

學習行為與神經系統

吳京一

國立臺灣師範大學 生物學系

地球上的任何動物，與環境有不可分的關係。神經系並不十分發達的低等動物，是靠本能來對付環境之變化。愈高等的動物，即靠學習所得的經驗來對付環境之變化，或以更積極的態度來影響於環境。所謂『學習』(learning)是指動物和環境之間所產生的永續性行為的變化(persistent changes)。在生物學上這些行為變化即指神經機能之變化，而永續性行為之變化是起因於神經系統構造之變化。

學習行為的面貌是多方面的；例如先天性盲人經過開眼手術後，視力之回復與發達需要長時間的學習，才能使視力漸漸回復。情緒之激烈變化；如生氣、恐懼等皆會影響學習行為之成果。除這些外，本能亦頗受學習行為的影響，常經由學習才能充分發揮。動物之中樞神經系愈發達，其本能行為愈依賴神經系而表現。

成熟與學習

隨著動物的發育、成熟所發生的某些行為，與學習行為相當類似，但顯然不是學習的行為。學習是經過經驗獲得的行為之永續性變化，而成熟是隨著個體成長—如神經細胞、肌肉或內分泌腺等成長—發生的必然結果。成熟不等於學習，最好的實驗例子如蝾螈（圖一）的游泳實驗。在這裡簡單說明如下：

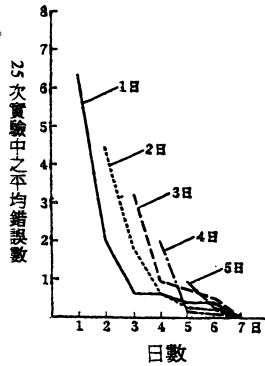
取剛孵化的蝾螈幼體群分為兩組；一組為對照組，另一組為實驗組。繼續飼養此兩組動物至開始游泳。兩組剛開始游泳但並不十分敏捷游泳時，將實驗組移浸於麻醉液中輕度麻醉，這樣可以抑制牠們的游泳運動，但仍可攝食，繼續生長。把對照組的蝾螈飼育至十分敏捷游泳時，將實驗組的輕度麻醉停止，然後直接置於水中。這時候我們很驚訝地發現，實驗組動物雖然未經過學習，但與對照組動物一樣能夠開始很敏捷的自由游泳。可見，實驗組的蝾螈能夠游泳，是靠本身成長而引起，不是靠學習獲得的。



圖一：北美產蝾螈（Triturus）。兩生類。存在水中棲息時，體色為橄欖綠色，而在陸地生活時為紅色。

惟在一般狀況下，行為之變化不易區別為成熟或學習所引起的結果。成熟與學習互相協調、協助，而有利於行為之改變。例如小雞剛孵化時，啄食穀粒並不順利，但經4-5日之學習後就能完全自如（對照組）；如果剛孵化後的小雞放在完全黑暗的環境中，而飼育者（實驗者）用手直接餵小雞啄食，如此

飼養1日（一日群）、2日（2日群）……5日（5日群）後，只要將小雞放在明亮處餵食，牠們都在極短時間內啄食自如。這實驗結果表示小雞的神經系成熟就能提高學習成果（圖二）。

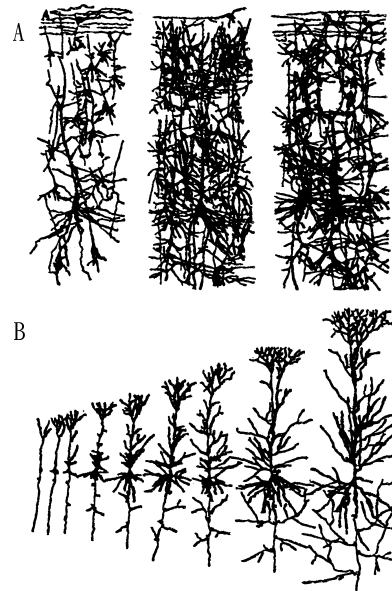


圖二：黑暗中飼育之小雞的啄食行為發達之情形，例如圖中4日群一指小雞在黑暗中；飼育4日後放明亮處後能夠在3日內即至第7日就可以自由啄食。其他類推。

初期學習與後期學習

人的成長過程中分初期學習與後期學習兩種。初期學習指幼兒時期的學習。一般來說，學習過程相當緩慢，且為step by step的學習行為。在初期學習中，機械性反覆學習是必要的，且因為這學習行為是隨著身體成長而熟習，因此開始學習的時間非常重要。我們都知道，學習新的語言在幼兒期最有效，成人後雖然努力學習，但效果並不那麼理想；在運動機能之學習如溜冰等，亦在幼兒期開始，學習效果會相當良好，如果失去了適當的開始時期，學習效果常常事倍功半而且相當不理想。後期學習的學習效果也是一樣，學習行為能夠迅速完成，多半利用語言或累積經驗獲得的概念來協助學習為其特徵

，因此後期學習可以說是累積初期學習的成果而達成。這些學習與中樞神經系的神經纖維（軸突）之成長而發達及複雜網絡的形成有關（圖三）。



圖三：A.專司手運動之人類大腦皮質神經細胞之成長及纏絡發達之情形，由左至右，剛出生時、生後3個月、生後15個月（J.L.Concl）。
B.人類大腦皮質運動區的錐體細胞樹突發達狀況（S.A.Sarkisov）。

學習的種類

學習行為有單純的，也有非常複雜的。下面簡單說明幾種學習及一般法則。

印痕（imprinting）：這是很單純的且最著名的本能行為。這是一般鳥類在孵化後，常可見到的現象。剛孵化的幼鳥會跟隨牠孵化時第一眼所看到的母鳥走。我們都看過一群小鵝跟隨澳洲動物行為學家K.Lorenz的最有名照片。如果將但放在藏有鬧鐘的鬧鐘箱

旁孵化，只要鬧鐘箱移動，牠們也會跟著鬧鐘箱移動，所以印痕行為也可以算是一種學習。

印痕行為的特徵是必須在小鳥孵化後幾小時至幾天內完成印痕，如果超過印痕時間，印痕行為會失去作用。這種印痕行為是小鳥的神經系統在初期發生的某種特殊條件之下才能完成的，因此印痕時間對印痕行為是很重要的。

習慣化 (habituation)：在單細胞動物，也有類似持有神經系之高等動物對外刺激所引起之反應。單細胞動物雖然沒有真正的神經系統，但持有習慣或熟習現象。習慣是最原始且最簡單的學習行為之一。我們如果要研究原生動物之學習行為，首先必須尋找引起反應的刺激，然後繼續刺激使原生動物不斷產生反應。刺激時間一久，反應之強度或高低會減低，這種現象就是習慣化。很有名的實驗是用草履蟲產生制約反射的實驗，而對其他單細胞動物也可用同樣的方法，產生制約反射或學習行為。

至於比原生動物較高等的動物也有習慣化行為。1919年Parker發現水螅（腔腸動物）有簡單的學習行為。他多次把食餌碰觸水螅口周圍左邊的觸手，但不給攝取食物入口的機會；如此連續做好幾次刺激後，最後雖然食物真正給予此邊觸手，左側的觸手卻沒有捲取食物的行為；但如果把食物碰到右側未曾碰過食物的觸手時，觸手立刻把食物捲取而放入口內。Parker把這種學習行為稱為適應性學習 (adaptive learning)。

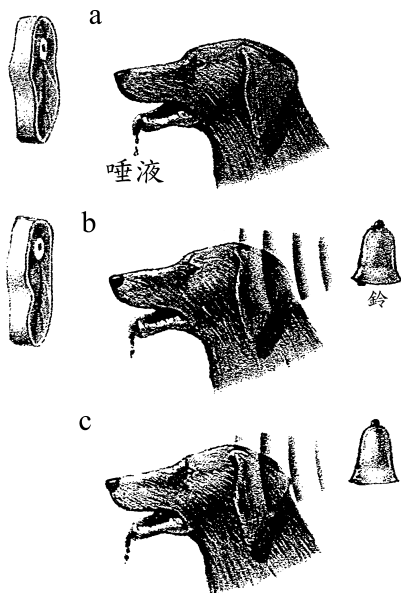
如上述，習慣化是由原生動物到高等動

物都有的現象，但有些研究者認為以原生動物、腔腸動物或棘皮動物的習慣行為，只是順應現象，僅僅是對物理性、化學性等的刺激所引起的行為而不是學習。真正的學習行為在動物演化史上屬於多毛類（環形動物門），如沙蠶或蚯蚓等以上之動物才有學習行為。

學習行為有消極學習 (negative learning) 及積極學習 (positive learning) 兩種；前者指除去對身體不愉快反應的學習，而後者指獲得新能力的學習行為。積極學習中最簡單的是制約反射，它又分為古典及道具的制約反射兩種。

古典的制約反射 (classical conditioned reflex) 或稱應答制約反射或稱第一型制約反射，是俄國神經生理學者Pavlov所導入的。有一例是很有名的狗、食物及鈴聲所組合的實驗。狗吃食物時，自然地分泌多量的唾液以便消化食物。實驗中若給予食物之前，先給牠聽與分泌唾液無關的鈴聲多次。經多次之實驗，最後狗只要聽到鈴聲，牠就分泌唾液出來。換句話說，唾液的分泌是被與分泌唾液無關的中性刺激的引起（圖四）。

在上述實驗中，鈴聲為制約刺激 (conditioned stimulus, CS)。對鈴聲所引起的唾液分泌為制約反射 (conditioned reflex, CR)；對食物引起的唾液分泌稱為非制約反射 (unconditioned reflex, UCR)；食物本身是非制約刺激 (unconditioned stimulus, UCS)。多次同時給與CS及UCS的同時刺激（稱為強化 reinforcement）後，只要給與CS就可引起反應，表示已經形成了CR。



圖四：Povlov 的制約反應。a:當呈現食物時（非制約刺激）狗開始流唾液。b:鈴聲響（非制約刺激）與食物同時呈現數次後，食物與鈴聲聯絡。c:最後狗聞鈴聲就流唾液。

制約反射

大部分的工具制約反射學習比古典的制約反射複雜。工具制約反應（instrumental conditioning response）或稱動作制約反應、或稱第二型制約反應），指動物經過訓練學到須以積極的態度來作用於環境，才能獲得報酬或除去不愉快的事情發生。例如欲得食物而學習按鍵盤（報酬訓練），或為逃避電擊的痛苦而學習逃避行為（逃避訓練）等皆是。這與古典的方法不同，因為動物須要幾次強化，而以積極的態度來影響於環境才能獲得學習。換言之，學到了制約反應才可以獲得報酬，而學習當中，需要使用一些手段（工具）來強化，因此稱為工具制約反射。

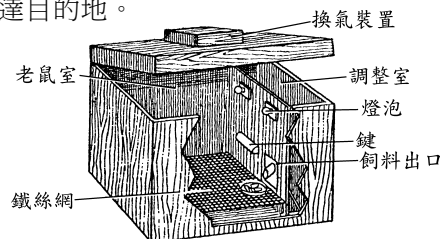
工具制約反射，最有代表性的例子是利用 Skinner 箱（圖五）作的實驗。其他如圖六等逃避裝置亦多利用於逃避、迴避訓練。在逃避、迴避裝置利用電刺激，引起老鼠之恐懼而學習如何逃避、迴避等的訓練。迴避訓練時所用的 CS，大部分是聲音或光，而 CS 後一定時間內（例如 5 秒內）給與電刺激（UCS）。經過多次學習後，學到利用 CS 至 UCS 之間要逃避，而避免遭受電的刺激。

本實驗以聲音、光的制約刺激（CS）及電刺激（UCS）之不快感覺，而引起的預期反應（恐懼）為制約刺激，因恐懼而學到迴避反應，因此本實驗含有逃避與迴避的過程。

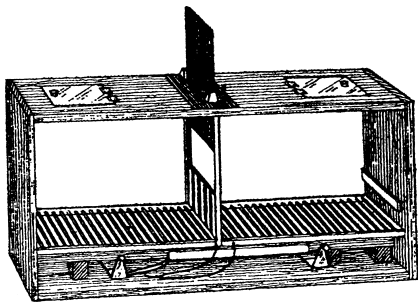
嘗試與錯誤學習（trial and error learning）

嘗試與錯誤學習之主要原理與工具制約反射原理相似，而常用的工具是迷津（maze）。迷津有各種各類的形式，如下圖是 Lashley（1929）所用於偵測老鼠腦部受傷的位置、受傷的程度與學習效果的關係之裝置（圖七）。

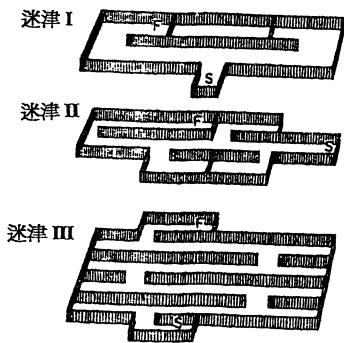
學習迷津主要利用老鼠之感覺器官。有些老鼠利用視覺，有的利用觸覺來學習如何到達目的地。



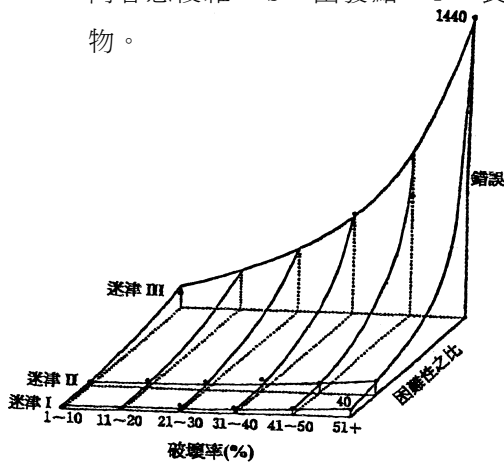
圖五：Skinner's box。老鼠押手鍵才有飼料由飼料口跳出來，如果老鼠還想吃，就須再押手鍵一次；如此，牠就學到押鍵反應。



圖六：先把老鼠放在圖中之右小房內，然後給予電擊於床部鐵格子上，使老鼠逃避至左小房內，然後再電擊左小房床部，使老鼠又逃避至右小房內；如此連續做幾次後老鼠獲得逃避反應。



圖七-1：Lashley 之迷津。欲檢測老鼠腦之損傷部位與受傷程度對學習行為的影響。圖中(1)內容簡單，(2)、(3)內容愈複雜。S：出發點，F：食物。

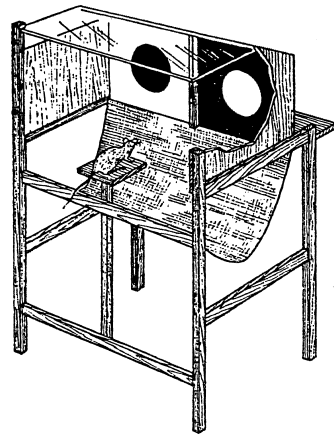


圖七-2：以迷津之困難性、腦破壞大小、學習

遲緩（錯誤）三者實驗之三次元表示圖。（Lashley）

辨別學習 (discrimination learning)

動物接受兩個或兩個以上的刺激後，選擇其中某特定之刺激，以發生正確反應謂之辨別學習。如圖八中，使老鼠在黑白兩種顏色(刺激)中，一定要選擇黑色的學習。如果牠選擇黑色而跳躍，則可以得到報酬(食物)；如果選擇白色，則會得到處罰(掉落在底下鐵絲網上)。實驗中，同時提示二個或二個以上的刺激(顏色)，而只對一種顏色起反應時，稱為同時辨別；若一次只用一種刺激，等到正確顏色出現時才有反應，稱為繼時辨別(圖八)。



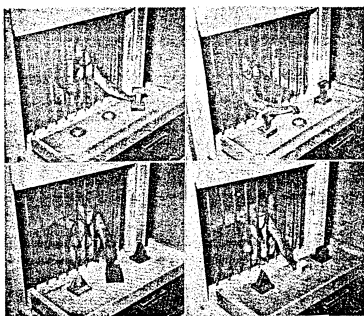
圖八：Lashley 之跳躍台。老鼠在跳躍台上要辨別黑圈或白圈後跳躍；如果辨別正確，可在後台上得到報酬，不正確，則被彈回後掉落在鐵絲網上。

較高級的學習有 Harlow (1949) 所研究的「學習鑲嵌」(learning set)，屬於多項問題式學習 (multiple problem learning)。多

項問題式學習指猿猴經過一定次數的新問題提示，而獲得到正確答案後，更換了新的問題。如此共有 200～300 個問題連續出現。訓練當中，每次提示的問題須得到近於 100% 的正確答案，使牠在實驗中可以能夠正確的回答。換言之，猿猴經過相當多次的多樣辨別訓練後，就獲得「了解學習的方法」(learning how to learn)。

Harlow 發現學習與大腦皮質聯合區 (association area of cortex) 發達程度，有明顯的對應關係，因此認為用多項問題式學習，可以測出動物知能的高低。

更高級的學習方法有奇異問題 (odddity problem) 或對問題 (matching problem) 等。前者對 3 個 1 組的刺激物或模型 (其中 2 個的顏色和型態完全相同) 中，使受驗動物取出不相同之另 1 個 (圖九)；後者在刺激槽內有標本區及選擇區兩種。猿猴在選擇區域內的各種物體中，選擇而取出與標本區內相同顏色和型態的物體。這些較複雜的訓練有遲延反應法 (delayed reaction)、雙重交替法 (double alternation)、遲延交替法 (delayed alternation) 等。



圖九：猴子正在接受奇異問題 (Stone, 說明本文)。

除了上述幾種學習外，還有很多學習方法，如推理學習、問題箱 (problem box) … 等。這些訓練方法在心理學都有，在此，僅簡單介紹上述幾種。

學習之法則

有關學習的基本法則，各有不同的主張，惟綜合各說法似可歸化為下列三點：

第一為接近法則 (law of contiguity)：即 CS 與 UCS 須同時或連續出現。CS 至 UCS 之間不可過長；如果時間的間隔延長，條件反射就不易形成。

第二是練習法則 (law of exercise)：指 CS-UCS 之組合需要多次反覆出現，才能使 CR 強度增加。

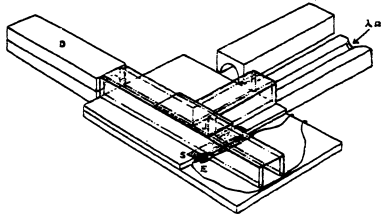
第三為強化法則 (law of reinforcement)：指強化作用在獲得學習的效果上不可或缺。

動物演化與學習行為

若由動物之演化、系統發生 (phylogenetically) 的立場來討論學習能力時，首先的問題是那一門以上的動物始有學習能力。一般而言，學習能力隨著動物神經系統的發達程度而不同。

原生動物門或腔腸、棘皮動物門的動物，到底有無學習能力？這問題，至今爭論不休。但我們都認為，學習能力在左右對稱、神經有突觸 (synapse, 即指神經與神經的接觸處) 的環形動物門以上的動物，才表現得清楚。身體左右對稱的蚯蚓可以辨別簡單的位置關係。利用「T」字迷津可以證實，在迷津一側敷有砂紙作為警告，如果蚯蚓爬過

砂紙，就會遭受電擊。如此經過 20-100 次之嘗試，蚯蚓不再往砂紙的一側前進，以免電擊，而往沒有砂紙的方向爬行 (Yerkes, 1912) (圖十)。

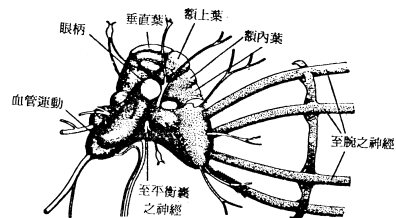


圖十：蚯蚓 T 形迷津。蚯蚓在 J 處向右轉，可以到暗又濕的 D 房，而不受 E 處的電刺激，S 處敷有砂紙或有刺激性的鹽類溶液。(Maier & Schneirla)

實驗中，若切除蚯蚓前面五節(含腦)，或只除去頭部腦神經節時，這種蚯蚓還可以學習。這事實表示學習行為—(神經系統內引起的某種變化)—可以在後半部體節的神經節內引起。同樣的結果，在扁形動物門的渦蟲(planaria)實驗中也可以得到。以光照刺激作為制約刺激(CS)；電擊作為非制約刺激(UCS)。渦蟲遭受電擊時，身體作強烈的收縮而離開刺激源。如此，渦蟲接受 150~200 次電擊和同時光照後，一旦不電擊只有光照時，身體就會收縮。再把這種渦蟲橫切成頭部與尾部兩半，因再生能力強，經過四週後再生成兩隻渦蟲，而這兩隻渦蟲也有上述的逃避反應；再把再生的渦蟲又切成兩半，第二次再生後的個體，還有這種制約反射。若把已學得逃避行為的渦蟲磨碎，攪拌混合在飼料中，而給予未學有逃避反射的渦蟲時，這渦蟲也有逃避行為。逃避行為除了神經系統有關外，可能也有生化學上反應的

問題。如果將切成兩半的渦蟲放在含有 RNA 分解酵素溶液中使牠再生時，新再生的渦蟲就喪失逃避行為。

無脊椎動物中屬於頭足類的烏賊或章魚，有相當好的學習能力，尤其是章魚，可使用視覺或觸覺來辨識刺激物之能力，是很驚人的。章魚腦中有垂直葉(vertical lobe)具有高等機能(圖十一)。如果切除垂直葉，章魚的學習行為就不易形成。至於節肢動物可學習更複雜的迷津或辨別學習。尤其蜜蜂的辨別學習，螞蟻的迷津學習皆很有名。這些頭部持有中樞神經系的頭足類及節肢動物，其學習能力比沙蟲類進步，但若與脊椎動物比較，這些高等無脊椎動物的學習能力還差得很多；牠們的行為大多僅限於趨性(taxis)、反射(reflex)、本能(instinct)所發出的定型化(stereo-typed)行為而已。



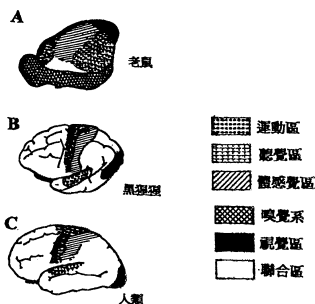
圖十一：章魚之大腦。

脊椎動物的神經機制更複雜。牠們有管狀神經向頭部方向發展，形成頭部集中化(encephalization)現象。魚類的前腦雖然未發達，但大腦以外的腦脊髓已相當發達。比魚類高等的兩棲類、爬蟲類已有腦半球及腦室(ventricle)，也有前腦皮質與前腦神經節的區別。魚類可以正確地做到辨別學習、迷津學習，其學習速度除了無脊椎動物的螞蟻

以外，也較快，較正確。同樣的例子在兩生類的青蛙也可以見到。

鳥類是相當聰明的脊椎動物，容易學習更複雜的行為，而哺乳類的大腦十分發達，學習能力之高低與大腦發達之程度成正比，雖然也有大腦型態進化與機能之發展間不一致的現象。但一般來說，隨著神經之頭部集中化與機能之分化，會出現高度的學習能力。雖然同是哺乳類，屬於較低等哺乳類的老鼠與高等哺乳類的類人猿如黑猩猩等靈長類，其學習能力差別特大。在靈長類動物及人類，隨著大腦皮質的聯合區與視丘聯合核之特別發達，才能夠推理、發展抽象之能力及象徵化能力（如言語）等新學習能力的出現。

有了這些新能力，動物不但可依賴本能、習慣化等外，經過觀察、推理及言語之使用，皆可適應而有積極地改變之能力（圖十二）。



圖十二：哺乳動物的大腦皮質之功能。A.老鼠。B.黑猩猩 C.人類（Penfield）。

學習及其神經機制

在過去，研究中樞神經（包括腦部與脊髓）在學習行為上的任務，多半採用直接破壞大腦之一部或其他神經系來驗證。在最

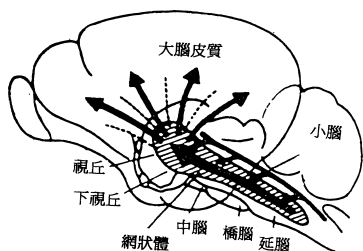
近，多採用電腦及電刺激等方法，來觀察動物在學習中的神經活動。

對「印痕」的神經機制至今不明，但因「印痕」行為與本能行為很像，因此，被推測和下視丘的功能，或下視丘與大腦邊緣系的聯合功能有關。

以神經電生理學的立場來解釋「習慣化」，認為是感覺神經衝動在神經突觸間傳遞過程被阻斷的結果。因此認為腦幹的中腦網狀體，在形成習慣化上佔重要的地位，而現已發現不同腦幹網狀體會產生不同「習慣化」（圖十三）。

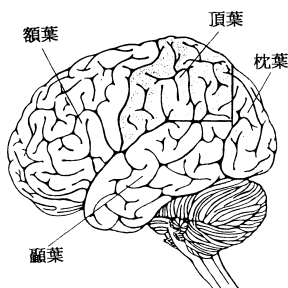
中樞神經系的大腦、腦幹、脊髓等部位，與學習行為間有下列密切關係，茲簡單說明如下：

大腦新皮質：自古認為大腦皮質是學習機能表現最重要的場所。Pavlov 首先認定要形成制約反應，大腦皮質是不可或缺的。他認為學習訓練是使皮質之制約刺激與非制約刺激之間產生機能上的結合，後來多數研究者發現制約反應的基礎不在皮質，而在皮質下層。換言之，除去大腦皮質的動物亦能夠產生制約反應。另外也發現，有些大腦皮質機能損傷時，不影響其他皮質特有的機能；如大腦的視覺聯合區受傷，會招致不能辨別物件的形態，但還可以辨別光線之明暗；聽覺聯合區損傷，還可以辨別聲音之高低，但不能分別辨別聲音之型式。這表示雖然大腦皮質特有的機能會受損，但其基本反應還存在。因此大腦皮質似乎不是制約反應所必需，而僅在參與竭力完成（elaboration）上占重要的地位。



圖十三：貓網狀體位置圖 (Starzl)。

Lashley (1929) 研究老鼠之迷津學習中，發現大腦皮質受損愈大，學習效果愈差，屬於量的反應作用 (mass action)。現在了解學習效果差是大腦損傷範圍大，必然損害到大腦原有機能之範圍大所致。因為整個大腦並非單一機能，而是整合機能。用猿猴做一連串複雜的研究結果，發現大腦皮質顳葉部分受損，會產生視覺的辨別機能不全。若顳葉後部至頂葉後部受損，會產生觸覺不能症，也有人報告人類顳葉損傷引起認知 (recognition) 不能症 (圖十四)。



圖十四：人類大腦皮質各葉。

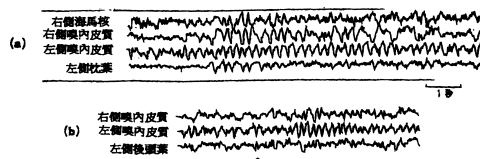
網狀體：無論在古典的或工具的制約反應過程中，若以腦波做為指標來研究學習過程，發現制約反應之初期，在大腦皮質各區域上可記錄到低振幅快速波的腦波，然後這腦波慢慢地移至非制約刺激 (UCR) 所引起之腦波範圍內。前者是中腦網狀體、海馬核及

其他神經細胞的增加所引起，然後傳至視丘之各細胞核開始興奮發出衝動，而這時的網狀體、海馬核神經活動卻降低。

中腦網狀體上有許多神經纖維互相纏絡，它們之間很有機會產生新突觸，且與大腦邊緣系 (與本能有關)、新皮質及視丘，都有神經纖維直接或間接的來往，因此，僅以中腦網狀體來說明制約反應是相當困難的。

下視丘、大腦邊緣系統：一般認為下視丘及大腦邊緣系統，與動物情緒的產生很有關係。因此這些部位，與恐懼作為 UCS 的學習制約反應間有所關連。

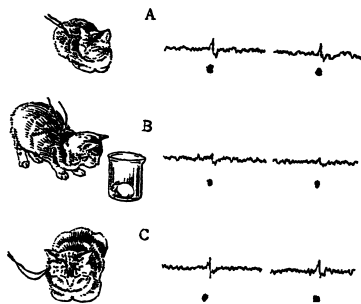
除迴避制約反應外，其他學習皆受海馬核影響。海馬核受傷時，對迷津學習或辨別學習都會產生阻礙，而阻礙的內容在抑制不正常反應機制發生，而對新學習沒有影響。例如海馬核損傷的老鼠，還有正常學習的按鍵反應或直線行走反應，而不易消去這反應。海馬核損傷的老鼠，可以做簡單的辨別學習，但不能完成困難度稍高一點的辨別學習。Adey 發現，制約刺激對未受過訓練動物的海馬核全區域，產生頻率不規則、高振幅波 (θ 波)，而待學習完成， θ 波只限在海馬核背面，及嗅內皮質 (entorhinal cortex) 中有振幅、頻率都一定的腦波出現 (圖十五)。



圖十五：學習初期 (a) 與後期 (b) 之 θ 波變化。

脊髓：脊髓到底有無學習能力？對這問題有許多的臆測及爭論，惟大部分被否定，偶而也有類似肯定的結果，但亦都被解釋為是脊髓之敏銳化（sensitization）而加以否定。但 Shurrager 等人做了一系列的脊髓學習實驗研究，認為脊髓動物（spinal animal：指最高中樞是脊髓的動物）亦可以學習制約反射。如果有之，其制約反射僅限於極單純的，如肌肉之收縮，而對一般的學習行為，其效用或任務相當低級到底如何？有待將來的之研究。

以電生理方法探求學習，得到一些有關學習行為以外的有趣結果；例如強化古典制約反應實驗中，以衝擊音（如互敲打兩根木棒）作為聲音刺激而給與、強化時，貓頭部之誘發電位振幅由小變大（圖十六-A），但如果用工具制約反射來看，其誘發電位反而變小（圖十六-B、C）。如果在強化學習中另給刺激時，強化效果會減低。等到除去新刺激，才會回復強化學習，這表示強化學習也很容易被其他刺激所代替而抑制。

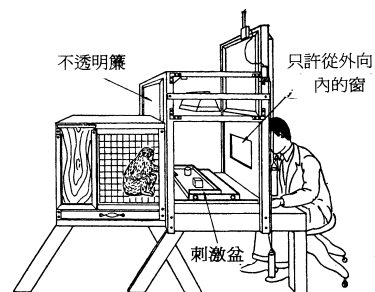


圖十六：貓之聽覺。貓頭部有關聽覺的部分固定紀錄電極後，聽到每3秒發出的敲打聲後其腦活動電位上會有誘發電位產生（A），一面發出聲音一面在面前放老鼠時，剛在之誘發電

位變小很多（B），拿走老鼠，又有誘發電位出現（C）。貓對老鼠之注意，可抑制聽神經上的衝動。圖中黑點表示給與衝擊音。

額葉聯合區

有些推理、洞察等高層次的學習行為，只有在高等脊椎動物靈長類才可以看到。這種高層次的學習行為在動物大腦中，與大腦新皮質的聯合區有關。切除額葉聯合區的猴子因記憶少，表現過程亦少，而無法完成遲延反應（delayed response）。這結果亦得到其他多數研究者之支持，但也有人對這研究結果持懷疑態度，認為再改善實驗的環境；例如實驗時，把猴子放在黑暗中使牠充分沈著鎮靜、意識集中，或先給牠吃一些杯子內食物，增強對杯子之印象的話，這實驗會圓滿成功，與額葉之切除與否無關。換言之，切除額葉聯合區的猴子之遲延反應不易成功是，因為沒有額葉，不易集中並保持注意力所造成（圖十七）。



圖十七：遲緩反應裝置。猿猴在檻內，刺激盒內食物在各種形態或色彩的杯子內，在猿猴監視之下，人取食物放在各種形態或色彩之杯子下覆蓋。然後下窗簾不給牠看到一段時間後

上窗簾，由牠選擇一杯子找食物吃。動物於是學到視覺性辨別及實驗時間前後之連繫（Stone）。

依破壞腦或刺激腦之最近研究成果，知道額葉聯合區中，背外側區域對遲延反應特別重要，同時破壞額葉或顳葉聯合區對「學習鑲嵌」有障礙。由這些實驗結果知道猴子因大腦之切除，而失去了抑制某種反應（錯誤反應）能力，而不能成功的學習。

在今天我們對學習行為的問題不在「破壞或切除腦之那些部位會引起不能學習」等沒有意義的問題；我們要提出之問題是研究動物腦損傷部位及損傷程度與學習種類、難易度、學習方法之關係，並討論對學習情形、學習過程之影響等。

以上對學習中樞及神經機制簡單說明，它也許可歸納下列幾點：

對習慣化、制約反應等單純刺激及反應間之學習，腦幹網狀體具有重要的任務；新皮質雖然不是不可或缺，但新皮質與它有關之邊緣皮質對完成學習行為有所貢獻。

下視丘、大腦邊緣系統與情緒有關係，因此對以情感（恐懼）來學習的迴避制約反應等，這些部位是主要關鍵。

對比較複雜，且利用視覺、觸覺等感覺器官來辨別的學習，顳葉聯合區是必需的。

高等、複雜之學習行為需要額葉聯合區之參與。

學習與腦神經變化

動物學習時，在神經細胞間會不會發生

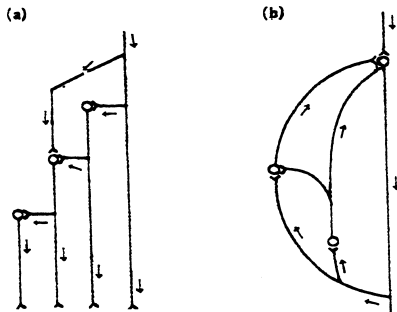
機能上的新連繫？對這問題有各種臆測，如：

神經路徑之形成：Pavlov 認為，學習指大腦皮質之制約刺激與非制約刺激兩者間，發生機能上之結合。機能的結合之條件是兩種活動須在同時反覆發生。換言之，對非制約刺激引起反應的大腦皮質中樞（例如攝食中樞）之興奮與對制約刺激的大腦皮質中樞（例如聽覺區）之興奮反覆同時發生。此時非制約刺激所引起的興奮比制約刺激引起者強烈，因此慢慢地制約刺激與非制約刺激之興奮間，漸次發生通路，最後，制約刺激與非制約刺激兩者所引起的效果是一樣。這種 Pavlov 的想法是觀察唾液制約反應所引發的推論，並不是皮質內的學習過程以神經生理學之立場來推理的。

後來，Pavlov 想法在俄國發展，認為大腦皮質中之星狀細胞、錐體細胞等，是連絡制約與非制約反射興奮區域之神經細胞。

1 重新作出神經回路：主要想法是，在訓練初期未持有活動機能的神經網路（neuron circuit），在學習訓練時開始有活動機能。這想法是根據神經生理學的觀察，在神經系統內應該有，數目可由數十個至數百個神經細胞所成的神經閉鎖網路（closed circuit）存在。神經網路是由有很多細胞連接而成，其間，有些細胞因為興奮已過，正在回復休息時，又有了活動電位之來臨再引起活動，如此循環不息（反覆網路 reverberatory circuit）。這神經網路會引起短期記憶（short term memory），如果這神經網路較長時間持續或反覆興奮，最後在網路中的各突觸間，

會產生構造上的變化，成為長期記憶(long term memory)之基礎（圖十八）。



圖十八：反覆神經回路網之二例。

突觸之變化：有些學者試以突觸之變化（即突觸阻抗之減少）來解釋學習。換句話說，突觸間之衝動傳遞能夠更快、更容易，來表現已學習或熟練的行為。對這機制有下列說明：

主張組織學上的證據。神經衝動(impulse)傳導需要通過突觸，若通過突觸次數甚多，引起突觸部分發生構造上的變化及突觸末端膨大，使衝動容易通過。除此之外，脊髓運動神經細胞上也有衝動通過了多次之後，衝動變更容易通過突觸之實際之證據。

主張突觸小泡之數量受衝動多少而改變者。衝動通過突觸時，含有乙醯膽鹼等神經傳遞物質(neuro-transmitter)的小泡，快速移動至神經末端而分泌乙醯膽鹼等，如此才能傳達興奮。多次衝動通過同一突觸時，因神經傳遞物質增加，使突觸之阻抗降低。高頻率之電刺激刺激神經突觸部分使產生高頻率之衝動時，突觸前末端含有傳遞物質的小泡多已移動至突觸面上的事實。相反的，觀

察全暗的實驗室內飼養幾天之家兔，發現其網膜上的雙極細胞與錐狀細胞、桿狀細胞間之突觸小泡，比正常家兔減少許多之事實。

主張神經膠細胞（在腦內的神經細胞與神經細胞之間，其機能是神經細胞的營養補給及神經組織之修復、再生等作用）與突觸傳遞有關。動物在學習時，它似有拍動或伸縮現象，如此可能促進神經傳遞物質之傳達。但這種說法還缺證明，這將待未來之研究。

生化學上的變化：以神經細胞的蛋白質構造之變化作為學習之機制。神經細胞細胞質含多種氨基酸做複雜的組合而合成的蛋白質。因此RNA直接參與這種蛋白質合成，或神經細胞受刺激後RNA量會增加，若長期間沒有刺激，RNA量亦會減少。因此認為神經細胞受衝動刺激時，細胞內蛋白質之構造排列亦有變化，如果重複接受同一種衝動時，會產生某種特定之蛋白質產生。

以上對學習本質，敘述了幾種能夠接受的說法，但至今未能確定哪一種說法是正確的，也無法直接的證明其機制。若以細胞為單位研究學習行為，會發現突觸發生了某種變化，而這些細胞所組成的神經網路中，有需要再尋找更多答案之必要。

參考書目：

- Gordon M, S. (1988): Neurobiology. 2nd ed. Learning and Memory. p.584. Oxford University Press. Oxford, New York
- Kandel E., J. Schwartz and T..M. Jessell (下轉第 40 頁)