

Practice Effect on the Changes of Brain Function and Its Implications

Ping Du¹, Xuemei Chen^{1,2}, Li Zhang¹

¹Key Laboratory of Cognition and Personality, Faculty of Psychology, Southwest University, Chongqing

²Sunglory Education Institute, Beijing

Email: dupingdeqiyuan@126.com, icy13shadow@163.com, liliyking_0717@126.com

Received: Oct. 25th, 2013; revised: Oct. 28th, 2013; accepted: Nov. 1st, 2013

Copyright © 2013 Ping Du et al. This is an open access article distributed under the Creative Commons Attribution License, which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited.

Abstract: In recent years, brain plasticity in cognitive neuroscience has become an important research direction. There are structural and functional plasticity. This paper introduces patterns of experience-induced functional plasticity in brain and their determining factors. There are three patterns, including activation decreases, activation increases and reorganization of activation. Finally, the clinical and educational significance in brain plasticity after practice is mainly concluded.

Keywords: Functional Plasticity; Practice; Activation Decreases; Activation Increases; Reorganization of Activation

练习对大脑功能变化的影响及其意义

杜萍¹, 陈雪梅^{1,2}, 张丽¹

¹西南大学心理学部, 认知与人格教育部重点实验室, 重庆

²奕阳教育研究院, 北京

Email: dupingdeqiyuan@126.com, icy13shadow@163.com, liliyking_0717@126.com

收稿日期: 2013年10月25日; 修回日期: 2013年10月28日; 录用日期: 2013年11月1日

摘要: 近年来, 大脑可塑性逐渐成为认知神经科学的一个重要研究方向。大脑可塑性分为结构可塑和功能可塑。本文介绍了练习引起的大脑功能激活的变化模式, 分别是激活增加、激活减少以及激活的功能性重组, 并分析了其影响因素, 最后主要探讨了练习引起的大脑可塑性在临床上的治疗意义和教育实践意义。

关键词: 大脑功能可塑性; 练习; 激活减少; 激活增加; 激活重组

1. 引言

人类的大脑具有很强的可塑性, 这表现在环境和经验可以使其发生结构的或者功能的改变。近年来, 脑的可塑性研究逐渐成为认知神经科学领域的重要研究课题, 其中一个重要方向是考察学习和练习是怎样引起神经机能发生变化的, 即大脑的功能可塑。功

能可塑是指通过学习和训练, 大脑某一特定区域的功能可以由邻近的脑区代替, 或者脑损伤患者在经过学习、训练后脑功能在一定程度上的恢复(郭瑞芳, 彭聆, 2005)。了解这些知识将有助于我们对大脑受损及脑功能障碍患者的临床治疗, 并且可运用于教育教学实践, 达到科学开发大脑, 健康用脑的目的。

2. 练习引起的大脑激活变化模式

Kelly 等人(2005)详细分析和介绍了练习引起的大脑激活变化模式,并概括为三种,分别是大脑激活的增加、激活减少以及激活的功能性重组。以上激活变化的分类是按照大脑区域的变化和激活强度来划分的,下面我们就介绍一下这几种变化模式:

激活减少是指经过不断地练习大脑激活区域的空间范围不断减少或者是激活量的减少。大脑皮层激活减少可能与神经效能的提高有关,也就是,在练习初期,对某一任务或刺激做出反应需要大量的神经元,而到练习的后期,完成这一任务仅仅需要一小部分神经元(van Raalten et al., 2008; Chein & Schneider, 2005; Petersen et al., 1998)。激活减少的另一个原因可能是个体能更加有效地使用某一特殊神经回路,或者是大脑皮层出现了一个更加精确的功能神经回路(Kelly et al., 2005; Poldrack, 2000; Garavan et al., 2000)。目前已有大量研究发现了练习引起激活减少的大脑变化模式(Andreasen et al., 1995; Beauchamp et al., 2003; Erickson et al., 2007; Hempel et al., 2004; Ikegami & Taga, 2008; Jansma et al., 2001; Kassubek et al., 2001; Sayala et al., 2006)。例如, Garavan 等人(2000)对被试进行有关工作记忆的训练,结果发现随着练习的增加,前额叶、顶叶和枕叶内的大部分区域的激活都减少了。Dahlin 等人(2000)也在有关练习能够改善工作记忆的综述中指出,随着工作记忆的训练增加,额顶叶的激活不断减少。

与激活减少相对的是激活增加,随着不断地练习,皮层表征会不断扩大或者是某一区域内的反应强度会不断增加。大脑皮层激活增加其原因可能是练习激活了额外的皮层单位,也可能是随着不断地练习,某一特定区域对刺激的反应强度增大了。这一模式也得到了不少研究的支持。Fincham 和 Anderson (2006)研究扣带前回和前额叶在认知功能中的作用时发现,任务练习后,扣带前回区域内的激活大量增加,表明任务对控制认知成分的需要逐渐增加。Erickson 等人(2007)让被试进行双重任务的练习,通过 FMRI 技术来研究练习引起的大脑皮层功能激活的变化,结果发现,与控制组相比,经过训练的实验组被试其大脑背外侧前额叶的激活增加了,研究者们认为这与被试练习后行为表现改善有关。除此之外,还有许多研究者

让被试进行与感觉或运动有关的任务训练,结果发现被试体觉皮层或主要运动皮层内的激活都增加了(Elbert, et al., 1995; Hund-Georgiadis, et al., 1999; Karni, et al., 1995; Munte, et al., 2002)。

以上两种是练习引起的激活变化的简单模式,只是纯粹的激活增加或减少,而激活的功能性重组比较复杂,既有激活增加又有激活减少。这一模式按照激活变化的性质来看,又可分为激活再分配和激活的真正再重组。

练习引起的激活再分配模式不是单纯的激活增加或激活减少,而是两者都有,是激活模式的一种量变,也就是说,在整个练习的过程中,任务激活的大脑区域是一样的,但是通过不断地练习,区域内各部分的激活水平发生了变化。激活再分配的原因可能是随着练习的增加,控制或注意等认知成分的参与不断减少,而存储和加工成分的参与却不断增加。比如练习的早期,任务主要激活的是注意和控制区域,包括前额皮层、扣带前回、后顶叶,到后期,激活的主要是表征皮层或顶叶颞叶这些与表征储存有关的区域。Kim 等人 2009 年对创伤性脑损伤病人进行 FMRI 实验,研究表明,练习使创伤性脑损伤病人的视空间注意网络出现了激活再分配。认知训练后,额叶的激活减少了,而扣带前回和楔前叶的激活却增加了。在这之前,Frutiger 等人(2000)和 Seidler 等人(2002)亦观察到额顶叶等区域内的激活再分配。

另一种是激活的真正再重组,它也是既包括激活增加也包括激活减少。但是这一模式不仅激活位置发生了变化而且认知过程也发生了质变。在一个区域内激活减少说明了某一认知加工过程的减少,在另一个不同区域内激活增加说明了新的表征或加工过程的发展(Bernstein, et al., 2002; Glabus, et al., 2003; Poldrack, 2000)。之所以发生激活的真正再重组,原因可能是随着不断地练习,操作变得更加熟练,被试使用了不同的问题解决策略。MacIver 等人 2008 年用 FMRI 技术观察幻肢痛截肢病人,结果发现被试运动皮层和体觉皮层都存在皮层功能性上的重组,而经过六个星期的心理意向训练,病人的疼痛程度减轻了,研究者分析这与皮层重组的变化有关。在这之前,也有许多研究者通过对不同任务进行练习,发现了相应的大脑区域的真正再重组(Hillary, 2008; Petersson, et al., 1999; Poldrack & Gabrieli, 2001)。

练习引起的激活变化的这些模式,受到诸多因素的影响,例如任务领域、被试对任务的练习程度以及个体差异等影响。首先从上文所提及的有关练习效应的诸多文献中,我们可以看出因研究者使用的训练任务不同,得到的练习引起的激活变化模式也不同。其中激活增加主要出现在感觉或运动任务中,这些任务不需要太多的认知加工过程,像一些动作技能练习到一定程度将出现自动化加工。而激活减少主要出现在更加复杂的认知任务中,对认知加工成分的要求较高,如工作记忆;其次在练习程度上,随着练习强度的增加,前额皮层、扣带回、后顶叶这些有关注意和控制的区域内的激活会不断减少,而有关表征储存区域内的激活会不断增加。这里大脑皮层的激活水平就随着练习程度的不同而发生了相应的变化;最后任何实验都会受到被试个体差异的影响,个体存在理解能力、学习能力以及对任务经验的差异,因此对于不同被试群,练习引起的激活模式也相应的不同(Cools, et al., 2004; Neubauer, et al., 2004; Olesen, et al., 2004)。

3. 意义

3.1. 临床意义

近来,大脑功能可塑性的研究逐渐与临床上神经功能的康复相结合,练习引起的大脑可塑性具有以下几方面的临床意义。

第一,对个体因脑部损伤或病变造成的认知功能障碍的恢复和治疗起积极作用,尤其是大脑因中风、肿瘤、外伤等出现的高级皮层功能障碍。上文我们介绍了练习引起的激活变化的不同模式及其影响因素,在一定程度上提供了认知功能障碍恢复的内在机制和可能性,说明通过学习和训练,大脑某代表区的功能可以由邻近的脑区代替。比如 Saur 等人(2006)采用 FMRI 技术对中风患者语言重组的动态变化进行了研究,指出中风引起的失语症患者的语言重组经历了三个阶段:在康复初期,大脑内没有梗死的左侧语言区域被激活得很少;但到第二阶段,两侧语言区域的激活都大量增加,尤其是右侧的同源语言区域起到替补作用,激活达到了最高峰;到最后的慢性恢复阶段,激活最高峰转移到了左侧,激活变得正常。第二阶段的功能替代现象表明大脑存在功能可塑性,可以通过训练右侧同源布洛卡区,恢复失语症患者的语言功

能。Hillary(2008)在综述有关工作记忆的研究时指出,临床上工作记忆失调的病人相比于健康人,其工作记忆的内在机制会出现大脑区域的激活重组现象,前额叶也被重新激活来替代受损脑区的原有功能,所以在治疗工作记忆受到损伤的患者时,可以制定相关的任务进行认知干预,通过不断地练习激活患者的前额叶,使其记忆功能得到有效的改善。Goldstein 等人(2007)通过 FMRI 技术研究了可卡因吸毒者对可持续注意任务的练习效应,结果显示药物成瘾者的练习效应主要出现在前额叶和小脑,而控制组被试的练习效应主要出现在大脑的后部区域,该研究还发现吸毒者的神经习惯化受到损害。所以针对药物成瘾的患者,不仅要强迫其停止毒品的滥用,还要辅助以外部的认知干预,通过不断强化,使他们的神经习惯化得以恢复,可持续注意的能力也随之提高。已有大量研究表明通过练习可以改善受损的高级认知功能和认知控制能力,甚至有研究者指出所有的脑损伤患者只要及时接受正规的功能训练都会收到很好的疗效,从而使受损的脑区功能得以修复或补偿(郑秀丽等, 2007; Kelly 等, 2006)。

第二,大脑功能的可塑性除了对高级皮层功能障碍有临床意义外,还对感觉运动障碍的治疗起作用。Nudo 等人(1997)通过控制患者手的运动,主要包括患肢功能训练和健肢的部分训练,结果显示这些训练可以改善患者的运动功能和皮质功能重组。Uoyd(2000)也提出类似的观点,指出对中风患者的上肢进行强化训练,可以改善患者的运动功能。MacIver 等人(2008)则对幻肢痛截肢病人进行心理意向练习,研究表明该练习促进了大脑皮层的功能重组,减轻了病人的疼痛感。这类研究理论上有助于幻肢痛的病理生理学发展,实践上则提供了一种新颖简单的减轻病痛的方法。近期 Hubbard 等人(2009)指出由于经验和练习可引起大脑的可塑性变化,在中风等疾病的治疗中,可以通过不断对病人进行特殊性任务的训练,使其运动功能得以恢复。所以有效的运动练习不仅有利于神经系统在功能上的恢复,而且有助于疾病状态下脑功能的重组,是康复治疗的有效手段,还可进一步针对患者的状况提出不同形式的练习。

第三,练习引起的大脑功能可塑性还表现在能够减少甚至逐渐消除个体的负性情绪和情感。例如, Tang 等人(2007)对被试进行短暂的情绪放松训练,结

果表明他们的注意分布习惯被改变了,并且减少了焦虑、抑郁等负性情绪。罗非等人(2009)曾研究过大脑功能可塑性与灾后心理功能康复的关系,并为地震受灾的人们提出了一系列的心理调节方案,通过放松等练习,训练参与者健康用脑,进一步修复他们的心理创伤,提高心理健康水平。所以特定的练习可以减少人们的负面情绪和情感,让我们以更为健康的生理和心理状态面对人生。

3.2. 教育意义

前述我们介绍的是练习引起的大脑可塑性在临床上的治疗作用,除此之外,随着认知神经科学与教育越来越密切的联系,大脑可塑性的研究也将在教育事业上发挥重要的作用。例如,近来 De Smedt 等人(2010)在探讨认知神经科学与数学教育的关系时提出了一个新的研究领域—教育神经科学。其本质是认知科学的一个分支,是要整合教育学、心理学、神经科学等学科,借助多种脑成像技术,深入的分析人的心理,以达到科学改进教育理论和教学方法的目的(胡谊,桑标,2010)。

从认知神经科学上来讲,大脑皮层的可塑性贯穿人的一生,可塑性随着人生阶段的不同而不断发生变化,而且不同脑区的可塑性也是不断变化的,也就是从青少年到老年,大脑都是可塑的。所以要根据练习引起的大脑激活变化的不同模式及其影响因素来制定出一系列的科学锻炼大脑的方案,让大脑的可塑性与教育有效的结合起来,更好的开发脑,运用脑,使脑得到可持续的利用。

首先,在青少年的教育方面,Kaufmann 等人(2008)在研究数字比较时发现,儿童做数字比较题时激活了大脑左侧缘上回和中央后回,这两个区域与手指活动有关,而成人并没有出现这种情况。这一结果揭示儿童比较数的大小需要数手指这一动作。所以,对小学儿童的数学教育要采用形象生动的教学方式,不能生硬的只讲理论知识,要借助外界事物,例如,数手指,数火柴棒,做游戏等。Dehaene 等人(1999)的研究也曾表明对简单算术题目进行大量的练习,激活的是大脑的语言系统。Zago 等人却指出,复杂计算的练习,激活的是大脑视觉空间区域。这就提示我们不同的计算类型存在不同的认知加工机制,导致激活的大脑区域有很大的差异。运用到教学实践上,需要考虑造成这

种差异的原因,以便实施有效的教学干预,通过不同的数学专项训练,实现不同脑区的可塑性发展,以促进儿童对不同数概念的理解和操作。最近 Kleber, Veit 等人(2010)对练习引起的发音技能的大脑功能可塑性做了相关的研究,被试有歌剧演唱家,练习发音的学生以及非专业人员,结果显示,随着发音技能的训练,大脑两侧初级体觉皮层内出现了激活的显著增加。而且歌剧演唱家们右侧的主要感觉运动皮层内还出现了额外的激活。该研究提示我们发音系统的大脑机制是可塑的,由于发音技能的训练程度不一样,被试的大脑皮层激活强度和范围就有很大的不同。所以对练习声乐的学生来讲,要不断地进行发音技能的训练,教师也应该因材施教,制定出科学的练习方案,循序渐进的使学生达到娴熟的程度。越来越多的研究者和教育者已经意识到可以利用练习引起的大脑可塑性研究成果,科学地开展在校学生的教育教学,同时课堂教育实践可促进大脑可塑性的研究,进一步分析和证实大脑在教育、培训等经验的影响下产生的可塑性变化及相应的认知机制(王亚鹏,董奇,2007)。

其次,在老年人大脑的可持续利用方面。由于年龄的增长,人体各个功能都会有不同程度的衰退,认知功能也会出现轻度的障碍,随着中国人口老龄化问题的严重,解决人口老龄化问题,提高老年人的认知功能已十分必要。由于大脑在整个一生中都具有可塑性,所以老年人的大脑也可以通过训练得到改善,也就是我们常说的“活到老,学到老”。Lustig 等人(2009)曾提出可以通过认知行为干预等训练措施来改善老年人的认知功能,他们不仅综述了老年人脑可塑性的认知神经科学基础,比如老年人脑认知功能失调可能是由于某一区域激活的减少,所以可通过特定训练增加该区域的激活量,他们还总结了多种行之有效的训练策略和干预措施,可积极地改善老年人的记忆、推理等认知功能。

此外,有关练习引起的大脑功能变化的研究亦具有重要的理论意义。一方面,深化了我们对先天基础与后天干预相互关系的认识。尤其是,有关练习引起大脑激活的变化模式的研究一定程度上揭示了后天的干预和训练对先天基础产生影响的模式。另一方面,有关练习引起的大脑功能变化的研究,还可以为一些理论观点提供依据。例如,新皮亚杰学派代表人物之一 Karmiloff-Smith (1992)曾提出了“表征重述理

论”。该理论认为问题解决成功后，通过表征重述，知识也能得以建构。即对已经获得的表征进行反复练习和表征，能够获得新的表征、知识。以往利用行为研究检验该理论时会遇到一个困难，即反复练习后内在的表征发生变化未必会在行为中表现出来，而认知神经机制的研究则可以对内表征是否发生变化在脑层面进行一定的检验。目前已有研究发现脑细胞从成功经验中可以获得更多知识(Histed, et al., 2009)，这为表征重述理论提供了脑细胞层面的支持。而如前所述大脑皮层激活的真正再重组模式的发现，则为表征重述理论提供了脑皮层层面的支持。

4. 小结

本文主要综述了练习引起的大脑功能激活的变化模式及其影响因素，从而提供了大脑受损及功能性障碍患者在临床上康复治疗的内在于机制，并且说明了结合这些内在于机制在教育教学中提出合理教学方案的必要性和可行性，以便科学的开发大脑，提高学生的认知能力。然而，目前有关练习影响大脑激活变化模式的研究还存在以下几方面的不足。

第一，我们讲到练习引起大脑功能激活增加这一模式，指皮层表征不断扩大或者是某一区域内的反应强度不断增加，但任务到底引起的是表征扩大还是某一区域反应强度不断增加，现在我们还不能对这一问题进行较好的区分(Kelly, et al., 2006)。

第二，在分析影响因素时，为什么引起激活增加这一模式的练习任务主要是感觉或运动任务，而引起激活减少的练习任务主要是高级的认知任务，这一现象还有待进一步分析和探讨。

第三，练习引起功能性激活变化的大多数实验任务中，有关情绪情感这方面的研究还比较缺乏，所以练习任务的广度有待拓展。

第四，认知神经科学在教育方面的研究在广度和深度上都还有很大的不足，例如，科学研究提出了教育问题的内在于机制，但如何根据研究结果制定有效的教学方案和策略，这都有待于进一步的探讨。认知神经科学研究也还无法深入学生更高级的认知活动和心理品质等内容(Willingham, 2009)。

近期也有研究对练习引起的大脑可塑性提出质疑，Owen 等人(2010)让 11430 个被试进行了六个星期的在线训练，结果表明，通过训练大脑来改善认知功

能是徒劳无效的，研究者认为虽然对训练过的具体任务被试的表现有所改善，但他们的记忆，推理以及学习这些整体认知能力并没有相应的提高，也就是练习大量的认知任务不会使自己变得更加聪明。这一研究结果引起了众多学者专家的讨论。例如，Snyder, Moore 等人(2010)就从几个方面对这个研究提出了异议，他们认为 Owen 等人实验中的练习任务是特定的游戏，不够系统，也不够完整，实验时间也不够长，这些都不足以提高整个认知技能。此外，该研究中被试都是那些自愿玩这类游戏的人，这可能也会带来系统偏差。Owen 本人则对此进行了反驳，并指出他们的研究并不是否认训练对病人不起任何作用，而是训练起作用的范围很有限。

概括来讲，有关练习引起的大脑功能变化的研究使我们对大脑可塑性获得了越来越深入的认识，不过将来的研究一方面要加强和深化基础研究，解决目前研究中尚存的问题和不足，另外一方面要加强其在临床、教育和社会生活实践中的应用。

参考文献 (References)

- 郭瑞芳, 彭聃龄(2005). 脑可塑性研究综述. *心理科学*, 28 期, 409-411.
- 胡谊, 桑标(2010). 教育神经科学: 探究人类认知与学习的一条整合式途径. *心理科学*, 33 期, 514-520.
- 罗非, 罗劲, 吴一兵, 丁之光, 李佳音, 王锦珠, 郭建友(2009). 脑功能可塑性与灾后心理功能康复. *心理科学进展*, 17 期, 594-601.
- 王亚鹏, 董奇(2007). 脑的可塑性研究: 现状与进展. *北京师范大学学报(社会科学版)*, 201 期, 39-45.
- 郑秀丽, 敖纯利, 沈抒, 谢欲晓, 尹文刚(2007). 大脑高级皮质功能可塑性的认知神经心理学研究进展. *中国康复医学杂志*, 22 期, 1044-1046.
- Andreasen, N. C., O'Leary, D. S., Cizadlo, T., Arndt, S., Rezai, K., Watkins, G. L., et al. (1995). PET studies of memory: Novel versus practiced free recall of word lists. *Neuroimage*, 2, 284-305.
- Beauchamp, M. H., Dagher, A., Aston, J. A., & Doyon, J. (2003). Dynamic functional changes associated with cognitive skill learning of an adapted version of the Tower of London task. *Neuroimage*, 20, 1649-1660.
- Bernstein, L. J., Beig, S., Siegenthaler, A. L., & Grady, C. L. (2002). The effect of encoding strategy on the neural correlates of memory for faces. *Neuropsychologia*, 40, 86-98.
- Chein, J. M., & Schneider, W. (2005). Neuroimaging studies of practice-related change: fMRI and meta-analytic evidence of a domain-general control network for learning. *Cognitive Brain Research*, 25, 607-623.
- Cools, R., & Robbins, T. W. (2004). Chemistry of the adaptive mind. *Philosophical Transaction, Series A, Mathematical, Physical, and Engineering Sciences*, 362, 2871-2888.
- Dahlin, E., Bäckman, L., Neely, A. S., & Nyberg, L. (2009). Training of the executive component of working memory: Subcortical areas mediate transfer effects. *Restorative Neurology and Neuroscience*, 10, 405-419.
- Dehaene, S., Spelke, E., Pineda, P., Stanescu, R., & Tsivkin, S. (1999).

- Sources of mathematical thinking: Behavioral and brain-imaging evidence. *Science*, 284, 970-974.
- De Smedt, B., Ansari, D., Grabner, R. H., Hannula, M. M., Schneider, M., & Verschaffel, L. (2010). Cognitive neuroscience meets mathematics education. *Educational Research Review*, 5, 97-105.
- Elbert, T., Pantev, C., Wienbruch, C., Rockstroh, B., & Taub, E. (1995). Increased cortical representation of the fingers of the left hand in string players. *Science*, 270, 305-307.
- Erickson, K. I., Colcombe, S. J., Wadhwa, R., Bherer, L., Peterson, M. S., Scaff, P. E., et al. (2007). Training-induced functional activation changes in dual-task processing: An fMRI study. *Cerebral Cortex*, 17, 192-204.
- Fincham, J. M., & Anderson, J. R. (2006). Distinct roles of the anterior cingulate and prefrontal cortex in the acquisition and performance of a cognitive skill. *The National Academy of Sciences of the USA*, 103, 12941-12946.
- Frutiger, S. A., Strother, S. C., Anderson, J. R., Sidtis, J. J., Arnold, J. B., & Rottenberg, D. A. (2000). Multivariate predictive relationship between kinematic and functional activation patterns in a PET study of visuomotor learning. *Neuroimage*, 12, 515-527.
- Garavan, H., Kelley, D., Rosen, A., Rao, S. M., & Stein, E. A. (2000). Practice-related functional activation changes in a working memory task. *Microscopy Research and Technique*, 51, 54-63.
- Glabus, M. F., Horwitz, B., Holt, J. L., Kohn, P. D., Gerton, B. K., Callicott, J. H., Meyer-Lindenberg, A., & Berman, K. F. (2003). Interindividual differences in functional interactions among prefrontal, parietal and parahippocampal regions during working memory. *Cerebral Cortex*, 13, 1352-1361.
- Goldstein, R. Z., Tomasi, D., Alia-Klein, N., Zhang, L., Telang, F., & Volkow, N. D. (2007). The effect of practice on a sustained attention task in cocaine abusers. *NeuroImage*, 35, 194-206.
- Hempel, A., Giesel, F. L., Caraballo, N. M., Amann, M., Meyer, H., Wustenberg, T., et al. (2004). Plasticity of cortical activation related to working memory during training. *American Journal of Psychiatry*, 161, 745-747.
- Hillary, F. G. (2008). Neuroimaging of working memory dysfunction and the dilemma with brain reorganization hypotheses. *Journal of the International Neuropsychological Society*, 14, 526-534.
- Histed, M. H., Pasupathy, A., & Miller, E. K. (2009). Learning substrates in the primate prefrontal cortex and striatum: Sustained activity related to successful actions. *Neuron*, 63, 244-253.
- Hubbard, I. J., Parsons, M. W., Neilson, C., & Carey, L. M. (2009). Task-specific training: Evidence for and translation to clinical practice. *Occupational Therapy International*, 16, 175-189.
- Hund-Georgiadis, M., & von Cramon, D. Y. (1999). Motor-learning-related changes in piano players and non-musicians revealed by functional magnetic-resonance signals. *Experimental Brain Research*, 125, 417-425.
- Ikegami, T., & Taga, G. (2008). Decrease in cortical activation during learning of a multi-joint discrete motor task. *Experimental Brain Research*, 191, 221-236.
- Jansma, J. M., Ramsey, N. F., Slagter, H. A., & Kahn, R. S. (2001). Functional anatomical correlates of controlled and automatic processing. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 13, 730-743.
- Karmiloff-Smith, A. (1992). Beyond modularity: A developmental perspective on cognitive science. Cambridge, MA: MIT Press.
- Karni, A., Meyer, G., Jezzard, P., Adams, M. M., Turner, R., & Ungerleider, L. G. (1995). Functional MRI evidence for adult motor cortex plasticity during motor skill learning. *Nature*, 377, 155-158.
- Kassubek, J., Schmidtke, K., Kimmig, H., Lucking, C. H., & Greenlee, M. W. (2001). Changes in cortical activation during mirror reading before and after training: An fMRI study of procedural learning. *Cognitive Brain Research*, 10, 207-217.
- Kaufmann, L., Vogel, S. E., Wood, G., Kremser, C., Schocke, M., Zimmerhackl, L.-B., & Koten, J. W. (2008). A developmental fMRI study of nonsymbolic numerical and spatial processing. *Cortex*, 44, 376-385.
- Kelly, A. M., & Garavan, H. (2005). Human functional neuroimaging of brain changes associated with practice. *Cerebral Cortex*, 15, 1089-1102.
- Kelly, C., Foxe, J. J., & Garavan, H. (2006). Patterns of normal human brain plasticity after practice and their implications for neurorehabilitation. *Archives of Physical Medicine and Rehabilitation*, 87, 20-29.
- Kim, Y. H., Yoo, W. K., Ko, M. H., Park, C. H., Kim, S. T., & Na, D. L. (2009). Plasticity of the attentional network after brain injury and cognitive rehabilitation. *Neurorehabilitation and Neural Repair*, 23, 468-477.
- Kleber, B., Veit, R., Birbaumer, N., Gruzelier, J., & Lotze, M. (2010). The brain of opera singers: Experience-dependent changes in functional activation. *Cerebral Cortex*, 20, 1144-1152.
- Lustig, C., Shah, P., Seidler, R., & Reuter-Lorenz, P. A. (2009). Aging, training, and the brain: A review and future directions. *Neuropsychology Review*, 19, 504-522.
- MacIver, K., Lloyd, D. M., Kelly, S., Roberts, N., & Nurmikko, T. (2008). Phantom limb pain, cortical reorganization and the therapeutic effect of mental imagery. *Brain*, 131, 2181-2191.
- Munte, T. F., Altenmuller, E., & Jancke, L. (2002). The musician's brain as a model of neuroplasticity. *Nature Reviews Neuroscience*, 3, 473-478.
- Neubauer, A. C., Grabner, R. H., Freudenthaler, H. H., Beckmann, J. F., & Guthke, J. (2004). Intelligence and individual differences in becoming neurally efficient. *Acta psychologica*, 116, 55-74.
- Nudo, R. J. (1997). Remodeling of motor representations after stroke: Implications for recovery from brain damage. *Molecular Psychiatry*, 2, 188-191.
- Olesen, P. J., Westerberg, H., & Klingberg, T. (2004). Increased prefrontal and parietal activity after training of working memory. *Nature Neuroscience*, 7, 75-79.
- Owen, A. M., Hampshire, A., Grahn, J. A., Stenton, R., Dajani, S., Burns, A. S., Howard, R. J., & Ballard, C. G. (2010). Putting brain training to the test. *Nature*, 465, 775-778.
- Petersen, S. E., van Mier, H., Fiez, J. A., & Raichle, M. E. (1998). The effects of practice on the functional anatomy of task performance. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 95, 853-860.
- Petersson, K. M., Elfgren, C., & Ingvar, M. (1999). Dynamic changes in the functional anatomy of the human brain during recall of abstract designs related to practice. *Neuropsychologia*, 37, 567-587.
- Poldrack, R. A. (2000). Imaging brain plasticity: Conceptual and methodological issues—a theoretical review. *Neuroimage*, 12, 1-13.
- Poldrack, R. A., & Gabrieli, J. D. (2001). Characterizing the neural mechanisms of skill learning and repetition priming: evidence from mirror reading. *Brain*, 124, 67-82.
- Sayala, S., Sala, J. B., & Courtney, S. M. (2006). Increased neural efficiency with repeated performance of a working memory task is information-type dependent. *Cerebral Cortex*, 16, 609-617.
- Saur, D., Lange, R., Baumgaertner, A., Schraknepper, V., Willmes, K., Rijntjes, M., & Weiller, C. (2006). Dynamics of language reorganization after stroke. *Brain*, 129, 1371-1384.
- Seidler, R. D., Purushotham, A., Kim, S. G., Ugurbil, K., Willingham, D., & Ashe, J. (2002). Cerebellum activation associated with performance change but not motor learning. *Science*, 296, 2043-2046.
- Snyder, P. J. (2010). <http://www.nature.com/news/2010/100420/full/4641111a.html>
- Tang, Y. Y., Ma, Y., Wang, J., Fan, Y., Feng, S., Lu, Q., et al. (2007). Short-term meditation training improves attention and self-regulation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104, 17152-17156.
- Uoyd, D. (2000). Virtual lesions and the not-so-modular brain. *Journal of the International Neuropsychological Society*, 6, 62-67.
- van Raalten, T. R., Ramsey, N. F., Duyn, J., Jansma, J. M. (2008). Practice induces function-specific changes in brain activity. *PLoS ONE*, 3, Article ID: e3270.
- Zago, L., Pesenti, M., Mellet, E., Crivello, F., Mazoyer, B., & Tzourio-Mazoyer, N. (2001). Neural correlates of simple and complex mental calculation. *NeuroImage*, 13, 314-327.