前后两次扫描的图像进行了统计对比, 即“后测 > 前测”。最后, 使用混合效应模型(mix-effect analysis)对两组被试前后测扫描中的差异进行统计对比, 即“训练组前后测差异 > 控制组前后测差异”。

功能连接模式相似性分析。计算功能连接的空间分布模式的方法可以刻画静息态或者任务态下过程性的或状态性的大尺度大脑区域间的复杂的信息交互(Dresler et al., 2017; Keerativittayayut et al., 2018; Tambini et al., 2017), 可以用来考察不同被试间的、不同条件间的、以及跨时间的大脑全局性连接模式的相似性或稳定性。本研究将通过连接模式相似性分析考察导航训练是否提高任务态下核心脑区与全脑信息交互的稳定性, 以及是否特异地与导航相关记忆提取过程。

在计算功能连接之前, 我们对原始数据重新进行预处理, 目的是得到较纯净的背景信号以计算任务态下的背景功能连接(background FC) (Tambini et al., 2017)。预处理的步骤包括: 头动校正, 空间平滑(半高宽为 5 mm), 强度标准化, 去除生理噪声以及任务效应(task effect), 以及通过带通滤波(0.01~0.1 Hz)消除低频漂移和低频噪声。为了消除头动、心跳和呼吸带来的生理噪声, 以及移除任务效应以得到纯净的背景功能连接, 我们采用“回归法”控制以下变量: 平均脑脊液信号、白质信号、头动校正得到的 6 个头动参数以及这些信号的导数和任务效应。最后, 将去除了这些混淆变量后的 4D 残差时间序列图像配准到 MNI 标准空间。

将完成上述处理的 4D 数据用于任务态下背景功能连接的计算。首先, 将任务组块的时间序列做基于组块的归一化之后拼接起来, 组成每个 run 的任务状态下的时间序列。然后, 基于以上激活数据的分析结果选取种子区域(seed region), 对每个被试每次扫描的每个 run 在全脑范围计算基于种子点的功能连接(seed-based FC)。具体地, 对于每个 run, 提取种子区域内所有体素(voxel)的平均时间序列, 与全脑灰质模板上的每个体素的时间序列计算皮尔逊相关系数, 并通过 Fisher's Z 转换将相关系数 r 值转成 Z 值, 得到功能连接 Z 值图。图 6A 呈现了一个被试在前测距离判断任务扫描中 4 个 run 以右侧顶上小叶(right superior parietal lobule, rSPL)为种

子点得到的功能连接 Z 值图。

最后,对功能连接模式稳定性进行分析。分别计算每个被试前后测扫描中每个 run 的功能连接图之间的模式相似性(pattern similarity)。具体地,对于前测或后测扫描中距离判断任务 4 个 run 的功能连接图,用皮尔逊相关计算两两之间空间相似性 r 值,再计算其平均值,作为这个任务下连接模式稳定性的指标(如图 6A 所示)。用同样的方法分别计算每个被试在前测和后测展开图判断任务中的连接模式稳定性,作为控制任务下连接模式稳定性的指标。

2.5 导航能力行为测试

根据前人研究,对整体环境的熟悉性不仅包含对地标的熟悉性,更包括对地标之间的方位、路径和距离等空间信息的准确掌握。为了全面测量两组被试训练前后对校园环境的熟悉性和导航能力,在前后测阶段进行了一系列关于方位、距离、路径信息的行为测试(Nori & Piccardi, 2011; Schinazi et al., 2013),具体包括实地方向指向测试、非实地方向估计、直线距离和路径距离估计任务。另外,被试还进行了对地标的熟悉性自评。

地标熟悉性自评的目的是调查被试对测试和训练中采用的校园内各个地标建筑的熟悉程度,以保证导航训练以及方位、路径和距离测试的有效进行,即被试知道题目中的地标是哪个;同时也为了控制两组被试在实验前在地标熟悉性上没有显著差异。该自评问卷共 50 题,每题对应一个地点,要求被试对“是否了解和熟悉校园内有这一地点以及其大概的位置”进行 1~7 评分,1 表示非常不熟悉,7 表示非常熟悉。前测的结果显示,两组被试对实验中将要用的 50 个地标基本已了解(训练组 $M = 5.35$, $SD = 0.97$; 控制组 $M = 5.12$; $SD = 0.81$; $t(30) = 0.70$, $p = 0.487$),能够保证方向、路径和距离测试以及导航训练的有效进行。

实地方向指向测试在校内中心位置附近的一个行为实验室进行。在实验室的地面上贴有一张标有 0° 到 360° 圆形角度盘, 0° 是正北方向。被试面朝 0° 方向站立于角度盘中心,在角度盘上指出主试给出的目标地点位于现在所在位置的多少度方向。测试开始前,被试确认清楚自己所在位置和方向。实验室内没有其他可提供位置信息的参照物(如窗户)。该测试共 44 个试次,每个试次对应一个目标地点,这 44 个地点是在上述 50 个指定地点中去除了离实验室位置距离小于 30 米的地点后得到。我

们计算每个试次被试估计的方位角度与实际角度的误差,作为实地方向估计准确性偏差的指标。角度误差越小,表明方向估计准确性越高。

非实地方向估计测试是纸笔测试,共 20 题,每题由两个地点(如地点 A、B)组成,要求被试想象站在地点 A 面向正北方向(0°),指出地点 B 在地点 A 的多少度方向。测试前将给出一个含答案的例题作为参考。同样,对于每个题目,我们计算被试估计角度与实际角度之间的误差,作为非实地方向估计准确性偏差的指标。

距离估计测试包括最短路径距离估计和直线距离估计两个分测试。该测试也是纸笔测试,每个分测试 20 题,每题由两个地点组成,要求被试估计两个地点之间的最短路径距离或直线距离,单位是“米”。测试前将给出一个含答案的例题作为参考。对于每个题目,我们计算被试估计的距离和实际距离之间的误差,并对两个分测试分别计算平均误差作为直线距离和路径距离估计准确性偏差的指标。距离误差越小,代表其准确性越高。

3 结果

3.1 训练

训练组被试进行了连续 20 天的实地导航训练。在整个训练过程中,50 个地点随机被作为指路目标,共进行 5 轮。我们统计了被试每一轮 50 个指路任务的平均正确率(如图 3 所示)。方差分析结果显示,被试指路的正确率在训练过程中显著提高, $F(4, 60) = 33.26$, $p < 0.001$, $\eta_p^2 = 0.69$ 。两两配对 t 检验(单边的)结果显示,平均正确率在第一轮到第二轮之间显著提高($t(15) = 5.26$, $p < 0.001$, Cohen's $d = 1.32$; Bonferroni 校正),之后仍呈现逐步提高的趋势($t_s > 1.47$, $p_s < 0.081$, Cohen's $d_s > 0.36$)。上述结果表明,被试在实地导航训练中逐渐熟悉并掌握了各个地点之间的方向和路线,逐渐形成关于校园的认知地图。

3.2 fMRI 实验行为结果

为了检验训练效应,使用单边配对样本 t 检验分别对训练组和控制组前后测的行为数据进行比较分析,并使用双边独立样本 t 检验对两组被试前后测变化(后测-前测)进行分析。在距离判断任务中,被试的行为表现将通过正确率、反应时和反应效率进行分析,描述性统计结果见表 1。首先,分析正确率的结果发现,两组被试前后测各自的平均正确率都显著高于随机水平 50% (单边单样本 t 检验 $t_s > 12.95$, $p_s < 0.001$, Cohen's $d_s > 3.32$),表明被试能

认真有效地完成实验任务。然后,我们对训练效应进行了检验。考虑到这一实验任务难度较大,反应时较长($M = 4.35\text{ s}$, $SD = 0.8$),被试可能使用不同反应策略,即进行反应时和正确率之间的权衡,我们采用反应效率指标(正确率/反应时)(Jonker et al., 2013; Reifegerste et al., 2020)。结果显示,训练组在后测距离判断中的反应效率显著高于前测($t(15) = 5.93$, $p < 0.001$, Cohen's $d = 1.48$),而控制组在前后测中没有显著差异, $t(15) = 0.16$, $p = 0.436$;并且,训练组前后测反应效率变化与控制组之间差异显著, $t(30) = 3.48$, $p = 0.002$, Cohen's $d = 1.23$ (图 4A)。上述结果进一步说明,实地导航训练提高了被试的空间距离表征信息的准确性,且在距离判断任务状态下能够被有效提取。

图 3 导航训练过程中指路正确率变化趋势
注: 误差线代表标准误(SEM)

表 1 距离判断任务中被试的行为表现($M \pm SD$)

被试组	测试时间	正确率(%)	反应时(s)	反应效率
训练组	前测	78.58 ± 6.94	4.79 ± 0.70	16.79 ± 3.28
	后测	87.35 ± 4.83	4.40 ± 0.67	20.25 ± 3.13
控制组	前测	78.71 ± 8.51	4.14 ± 0.79	19.55 ± 4.02
	后测	76.95 ± 8.32	4.08 ± 0.89	19.67 ± 4.72

注: 反应效率 = 正确率(%) / 反应时(s), 下同。

展开图判断任务中被试的行为表现同样通过正确率、反应时和反应效率分析,描述性统计结果见表 2。首先,将检验该任务的有效性。单边单样本 t 检验的结果显示,两组被试前后测的平均正确率都显著高于随机水平 50% ($t_s > 9.17$, $p_s < 0.001$, Cohen's $d_s > 2.30$),表明被试认真、有效地完成了该实验任务。接着,我们考察展开图任务是否存在训练效应。我们同样采用了反应效率指标(正确率/反应时)。对前后测反应效率差异进行了统计检验,结果显示,训练组和控制组在后测中的反应效率都显著高于前测(训练组: $t(15) = 4.07$, $p = 0.001$,

图 4 前后测 fMRI 实验任务中被试行为表现
注: 反应效率 = 正确率(%) / 反应时(s)。误差线代表标准误(SEM), *** $p < 0.001$, ** $p < 0.01$, n.s. $p > 0.05$ 。

表 2 展开图判断任务中被试的行为表现($M \pm SD$)

被试组	测试时间	正确率(%)	反应时(s)	反应效率
训练组	前测	78.45 ± 9.22	5.43 ± 0.40	14.52 ± 2.08
	后测	86.33 ± 9.87	5.01 ± 0.64	17.65 ± 4.02
控制组	前测	81.32 ± 12.68	4.73 ± 0.96	18.20 ± 5.90
	后测	82.16 ± 13.96	4.45 ± 1.20	20.58 ± 9.24

Cohen's $d = 1.02$; 控制组: $t(15) = 2.37$, $p = 0.016$, Cohen's $d = 0.59$),但前后测反应效率的变化在两组之间差异不显著($t(30) = 0.60$, $p = 0.551$; 图 4B),说明训练组后测展开图判断中反应效率的提高是练习效应而不是训练的结果,同时也表明大尺度空间导航训练的效应并没有迁移到这一小尺度空间想象任务中。

3.3 fMRI 数据结果

3.3.1 激活的训练效应

首先,对训练组训练前后距离判断任务中的激活差异(训练后 > 训练前)进行考察,发现训练后多个区域的激活显著强于训练前,包括顶内沟、扣带回和扣带旁回、额上回、额极、楔前叶和尾状核,如表 3 所示。而控制组在前后测距离判断任务中并未发现激活差异显著区域。

表 3 训练组后测距离判断任务中激活增强脑区

脑区	半球	MNI 坐标(x, y, z)	体素数量	Z 值
顶内沟	左	-48, -38, 40	134	3.63
扣带旁回	右	2, 48, 18	199	3.56
扣带回	左	-4, -34, 24	131	3.53
额上回	左	-24, 34, 48	146	3.49
楔前叶	左	-6, -40, 44	122	3.29
额极	左	-8, 44, 46	235	3.24
额极/额上回	右	22, 40, 42	119	3.24
尾状核	左	-12, 18, 0	119	3.19

注: 体素水平 $p < 0.01$, 团块水平 $p < 0.01$, 使用 AFNI 中的 3dClustSim 进行多重比较校正, 团块大小(cluster sizes) > 110 。

接下来, 将进一步考察训练引起的距离判断任务中的激活强度变化, 检验“训练组前后测差异 $>$ 控制组前后测差异”的脑区。结果发现, 右侧顶叶后部腹侧的一个团块表现出显著的激活强度差异, 位于顶上小叶(superior parietal lobule, SPL), 一直延伸到楔前叶(125 个体素, MNI 峰值点坐标: 20, -66, 58; 如图 5A 所示)。这一结果表明, 实地导航训练引起了 rSPL 区域在距离判断中的激活变化, 提示该区域是训练后实地导航能力提高相关的核心脑区。SPL 是进行自我中心参照空间表征的核心脑区, 因此这一结果也提示了实地导航能力的提高主要依赖自我中心参照表征, 在距离判断任务中被试主要依赖自我参照表征的信息进行地点之间路径距离的快速估算和比较。

3.3.2 功能连接模式分析结果

接下来将进一步考察实地导航训练是否引起大脑全局性神经活动模式改变, 检验实地导航能力的提高是否与自我参照导航学习的核心脑区 rSPL

与全脑连接模式的稳定性的提高有关。通过计算距离判断任务下背景功能连接并比较 rSPL 与全脑体素连接模式稳定性在训练前后的变化, 结果发现, 训练组在后测距离判断任务中连接模式稳定性与前测相比显著提高, $t(15) = 3.17, p = 0.003$, Cohen's $d = 0.79$; 而控制组在前后测中并未出现显著差异, $t(15) = 0.42, p = 0.342$ 。并且, 训练组前后测连接模式稳定性的变化与控制组之间存在显著差异($t(30) = 2.62, p = 0.014$, Cohen's $d = 0.93$; 图 6B), 说明训练组在训练后连接模式稳定性的提高主要是由导航训练引起, 而不是前后两次测试的练习效应。以上结果表明, 实地导航训练提高了距离判断时右侧 SPL 与全脑体素之间的连接模式的稳定性, 提示训练固化了 SPL 与其他脑区之间的信息交互通路, 使得被试能够稳定、高效地提取方位和路径等空间信息进行距离判断。

进一步地, 我们考察了上述分析中发现的连接模式稳定性的提高是否特异于训练相关的任务或认知过程, 即距离判断过程。因此, 用同样的方法检验了控制任务中功能连接模式稳定性的变化。结果显示, 训练组在前后测展开图判断任务中的连接模式稳定性并没有显著差异, $t(14) = 0.33, p = 0.374$; 控制组前后测也没有显著差异, $t(15) = 1.06, p = 0.152$; 前后测连接模式稳定性的变化在两组之间也不存在显著差异, $t(29) = 0.95, p = 0.351$ (图 6C)。另外, 两组被试在距离判断和展开图任务中连接模式稳定性变化的交互效应显著, $F(1, 29) = 12.76, p = 0.001, \eta_p^2 = 0.31$ 。以上结果表明, 导航训练引起的连接模式稳定性的提高是特异于训练相关的空间距离判断过程。

图 5 右侧 SPL 在距离判断任务中激活的训练效应

注: 体素水平 $p < 0.01$, 团块水平 $p < 0.01$, 使用 AFNI 中的 3dClustSim 进行多重比较校正。图 B 为各条件下以峰值点为中心, 半径 3 mm 的小球的平均信号变化百分比, 只作呈现。误差线代表标准误(SEM), $*p < 0.05$, n.s. $p > 0.05$ 。

图 6 导航训练引起连接模式稳定性的提高及其过程特异性

注: 上图呈现了某一被试在前测距离判断任务下以 rSPL 为种子点得到的功能连接 Z 值图以及连接模式稳定性计算方法的示例。下图中误差线代表标准误(SEM), ** $p < 0.01$, * $p < 0.05$, n.s. $p > 0.05$ 。

最后, 将考察导航训练引起的功能连接模式稳定性提高背后的行为意义, 检验其与距离判断的行为表现之间的相关。计算训练组每名被试在训练前后距离判断任务中 rSPL 与全脑体素的背景连接模式稳定性的变化(后测-前测), 并计算其与该任务中反应效率变化(后测-前测)之间的相关。结果显示, 前后测大脑连接模式稳定性的变化与距离判断行为表现的变化在被试间呈现显著正相关(皮尔逊相关系数 $r = 0.55, p = 0.028$; 斯皮尔曼相关系数 $r = 0.50, p = 0.048$; 图 7)。上述结果表明, 经过实地导航训练, 被试做距离判断任务的行为表现提高越多, 自我中心参照表征的核心脑区 SPL 与全脑连接模

图 7 训练引起的连接模式稳定性变化与行为的相关

式的稳定性提高越大, 暗示了 SPL 与全脑各区域之间的连接模式稳定性的提高可能是距离判断更高效背后的神经机制。另外, 我们也对训练组前后测 SPL 激活强度的变化与距离判断行为表现进行了相关分析, 结果显示相关并不显著(皮尔逊相关系数 $r = 0.02, p = 0.935$)。这一结果提示, 训练后距离判断表现的提高可能更多依赖 SPL 与全脑连接通路的稳定性而非其单个脑区的活动强度。

3.4 导航能力行为测试结果

为了更全面地测量被试在训练前后对校园环境的熟悉性和导航能力的变化, 本研究还采用实地方向指向测试、非实地方向估计、直线距离和路径距离估计等一系列行为测试任务, 从地标间方位、距离和路径这三方面测量被试关于校园空间表征信息的准确性。其中, 非实地方向估计是对环境参照表征的空间信息进行测量, 而其他测试都可使用两种表征的信息(Schinazi et al., 2013)。对于各行为测试的数据, 先使用双边独立样本 t 检验考察前测阶段两组被试的表现是否存在差异, 再使用单边配对样本 t 检验分别对训练组和控制组前后测的行为数据进行比较分析, 并使用双边独立样本 t 检验对两组被试前后测变化(后测-前测)进行分析。

图 8 前后测导航能力行为测试中被试行为表现

注：误差线代表标准误(SEM), ** $p < 0.01$, * $p < 0.05$, † $0.05 < p < 0.1$, n.s. $p > 0.1$ 。

对于地标熟悉性自评, 首先比较两组被试在前测阶段对校园地点的自评熟悉性, 结果显示二者没有显著差异, $t(30) = 0.70, p = 0.487$ 。接着, 分析前后测熟悉性的差异发现, 训练组被试对地点的熟悉性在训练后显著提高(后测 $M = 6.24, SD = 0.88; t(15) = 4.98, p < 0.001, \text{Cohen's } d = 1.24$), 而控制组前后测没有显著差异(后测 $M = 5.29, SD = 0.93; t(15) = 1.05, p = 0.156$); 而且, 前后测熟悉性变化在两组被试间差异显著, $t(30) = 3.10, p = 0.004, \text{Cohen's } d = 1.09$ 。

对于实地方向指向任务, 两组被试在前测阶段的方向指向角度误差没有显著差异, $t(30) = 1.04, p = 0.306$ 。分析前后测变化发现, 训练组的方向指向误差显著减小, $t(15) = 2.88, p = 0.006, \text{Cohen's } d = 0.72$; 而控制组在前后测中的表现差异不显著, $t(15) = 1.56, p = 0.069$ 。并且, 前后测的指向误差变化在两组被试间差异显著, $t(30) = 2.14, p = 0.041, \text{Cohen's } d = 0.76$ (图 8A), 说明训练组在后测中行为表现的提高并不是前后重复两次测试的练习效应, 而是训练所引起的。以上结果表明, 实地导航训练提高了被试在实地测试中对校园地点方位关系表征的准确性。

对于非实地方向估计测试, 两组被试在前测阶

段的方向估计角度误差没有显著差异, $t(30) = 0.40, p = 0.693$ 。分析前后测变化发现, 训练组前后测方位估计误差之间的差异不显著, $t(15) = 1.34, p = 0.10$; 控制组前后测差异不显著, $t(15) = 0.37, p = 0.360$; 前后测方位估计误差变化在两组被试间差异不显著, $t(30) = 0.59, p = 0.559$ (图 8B)。这一结果表明, 实地导航训练对被试的非实地方向估计能力没有明显的提升效果。

距离估计测试包括最短路径距离估计和直线距离估计两个分测试。在最短路径距离估计中, 首先, 两组被试在前测阶段的估计误差没有显著差异, $t(30) = 0.31, p = 0.757$ 。接着, 分析训练效应发现, 训练组后测的估计误差较前测显著减小($t(15) = 2.00, p = 0.032, \text{Cohen's } d = 0.50$; 图 8C), 而控制组在前后测中的表现没有显著差异($t(15) = 0.07, p = 0.471$), 前后测中估计误差变化在两组被试间的差异没有达到显著水平¹(Mann-Whitney U 检验 $Z = 1.66, p = 0.097$)。在直线距离估计中, 首先, 两组被试在前测阶段的估计误差没有显著差异, $t(30) = 0.33, p = 0.741$ 。接着, 分析训练效应发现, 训练组在导航训练后的距离估计误差与训练前相比显著

¹独立样本 t 检验中方差不齐性, 因此采用 Mann-Whitney U 检验。

减小($t(15) = 2.61, p = 0.010, \text{Cohen's } d = 0.65$; 图 8D), 而控制组前后测没有显著差异($t(15) = 0.11, p = 0.456$), 且前后测直线距离估计误差的变化在两组被试间差异显著, $t(30) = 2.18, p = 0.037, \text{Cohen's } d = 0.77$ 。以上结果表明, 导航训练显著提高了被试对校园内地标间路径和距离估计的准确性。

总体来看, 被试在前测时对地标之间的方位、路径距离、直线距离的估计还存在较大误差, 对实验涉及的总体环境还不熟悉。经过 20 天的训练之后, 训练组被试对地标间方位、路径和距离的掌握准确性明显提升。

4 讨论

本研究使用实地导航训练的方法, 从行为、大脑激活和功能连接等方面, 考察了实地导航能力提高背后的认知和神经机制。在行为上, 我们发现导航训练提高了被试实地方向指向、距离估计以及距离判断的准确性。在神经反应上, 与控制组相比, 训练组在前后测距离判断任务中 rSPL 的激活差异显著。更为重要的是, 在距离判断过程中, 训练组被试 rSPL 与全脑体素功能连接模式的稳定性在训练后显著提高, 且与被试完成该任务的行为表现呈现显著正相关。上述结果表明, 在一个非熟悉的环境中实地导航能力的提高主要依赖自我中心参照的空间表征, 导航训练可能通过固化自我中心参照表征的核心脑区 SPL 与全脑其他区域之间的信息交互通路, 使得空间信息提取更加高效。

本研究发现 SPL 而非内侧颞叶区域在实地导航训练前后距离判断任务中的激活差异。以往研究较为一致地表明 SPL 是自我中心参照空间表征中的核心脑区。早期脑损伤病人的研究发现, SPL 损伤的病人存在自我中心参照的定向障碍, 他们无法判断物体或地标相对于自身的位置关系, 因此常常在找路实验任务中表现不佳, 但他们识别环境中的物体和地标的的能力并没有受到影响(Aguirre & D'Esposito, 1999)。后续研究也发现, 后顶叶(PPC)受损的病人在一系列主要使用自我中心参照策略的空间任务, 如心理想象导航(Ciaramelli et al., 2010)、虚拟迷宫任务(Weniger et al., 2009)中都表现不佳。神经影像学的研究也比较一致地发现了 SPL 在自我中心参照的导航任务(Parslow et al., 2004; Rosenbaum et al., 2004; Weniger et al., 2010), 三维场景转换判断任务(Sulpizio et al., 2013)以及物体方位判断任务(Chen et al., 2012; Galati et al., 2000;

Liu et al., 2017; Neggers et al., 2006; Ruotolo et al., 2019)中被激活。而且, 在实地导航学习中记忆效果更好的场景(如拐弯的地方)比没有特别记忆的场景在再认过程中更多激活了双侧 SPL (Schinazi & Epstein, 2010), 表明 SPL 的激活与实地导航中对建筑物位置或场景的记忆效果有关。另外, 如前文所述, 本研究中的距离判断任务本身并不限制使用自我中心参照或者环境参照策略。因此, 导航训练前后 SPL 激活强度的变化可以认为是训练后被试主要依赖自我中心参照表征的空间信息进行地标之间的路径距离比较, 提示在实地导航学习过程中主要依赖自我中心参照系进行空间位置编码。

进一步功能连接多元模式分析的结果发现, 与控制组相比, 训练组在距离判断中 rSPL 与全脑体素功能连接模式的稳定性在训练后显著提高, 且与距离判断行为表现呈正相关。这一结果提示了自我中心参照表征的核心脑区 rSPL 与大脑全局性功能连接模式稳定性的提高可能是实地导航能力提高背后的机制。以往研究表明神经模式稳定性在学习中具有重要作用, 包括特定脑区激活模式稳定性(Bi et al., 2014; Huang et al., 2013; Visser et al., 2011)和大尺度功能连接模式稳定性(Yu et al., 2020)。具体来说, 在脑区激活层面, 一系列研究表明, 学习内容相关脑区更稳定的激活模式与个体更强的面孔辨别能力(Bi et al., 2014)、更好的记忆编码(Xue et al., 2010)以及更熟练的序列运动(Huang et al., 2013)有关, 且不受激活强度的影响(Xue et al., 2010)。研究者认为, 学习减小了神经元对训练刺激反应的内部噪音, 使得反应一致性更高, 对学习刺激的表征更加稳定(Dosher & Lu, 1998)。在功能连接层面, 研究发现, 手指序列运动学习提高了训练手对应的初级运动区与全脑体素之间功能连接模式的稳定性, 且与行为表现的提高呈显著正相关(Yu et al., 2020)。上述研究结果提示神经模式的稳定性可能是有效学习的一个普适性的神经标志。

另外, 与刺激或项目重复的面孔知觉学习(Bi et al., 2014)或序列运动学习(Huang et al., 2013; Yu et al., 2020)不同, 本研究的训练任务和实验任务中的刺激都不重复, 每个试次都是不同的地点名组合。因此, 本研究的结果说明学习引起的大尺度功能连接模式稳定性的提高是特异于过程的, 而非特异于刺激或项目。功能连接模式稳定性与上文提到的区域激活模式稳定性不同, 并非反映刺激的表征稳定性, 而是反映了学习内容提取过程中大尺度脑

网络之间的信息交互通路的稳定与高效。具体来说,学习可能引起了核心脑区与其他脑区间信息交互的有效连接通路增强,而非有效通路被减弱了,由此优化了信息交换通路,并在学习过程中逐渐被固化,使得学习后信息提取更快速、准确。而且,相关研究发现,学习引起大尺度脑网络的功能连接模式与目标状态或目标对象的功能连接模式的相似性提高,即逐渐趋近一种更有效的连接模式(Dresler et al., 2017; Yu et al., 2021)。例如,研究发现,经过 6 个星期的记忆策略学习后的普通被试,在其记忆能力显著提高的同时,其视空加工和记忆相关的脑网络内各节点间的功能连接模式与世界记忆冠军的连接模式表现出更显著的相似性(Dresler et al., 2017)。结合上述研究,本研究认为学习的过程是朝着一个高效的目标状态逐渐稳定和固化脑区间的功能连接模式,从而达到学习的效果。因此,本研究的结果提示了实地导航学习通过稳固 rSPL 与全脑各区域之间的交互通路,使得学习后空间信息提取更快速、准确。

此外,为了更全面地对被试在校园环境中的导航能力进行测量,本研究还进行了一系列关于方位、距离、路径的行为测试。与控制组相比,导航训练组被试在训练后的实地方位指向、非实地路径和距离测试中的行为表现明显提高,这与其在训练过程中完成指路任务正确率的稳步提升相吻合。然而,训练组在训练后的非实地方向估计测试中的表现并没有明显提升。以往研究认为,非实地方向估计测量的主要是环境参照空间表征,而其他测试都可能包含两种表征(Schinazi et al., 2013)。这一结果提示,本研究采用的在非熟悉的复杂环境进行实地导航训练可能对主要依赖环境参照表征的空间任务没有或暂未达成明显的提升效果。但是,需要指出的是,这些行为测试的结果并不能为实地导航训练引起的导航能力的提高与自我中心参照表征的关系提供直接证据。

最后,值得指出的是,个体在空间导航中更多使用或增强哪种空间参照表征可能受到个体对环境熟悉程度、使用的坐标系以及以何种方式进行导航学习等多种因素的影响。一方面,从使用的坐标系来看,前后左右这一相对方位坐标系常被看作是一种自我中心参照框架,而东南西北这种绝对坐标系被看作是一种环境参照框架。另一方面,以往导航研究经常将身临其境的实地探索或路线学习看作是自我中心参照表征的空间导航学习,而把看地图认路的学习方式看作是环境中心参照表征的导

航学习(Boccia et al., 2016)。而本研究的结果发现,尽管使用东南西北绝对坐标系进行导航训练,当个体身处非熟悉的真实环境进行空间导航时,仍然更多依赖自我中心参照表征系统进行空间信息编码,即环境主导大脑导航系统的使用。

本研究还存在一些局限和不足。第一,本研究只收集了训练前后的两次测量数据,对学习行为表现和大脑活动变化过程的刻画还比较粗糙。未来的研究可以对学习前、学习过程中、学习后立即以及学习完一段时间后的的大脑功能网络组织模式进行更细致的考察,以刻画出更全面的学习引起的大脑全局性变化。第二,虽然本研究在尽可能还原真实复杂环境下个体的空间导航情境的同时尽量控制了可能的混淆变量,但由于训练的环境是被试生活的真实环境,我们无法排除被试在日常生活中自行强化对环境的熟悉程度的可能性,也无法避免可能由此造成在熟悉程度上变化的个体差异。同时,被试在实验前就对训练地点具有一定的熟悉性,也可能对实验造成一定的影响。未来研究可以考虑使用被试完全陌生的环境进行导航学习。第三,尽管本研究发现了训练引起的连接模式稳定性改变与行为的相关,然而有研究观点表明,样本量小(低于 30)会降低统计检验力和结果的稳定性(Grady et al., 2021)。本研究因为是比较训练前后大脑的功能改变,所以训练组被试量仅有 16 人。因此,在看待该相关结果及其可推广性时需格外谨慎。未来的研究应采用更大的样本量对导航训练引起的大脑神经活动的改变与行为的关系进行进一步研究。

5 结论

综上,本研究使用 fMRI 技术结合功能连接多元模式分析,考察了实地导航能力提高背后的认知神经机制。任务态功能连接的结果发现,导航训练引起了自我中心参照表征的核心区域 rSPL 与全脑体素连接模式的稳定性的显著提高,且与空间距离判断任务中的行为表现呈显著正相关。研究结果支持了实地导航能力的提高主要依赖自我中心参照的空间表征方式,并进一步揭示了其背后的作用机制。本研究也再次支持了神经模式的稳定性是学习背后的重要机制,未来的研究可以在不同的学习类型中对此进行验证,进一步为学习目标的达成和学习效果的评价提供神经指标。

致谢:感谢北师大心理学部宋浩铭和黄家琳在数据收集中的贡献。

参 考 文 献

- Aguirre, G. K., & D'Esposito, M. (1999). Topographical disorientation: A synthesis and taxonomy. *Brain*, *122*(9), 1613–1628.
- Bassett, D. S., Wymbs, N. F., Porter, M. A., Mucha, P. J., Carlson, J. M., & Grafton, S. T. (2011). Dynamic reconfiguration of human brain networks during learning. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *108*(18), 7641–7646.
- Bassett, D. S., Yang, M., Wymbs, N. F., & Grafton, S. T. (2015). Learning-induced autonomy of sensorimotor systems. *Nature Neuroscience*, *18*(5), 744–751.
- Bi, T., Chen, J., Zhou, T., He, Y., & Fang, F. (2014). Function and structure of human left fusiform cortex are closely associated with perceptual learning of faces. *Current Biology*, *24*(2), 222–227.
- Boccia, M., Guariglia, C., Sabatini, U., & Nemmi, F. (2016). Navigating toward a novel environment from a route or survey perspective: Neural correlates and context-dependent connectivity. *Brain Structure and Function*, *221*(4), 2005–2021.
- Boccia, M., Nemmi, F., & Guariglia, C. (2014). Neuropsychology of environmental navigation in humans: Review and meta-analysis of fMRI studies in healthy participants. *Neuropsychology Review*, *24*, 236–251.
- Byrne, P., Becker, S., & Burgess, N. (2007). Remembering the past and imagining the future: A neural model of spatial memory and imagery. *Psychological Review*, *114*(2), 340–375.
- Chen, Q., Weidner, R., Weiss, P. H., Marshall, J. C., & Fink, G. R. (2012). Neural interaction between spatial domain and spatial reference frame in parietal-occipital junction. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *24*(11), 2223–2236.
- Ciaramelli, E., Rosenbaum, R. S., Solcz, S., Levine, B., & Moscovitch, M. (2010). Mental space travel: Damage to posterior parietal cortex prevents egocentric navigation and reexperiencing of remote spatial memories. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, *36*(3), 619–634.
- Dosher, B. A., & Lu, Z. L. (1998). Perceptual learning reflects external noise filtering and internal noise reduction through channel reweighting. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *95*(23), 13988–13993.
- Dresler, M., Shirer, W. R., Konrad, B. N., Müller, N. C., Wagner, I. C., Fernández, G., ... Greicius, M. D. (2017). Mnemonic training reshapes brain networks to support superior memory. *Neuron*, *93*(5), 1227–1235. e1226.
- Epstein, R. A., Patai, E. Z., Julian, J. B., & Spiers, H. J. (2017). The cognitive map in humans: Spatial navigation and beyond. *Nature Neuroscience*, *20*(11), 1504–1513.
- Evans, G. W., & Pezdek, K. (1980). Cognitive mapping: Knowledge of real-world distance and location information. *Journal of Experimental Psychology: Human Learning and Memory*, *6*(1), 13–24.
- Frankenstein, J., Mohler, B. J., Bühlhoff, H. H., & Meilinger, T. (2012). Is the map in our head oriented north?. *Psychological Science*, *23*(2), 120–125.
- Gagnon, S. A., Brunyé, T. T., Gardony, A., Noordzij, M. L., Mahoney, C. R., & Taylor, H. A. (2014). Stepping into a map: Initial heading direction influences spatial memory flexibility. *Cognitive Science*, *38*(2), 275–302.
- Galati, G., Lobel, E., Vallar, G., Berthoz, A., Pizzamiglio, L., & Le Bihan, D. (2000). The neural basis of egocentric and allocentric coding of space in humans: A functional magnetic resonance study. *Experimental Brain Research*, *133*(2), 156–164.
- Grady, C. L., Rieck, J. R., Nichol, D., Rodrigue, K. M., & Kennedy, K. M. (2021). Influence of sample size and analytic approach on stability and interpretation of brain-behavior correlations in task-related fMRI data. *Human Brain Mapping*, *42*(1), 204–219.
- Hao, X., Huang, Y., Song, Y., Kong, X., & Liu, J. (2017). Experience with the cardinal coordinate system contributes to the precision of cognitive maps. *Frontiers in Psychology*, *8*, 1166.
- Hirshhorn, M., Grady, C., Rosenbaum, R. S., Winocur, G., & Moscovitch, M. (2012). Brain regions involved in the retrieval of spatial and episodic details associated with a familiar environment: An fMRI study. *Neuropsychologia*, *50*(13), 3094–3106.
- Huang, Y., Zhen, Z., Song, Y., Zhu, Q., Wang, S., & Liu, J. (2013). Motor training increases the stability of activation patterns in the primary motor cortex. *PLoS One*, *8*(1), e53555.
- Iaria, G., Chen, J. K., Guariglia, C., Ptito, A., & Petrides, M. (2007). Retrosplenial and hippocampal brain regions in human navigation: Complementary functional contributions to the formation and use of cognitive maps. *European Journal of Neuroscience*, *25*(3), 890–899.
- Janzen, G., Jansen, C., & van Turennout, M. (2008). Memory consolidation of landmarks in good navigators. *Hippocampus*, *18*(1), 40–47.
- Janzen, G., & Van Turennout, M. (2004). Selective neural representation of objects relevant for navigation. *Nature Neuroscience*, *7*(6), 673–677.
- Jonker, T. R., Seli, P., Cheyne, J. A., & Smilek, D. (2013). Performance reactivity in a continuous-performance task: Implications for understanding post-error behavior. *Consciousness and Cognition*, *22*(4), 1468–1476.
- Jordan, K., Schadow, J., Wuestenberg, T., Heinze, H. J., & Jäncke, L. (2004). Different cortical activations for subjects using allocentric or egocentric strategies in a virtual navigation task. *Neuroreport*, *15*(1), 135–140.
- Keeratavittayayut, R., Aoki, R., Sarabi, M. T., Jimura, K., & Nakahara, K. (2018). Large-scale network integration in the human brain tracks temporal fluctuations in memory encoding performance. *Elife*, *7*, e32696.
- Kitchin, R. M. (1994). Cognitive maps: What are they and why study them? *Journal of Environmental Psychology*, *14*(1), 1–19.
- Klatzky, R. L. (1998). Allocentric and egocentric spatial representations: Definitions, distinctions, and interconnections. In Freska, C., Habel, C., & Wender, K.F. (Eds.), *Spatial cognition: An interdisciplinary approach to representing and processing spatial knowledge* (pp. 1–17). Springer.
- Kravitz, D. J., Saleem, K. S., Baker, C. I., & Mishkin, M. (2011). A new neural framework for visuospatial processing. *Nature Reviews Neuroscience*, *12*(4), 217–230.
- Liu, N., Li, H., Su, W., & Chen, Q. (2017). Common and specific neural correlates underlying the spatial congruency effect induced by the egocentric and allocentric reference frame. *Human Brain Mapping*, *38*(4), 2112–2127.
- Maguire, E. A., Burgess, N., Donnett, J. G., Frackowiak, R. S., Frith, C. D., & O'Keefe, J. (1998). Knowing where and getting there: A human navigation network. *Science*, *280*(5365), 921–924.
- Milivojevic, B., Johnson, B., Hamm, J., & Corballis, M. (2003). Non-identical neural mechanisms for two types of mental transformation: Event-related potentials during mental

- rotation and mental paper folding. *Neuropsychologia*, 41(10), 1345–1356.
- Mohr, H., Wolfensteller, U., Betzel, R. F., Mišić, B., Sporns, O., Richiardi, J., & Ruge, H. (2016). Integration and segregation of large-scale brain networks during short-term task automatization. *Nature Communications*, 7(1), 13217.
- Montello, D. R. (1998). A new framework for understanding the acquisition of spatial knowledge in large-scale environments. In Egenhofer, M. J., & Golledge, R. G. (eds.), *Spatial and temporal reasoning in geographic information systems* (pp. 143–154). New York: Oxford University Press.
- Morgan, L. K., MacEvoy, S. P., Aguirre, G. K., & Epstein, R. A. (2011). Distances between real-world locations are represented in the human hippocampus. *Journal of Neuroscience*, 31(4), 1238–1245.
- Neggers, S. F., Van der Lubbe, R. H., Ramsey, N. F., & Postma, A. (2006). Interactions between ego- and allocentric neuronal representations of space. *Neuroimage*, 31(1), 320–331.
- Nemmi, F., Piras, F., Péran, P., Incoccia, C., Sabatini, U., & Guariglia, C. (2013). Landmark sequencing and route knowledge: An fMRI study. *Cortex*, 49(2), 507–519.
- Nori, R., & Piccardi, L. (2011). Familiarity and spatial cognitive style: How important are they for spatial representation. In Thomas, J. B. (Ed.), *Spatial memory: Visuospatial processes, cognitive performance and developmental effects* (pp. 123–144). New York: Nova Science Publishers.
- Parslow, D. M., Rose, D., Brooks, B., Fleminger, S., Gray, J. A., Giampietro, V., ... Andrew, C. (2004). Allocentric spatial memory activation of the hippocampal formation measured with fMRI. *Neuropsychology*, 18(3), 450–461.
- Reifegerste, J., Jarvis, R., & Felser, C. (2020). Effects of chronological age on native and nonnative sentence processing: Evidence from subject-verb agreement in German. *Journal of Memory and Language*, 111, 104083.
- Rosenbaum, R. S., Winocur, G., Grady, C. L., Ziegler, M., & Moscovitch, M. (2007). Memory for familiar environments learned in the remote past: fMRI studies of healthy people and an amnesic person with extensive bilateral hippocampal lesions. *Hippocampus*, 17(12), 1241–1251.
- Rosenbaum, R. S., Ziegler, M., Winocur, G., Grady, C. L., & Moscovitch, M. (2004). “I have often walked down this street before”: fMRI studies on the hippocampus and other structures during mental navigation of an old environment. *Hippocampus*, 14(7), 826–835.
- Ruotolo, F., Ruggiero, G., Raemaekers, M., Iachini, T., Van der Ham, I., Fracasso, A., & Postma, A. (2019). Neural correlates of egocentric and allocentric frames of reference combined with metric and non-metric spatial relations. *Neuroscience*, 409, 235–252.
- Saj, A., Cojan, Y., Musel, B., Honoré, J., Borel, L., & Vuilleumier, P. (2014). Functional neuro-anatomy of egocentric versus allocentric space representation. *Neurophysiologie Clinique/Clinical Neurophysiology*, 44(1), 33–40.
- Schinazi, V. R., & Epstein, R. A. (2010). Neural correlates of real-world route learning. *Neuroimage*, 53(2), 725–735.
- Schinazi, V. R., Nardi, D., Newcombe, N. S., Shipley, T. F., & Epstein, R. A. (2013). Hippocampal size predicts rapid learning of a cognitive map in humans. *Hippocampus*, 23(6), 515–528.
- Shepard, R. N., & Feng, C. (1972). A chronometric study of mental paper folding. *Cognitive Psychology*, 3(2), 228–243.
- Siegel, A. W., & White, S. H. (1975). The development of spatial representations of large-scale environments. *Advances in Child Development and Behavior*, 10, 9–55.
- Spiers, H. J., & Maguire, E. A. (2006). Thoughts, behaviour, and brain dynamics during navigation in the real world. *Neuroimage*, 31(4), 1826–1840.
- Spiers, H. J., & Maguire, E. A. (2007). A navigational guidance system in the human brain. *Hippocampus*, 17(8), 618–626.
- Sulpizio, V., Comitteri, G., Lambrey, S., Berthoz, A., & Galati, G. (2013). Selective role of lingual/parahippocampal gyrus and retrosplenial complex in spatial memory across viewpoint changes relative to the environmental reference frame. *Behavioural Brain Research*, 242, 62–75.
- Suthana, N. A., Ekstrom, A. D., Moshirvaziri, S., Knowlton, B., & Bookheimer, S. Y. (2009). Human hippocampal CA1 involvement during allocentric encoding of spatial information. *Journal of Neuroscience*, 29(34), 10512–10519.
- Tambini, A., Rimmele, U., Phelps, E. A., & Davachi, L. (2017). Emotional brain states carry over and enhance future memory formation. *Nature Neuroscience*, 20(2), 271–278.
- Taylor, H. A., & Tversky, B. (1992). Spatial mental models derived from survey and route descriptions. *Journal of Memory and Language*, 31(2), 261–292.
- Visser, R. M., Scholte, H. S., & Kindt, M. (2011). Associative learning increases trial-by-trial similarity of BOLD-MRI patterns. *Journal of Neuroscience*, 31(33), 12021–12028.
- Vogele, K., & Fink, G. R. (2003). Neural correlates of the first-person-perspective. *Trends in Cognitive Sciences*, 7(1), 38–42.
- Weniger, G., Ruhleder, M., Wolf, S., Lange, C., & Irle, E. (2009). Egocentric memory impaired and allocentric memory intact as assessed by virtual reality in subjects with unilateral parietal cortex lesions. *Neuropsychologia*, 47(1), 59–69.
- Weniger, G., Siemer, J., Schmidt-Samoa, C., Mehlitz, M., Baudewig, J., Dechent, P., & Irle, E. (2010). The human parahippocampal cortex subserves egocentric spatial learning during navigation in a virtual maze. *Neurobiology of Learning and Memory*, 93(1), 46–55.
- Wolbers, T., & Wiener, J. M. (2014). Challenges for identifying the neural mechanisms that support spatial navigation: The impact of spatial scale. *Frontiers in Human Neuroscience*, 8, 571.
- Xue, G., Dong, Q., Chen, C., Lu, Z., Mumford, J. A., & Poldrack, R. A. (2010). Greater neural pattern similarity across repetitions is associated with better memory. *Science*, 330(6000), 97–101.
- Yu, M., Li, X., Song, Y., & Liu, J. (2021). Visual association learning induces global network reorganization. *Neuropsychologia*, 154, 107789.
- Yu, M., Song, H., Huang, J., Song, Y., & Liu, J. (2020). Motor learning improves the stability of large-scale brain connectivity pattern. *Frontiers in Human Neuroscience*, 14, 571733.

Real-world navigation training enhances the stability of large-scale brain connectivity patterns

YU Mengxia¹, SONG Yiyang², LIU Jia³

(¹ *Bilingual Cognition and Development Lab/ Center for Linguistics and Applied Linguistics, Guangdong University of Foreign Studies, Guangzhou 510420, China*)

(² *Faculty of Psychology, Beijing Normal University, Beijing 100875, China*)

(³ *Department of Psychological and Cognitive Sciences, Tsinghua University, Beijing 100084, China*)

Abstract

Spatial navigation involves both egocentric (body-centered) and allocentric (environment-centered) spatial representations, which are hosted in structurally and functionally segregated brain regions. The two types of representations are flexibly weighted in response to changing environmental cues and landmarks during the navigational process, thereby achieving a stable and robust neural code of the target location. However, it remains unknown whether and how improvements in real-world navigational proficiency are related to these two types of spatial representations.

In the present study, participants who were unfamiliar with the campus layout (newly arrived university freshmen) received a real-world navigation training for 20 days. Before and after the training, participants received fMRI scanning when they performed a distance judgment task and a paper folding task (as a control). In addition, they were comprehensively tested for their navigational ability via several behavioral tasks (live pointing, offsite direction estimation and offsite distance estimation) outside the scanner. A control group comprised participants who underwent the same fMRI scanning and behavioral tests but did not receive any training. By comparing the training-induced changes in regional activation and task-based global functional connectivity (FC) patterns between the two groups, we investigated the neural correlates of the improvement in real-world navigation performance.

We found that the real-world navigation training improved participants' performance during all the behavioral tasks. At the neural level, we observed significant training-induced activation enhancement in the right superior parietal lobule (rSPL), a core brain region that hosts egocentric representation. Moreover, the training increased the global FC pattern stability with the rSPL as the seed region during the distance judgment task, although it had no significant effects on the FC pattern stability during the baseline task. Finally, the increase in global FC pattern stability also predicted individual's improvement in behavioral performance during the distance judgment task. Notably, these effects were found only in the trained group; no similar effects were observed in the control group. These findings indicated that improvement in real-world navigation ability was associated with enhanced egocentric representation. Moreover, the navigation training consolidated the information exchange routes among brain regions, thereby enhancing the precision of cognitive map retrieval.

In summary, our study highlights the importance of egocentric representation enhancement in rSPL in improving real-world navigation ability in unfamiliar environments. Furthermore, navigation training facilitates spatial information retrieval by reinforcing the information exchange pathways between the rSPL and other brain areas.

Keywords spatial navigation, egocentric referencing, superior parietal lobule (SPL), functional connectivity pattern