

## 從神經科學的觀點探討動作想像對於音樂演奏的重要性\*

呂怡萱（紐約曼哈頓音樂院鋼琴演奏學士）

蔡振家（柏林洪堡大學音樂學博士、國立臺灣大學音樂學研究所助理教授）

### 摘要

動作想像可以定義為「想像身體運動但沒有實際運動」所涉及的內在認知歷程，它廣泛運用於運動員的訓練、中風患者的神經復健……等。在音樂演奏領域，一些著名的鋼琴家都曾經提到心像練習對於提昇樂曲熟練度、節省體力的妙用。除了想像手指運動之外，另一種跟演奏樂器有關的動作想像為：在心中哼唱主旋律，它有助於提昇演奏的音樂性。本文從神經科學的角度探討動作想像對於音樂演奏的重要性，藉由對於科學新知的深入解讀，期望帶給音樂教育者一些有用的參考。

**關鍵字：**心像練習、內在哼唱、音樂情感、鏡像神經元

---

\* 本文的第一作者曾經就讀於國立臺灣大學音樂學研究所，這篇論文為其在碩士班最後兩年的研究成果（指導老師為蔡振家）。

# Importance of Motor Imagery for Music Performance: Evidence from Neuroscience

LU, Yi-Hsuan

B.M. (Piano Performance), Manhattan School of Music, New York

TSAI, Chen-Gia

PhD (Musikwissenschaft), Humboldt-Universität zu Berlin, Germany

Assistant professor, Graduate Institute of Musicology, National Taiwan University

## Abstract

*Motor imagery* can be defined as the covert cognitive processes of imagining a body movement without actually moving the body. It has been shown that motor imagery can be effective in optimizing the execution of movements in athletes and accelerating neurological rehabilitation in stroke patients. Several famous pianists have reported frequent use of mental practice, which facilitates performances without spending physical energy. In addition to the finger movement, another kind of motor imagery involved in instrumental performance may be *covert humming*, which is expected to elevate performers' musicality. This paper discusses the importance of motor imagery for music performance and reviews the relevant evidence from neuroscience. We argue that a better understanding of these novel findings may be of value for the improvement of music education practice.

**Keywords:** mental practice, covert humming, music emotion, mirror neuron

## 一、前言

音樂演奏是一項相當複雜的活動，練琴的目的不只是訓練肌肉，更重要的是在學習過程中造成大腦神經迴路的改變。爲了加強「鍛鍊肌肉」以外的學習效果，有些鋼琴教師會建議學生，除了乖乖坐在鋼琴前練習之外，還可以選擇背譜練習、心像練習(mental practice)、哼唱練習……等不同的練習方式。舉例而言，對於一首樂曲中的困難樂段，可以透過心像練習加以補強，也就是在沒有手指動作的情況下專心想像演奏，這種練習能夠避免不必要的運動傷害，並在演出前維持所需要的體力(Lotze, Scheler, Tan, Braun, & Birbaumer, 2003)。本文的第一作者在大學時代就讀曼哈頓音樂院(Manhattan School of Music, New York)，主修鋼琴演奏，該院的 Sara Davis Buechner 與 Nina Svetlanova 教授都曾經建議筆者：以心像練習代替實際的手指練琴，依照這個建議練習之後，果然發現心像練習相當管用，可以在很短的時間之內完成練琴計畫。其實，有不少舉世聞名的鋼琴家都會以心像練習來代替實際的練琴，例如：魯賓斯坦(Arthur Rubinstein, 1887-1982)、霍洛維茲(Vladimir Horowitz, 1903-1989)、季雪金(Walter Gieseking, 1895-1956)等(Gieseking & Leimer, 1972; Meister, et al., 2004)。

與鋼琴演奏有關的動作想像(motor imagery)，除了想像手指運動之外，還有內在哼唱(covert humming)，也就是「在心中唱出主弦律」。內在哼唱對於某些樂曲的詮釋相當重要，一旦發聲器官可以跟著手指一起運動，音樂裡最抽象難懂的音樂性(musicality)便容易處理了。從鋼琴鬼才顧爾德(Glenn Gould, 1932-1982)的影音資料可以發現，他彈琴時不僅椅子高度調得極低，嘴裡還不斷地跟著哼唱；此外，指揮大師托斯卡尼尼(Arturo Toscanini, 1867-1957)在演出時也會哼唱旋律。在這些情況底下，哼唱已經躍升爲實際演出的一環。

爲什麼以心像練習來練琴十分有效？內在哼唱爲什麼有助於提昇音樂性？本文將嘗試從神經科學的相關理論與實驗結果來探討這些問題。在過去十餘年之間，大腦造影(brain imaging)技術發生了突破性的進展，科學家得以觀測到人類在執行特定的心智任務時，大腦各個區域的活化情形，因此，以往被認爲「鎖在黑箱子裡」的音樂訊息處理，如今已經由許多大腦造影實驗逐漸揭開其中的奧秘。這些大腦造影技術包括了：功能性核磁共振造影(fMRI; functional Magnetic Resonance Imaging)、正子斷層掃描(PET; Positron Emission Topography)、腦電圖(EEG; Electroencephalography)、腦磁圖(MEG; Magnetoencephalography)等。本文將回顧近年的神經科學研究，從音樂演奏所涉及的大腦區域與神經機轉(neural mechanism)著手，探討練琴所造成的大腦神經迴路改變，以及心像練習、內在哼唱時的認知歷程與大腦活化型態，進而揭櫫這些動作想像對於音樂演奏的重要性。

## 二、學習演奏所涉及的「運動／感覺」訊息整合

### (一) 運動與感覺的神經基礎

演奏音樂時亟需大腦感覺區與運動區之間的搭配與合作，在音樂進行中隨時操控運動的雙手(Munte, Altenmuller, & Jancke, 2002)。因此，鋼琴家腦部的神經迴路不同於一般人，有些腦區較發達，或是跨腦區的連結較多。因為演奏牽涉到聽覺與運動訊息的交互作用，所以許多科學家認為，對於聽覺系統與運動系統的研究議題而言，演奏家的腦是重要的研究對象。

大腦皮質(cerebral cortex)可分為額葉(frontal lobe)、頂葉(parietal lobe)、顳葉(temporal lobe)、枕葉(occipital lobe)等腦葉，其中掌管運動功能的腦區主要位於額葉的後半部，掌管聽覺的腦區則位於顳葉的上半部。運動皮質與聽覺皮質都具有階層結構，較低階的聽覺處理在初級聽覺皮質(primary auditory cortex)中進行，然後再將訊息送到聽覺聯合皮質(auditory association cortex)作進一步的處理；動作的計畫與執行則相反，較高階的前運動區(premotor area)先計畫動作，然後再送到初級運動皮質(primary motor cortex)去執行。

一個臻於完美的鋼琴演出需要即時的「聽覺－運動回饋」(auditory-motor feedback)與「運動－聽覺前饋」(motor-auditory feedforward)，邊聽邊調整手部姿勢，將所期望的聲響一一呈現出來，賦予樂曲一個新的生命(Munte, et al., 2002)。「聽覺－運動回饋」是從聽覺皮質傳送至運動皮質的訊息流動，具有監控運動結果的作用，若彈奏者不注意聆聽自己所產生的音樂，缺乏「聽覺－運動回饋」可能會導致無法一邊聽一邊調整接下來的演奏，犯了照本宣科的毛病。「運動－聽覺前饋」是從運動皮質傳送至聽覺皮質的訊息流動，具有預測聲響的作用，也就是在動作計畫完畢之後，將此計畫可能造成的聲響結果送到聽覺皮質，以便跟實際聽到的聲音作一對照。

除了額葉與顳葉之外，頂葉在鋼琴演奏中也扮演了重要的角色。頂葉的前端為初級體感覺皮質(primary somatosensory cortex)，不同手指觸鍵的感覺在此有不同的對應區域。頂葉的其他區域，功能較為高階、多元，例如：空間訊息處理、注意力，以及對於視覺、聽覺、觸覺、運動訊息的整合或轉譯。Itoh 等人(2001)以功能性核磁共振造影研究演奏鋼琴時的腦部活化型態，即發現頂葉參與了演奏的運動處理，該實驗的受測者為八位受過專業訓練的音樂家，實驗設計為：三十秒之內分別用右手、左手、雙手無聲地在鍵盤上彈奏練習曲，中間穿插短暫的休息；跟鋼琴演奏對照的控制情況(control condition)為雙手抓握，抓握的順序與彈鋼琴的雙手動作一致。大腦造影結果顯示，演奏鋼琴時，初級運動皮質與頂葉後方部位會活化；而活化的情形在初級運動皮質有對側性（即右手彈奏時，左側皮質活化），但是在頂葉的活化卻沒有對側性，也就是不管用哪一隻手彈奏，都由左側頂葉後方部位主導。因此 Itoh 等人(2001)推測，左側頂葉後方部位在鋼琴演奏中扮演著關鍵的角色，可能處理與動作執行有關的立體空間訊息。

## (二) 學習演奏過程中的神經迴路改變

許多學者已經研究過演奏家與非演奏家的大腦(Aoki et al., 2005; Bangert and Altenmuller, 2003; Bengtsson et al., 2005)，這些實驗發現，演奏家的大腦確實不同於一般人。鋼琴家大多於幼年階段開始習琴，小孩如果在七歲以前便已經接受雙手精密協調的樂器演奏訓練，其胼胝體前方部位(anterior midsagittal corpus callosum)會有增大的現象，表示兩側大腦半球之間有較多的聯繫與交流(Schlaug, Jancke, Huang, Staiger, & Steinmetz, 1995)。神經科學家曾經透過各種實驗，比較鋼琴家與一般人的大腦活化型態，以探究練琴的效果，發現長時間的鋼琴練習對於大腦有兩個影響：第一，手部運動區會擴大，而且該腦區的神經元之間有較強的連結；第二，該區在功能上的運作效率較一般人要高，即處理相同的執行命令時所需要活化的神經元數目較少(Jancke, Shah, & Peters, 2000; Krings, et al., 2000)。除此之外，由於長時間的練習造成跨腦區的連結，使得聽覺刺激傳入時，鋼琴家顳葉皮質的活化較一般人明顯；而且當他們的顳上迴(superior temporal gyrus)與顳中迴(middle temporal gyrus)被活化時，兩側半球的活化程度差不多，不像一般人在聽音樂時以右側顳葉較為活化(Seung, Kyong, Woo, Lee, & Lee, 2005)。

學習演奏增強了聽覺與運動皮質之間的連結，以至於聆聽任務也會活化運動皮質、運動任務也會活化聽覺皮質。一項腦磁圖實驗發現，當鋼琴家聆聽練熟的樂曲時，初級運動皮質會活化，而當他們無聲地用手指演練樂句時，初級聽覺皮質則會活化(Haueisen & Knosche, 2001)；一項功能性核磁共振造影實驗發現，當小提琴家無聲地用左手手指演練小提琴協奏曲時，他們的初級聽覺區會活化(Lotze, et al., 2003)。這種聽覺與運動之間彼此影響、緊密相連的現象，乃肇因於演奏時一方面要動手指，另一方面也要聆聽自己所彈出的聲音，如果聽起來不順耳，就得馬上調整手部的姿勢、力度、觸鍵，以便表現所預期的音響效果，因此，長時間邊聽邊調整的習慣動作，造就了腦中聽覺與運動迴路的耦合。鋼琴家們經過數十年的訓練，這種迴路早已相當固定，根據行為方面的研究報告，當鋼琴家聆聽熟悉的、練過的鋼琴作品時，手指會不自主地跟著音符些微地動作，好似自己本身就是那位正在演奏的表演者(Bangert, Haeusler, & Altenmuller, 2001)。

除了長期練習演奏所造成的效應之外，實驗發現，即使是短時間的練習也可以改變大腦神經迴路。「聽覺—運動」之回饋與前饋迴路的建立相當快速，只消幾十分鐘的手指練習，聽覺與運動皮質便已開始聯合工作，在大腦活化型態上可以看到明顯的改變(Classen, Liepert, Wise, Hallett, & Cohen, 1998)。

## 三、動作想像的定義與應用

前言中曾經提到，有些演奏家以動作想像來代替實際的練習，到底動作想像的特質是什麼呢？動作想像除了跟運動皮質中高階的運動計畫有關之外，也牽涉到對於動作結果的感覺想像，包括視覺、聽覺、動覺想像，演奏家的心像練習可以包含上述數種想像，或只偏重於聽覺想像。動作想像的特質是：缺乏實際的感覺回饋，在動作想像的過程中

所處理的視覺、聽覺、動覺訊息，都是「運動－聽覺前饋」的結果，而非來自於外界的刺激。

許多學者指出，動作想像與動作的實際執行共享一些神經迴路(Gerardin, et al., 2000)，實際動作演練所造成的神經迴路改變，光憑動作想像也能辦到。目前至少有兩個關於心像練習如何改善實際動作的理論：觀念運動理論(psychoneuromuscular, peripheral or ideomotor theory)、認知理論(central representation or cognitive theory)。觀念運動理論認為心像練習包含了一個生理或機械的部分，影響著動作學習的歷程，當受測者想像動作時，運動皮質會同時被活化，如同實際動作一般。而認知理論認為心像練習只能演練受測項目中屬於認知的部分，例如：知覺、注意力、記憶、推理、決策等，至於動作的部分必須經由身體的實際練習(physical practice)才能夠獲得(Yaguez, et al., 1998)。

既然動作想像與實際動作共享類似的神經迴路，那麼心像練習所造成的神經迴路改變，應該會對實際動作產生影響，許多學者證實了這樣的觀點(Mulder, Zijlstra, Zijlstra, & Hochstenbach, 2004)。心像練習除了可以增強實際表演時的力度，還可以改善速度與流暢度，且視覺與運動的心像練習可以提昇空間與時間訊息的準確掌握(Yaguez, et al., 1998)。簡而言之，心像練習具有一定的效果，雖然其效果可能不及實際的練習(Goginsky & Collins, 1996)。關於心像練習的應用，原本多半出現在體育界，也就是讓運動員在比賽之前於腦中揣想：待會兒要怎麼移動腳步、轉身、舉手.....等等。在醫療臨床上，有些學者認為心像練習可以做為神經復健的療程(neurological rehabilitation)，幫助病患恢復以往的動作能力，因此，近年來心像練習逐漸被用來協助老年人、燒燙傷患者、中風患者的復健（胡明霞 2006: 160-161）。

Papadelis 等人(2007)以實驗研究心像練習的效應，受測者為二十位健康的自願者，分為控制組(control group)與想像組(imagery group)。實驗設計開始有一個測試，讓受測者實際操作受測項目，以確定他們的動作能力，然後記錄受測者於休息時的生理狀態。接下來是訓練前的實際操作，兩組受測者實際動手完成受測項目。在訓練期(training experimental phase)中，兩組受測者皆實際演練受測項目，想像組另外增加心像練習的時間。訓練之後，所有的受測者皆實際操作受測項目，觀察訓練後的變化。想像組於實驗後填寫問卷，衡量心像練習的各個面向，例如動作感受的鮮明程度、注意力。實驗中記錄受測者之生理訊號，包含心跳速率、呼吸速率、眨眼次數、眨眼時間、肌肉活動。結果顯示，訓練後兩組受測者完成受測項目的能力皆有所提升，但想像組訓練前後的改善程度較控制組明顯。當心像練習的投入程度越高時，眨眼時間與頻率皆下滑。受測項目之困難度越高時，實際動手操作的心跳速率會增加。心像練習時，心跳速率與肌肉活動狀態成正相關，實際動作時則呈負相關。呼吸速率與受測項目之困難度無關，不論心像練習還是實際操作。肌肉活動狀態與受測項目之困難度有關，但在心像練習時則無關。

動作想像的成效取決於心像投入的程度與能力(Guillot, Collet, Molinaro, & Dittmar, 2004)，換句話說，越擅長於心像練習的人，越能夠從中獲益。動作想像的成效還跟內在呈像的正確度與生動度有關，如果能夠很清楚地內在演練動作，心像練習的成效將會

很好。然而心像投入的程度因人而異，到底應該如何客觀地測量，一直是學者們關心的議題(Guillot & Collet, 2005)。有人利用心像測時術(mental chronometry tests)要求心像練習時留意動作發生的時序，根據受測者保持該時序條件的難易程度，判定心像練習的能力(Malouin, Richards, Durand, & Doyon, 2008)。心理問卷調查(psychological questionnaires)一直是較為主觀的測量方法，近來較為客觀的生理測量問世，根據自律神經系統(autonomic nervous system)的表現，檢測動作想像的深淺程度，發現兩者互為呼應且相當準確(Guillot & Collet, 2005)。透過自律神經系統，動作想像對於心血管系統與呼吸系統會造成相當的影響，當動作想像的速度越來越快時，心跳與呼吸速度也跟著加快(Decety, Jeannerod, Germain, & Pastene, 1991)。在自律神經系統所有的受動器當中，汗腺(sweat glands)是一個只受交感神經系統所支配的末梢部位，當受測者想像動作時，汗腺會分泌，造成皮膚電阻下降。膚電阻的測量是透過兩個電極放置在非慣用手(non-dominant hand)之第二與第三指上，以微小的穩定電流來記錄電阻，刺激後一到三秒內的任何反應，都屬該刺激所誘發之結果(Levinson & Edelberg, 1985)。由於動作想像可以造成膚電阻的變化，因此有些實驗以它當作動作想像之深淺程度的指標(Oishi, Kasai, & Maeshima, 2000; Oishi & Maeshima, 2004)。

除了上述的生理測量與行為測驗之外，心像練習的效應也反應在大腦的活化型態上面。Guillot 等人(2008)比較了動作想像能力不同的受測者，在動作想像時的膚電阻變化與大腦活化型態，發現擅於動作想像者的膚電阻變化較為顯著，而且，他們的頂葉與背側前運動皮質的活化程度也比不擅於動作想像的人更高。

#### 四、樂器演奏與心像練習

##### (一) 實際演奏與心像練習的神經活動比較

專業鋼琴家除了實際坐在鋼琴前練琴之外，還可以純粹用大腦來想像練琴，這兩種練琴方式所活化的腦區是否一樣呢？一項功能性核磁共振造影實驗顯示，當鋼琴家在鋼琴上用右手彈琴與做心像練習時，前運動區與頂葉的楔前葉(precuneus)會活化，然而初級運動皮質與頂葉後方部位僅在實際用手彈琴時會活化，做心像練習時並不活化。由此可見，在鋼琴上用手練習比心像練習多活化了負責執行動作的初級運動皮質，此外，頂葉後方部位的活化，代表了在實際演奏時對於「視覺－運動整合」(visuomotor integration)的需求比心像練習時要高(Meister, et al., 2004)。

心像練習一向被認為是實際表演的內在表徵(internal representation)，內在展演的深淺程度與選擇注意力(selective attention)及意識經驗(conscious experience)有關。早期關於這方面的研究發現，當受測者想像兩手運動或實際運動時，輔助運動區(supplementary motor area)與前運動皮質(premotor cortex)都會活化，近幾年 Porro 等人(1996)與 Deiber 等人(1998)研究動作想像，發現大腦活化的部位有：下頂葉皮質(inferoparietal cortex)、前輔助運動區(pre-supplementary motor area)、前運動皮質，以及皮質下的小腦(cerebellum)

與丘腦(thalamus)。小腦與音樂之關聯已經被許多研究所證實，Penhune 等人(1998)以正子斷層掃描研究發現，小腦外側與小腦蚓部(vermis)負責複雜節奏的表徵與複製。至於聽覺想像的研究則發現：初級聽覺皮質並不參與跟想像有關的聽覺處理，反倒是較高階的聽覺區被活化了(Halpern & Zatorre, 1999)。Stephan 等人(1995)比較「實際動手控制操縱桿」與「想像練習該動作」兩項任務所活化的腦區，發現心像練習時活化的腦區與實際動手時類似。Lotze 等人(1999)則發現，初級運動皮質與前運動區於心像練習與實際動作時皆會活化，後者包括輔助運動區、前運動皮質。

Langheim (2002)以功能性核磁共振造影記錄演奏家在心像練習、無聲的手指運動、被動地聆聽樂曲時的大腦活化型態，受測者為三位大提琴家、兩位小提琴家、一位鋼琴家。結果發現，心像練習時被活化的腦區有：右側額下迴(right inferior frontal gyrus)、左右小腦的外側區域、右側額上迴(right superior frontal gyrus)、右側上頂小葉、左側丘腦、尾狀核(caudate)。無聲的手指運動所活化的腦區為：初級運動皮質、小腦的中央區域。被動地聆聽樂曲時活化的腦區為兩側顳上迴、顳中迴。由這些實驗結果可以發現，心像練習時所活化的腦區與實際表演時有些差異，心像練習所活化的腦區包含了前額葉皮質(prefrontal cortex)、頂葉與小腦外側區域，反之，實際表演時傾向活化較低階的運動區與聽覺區。雖然初級運動皮質於心像練習時沒有出現活化，前額葉、前運動區、頂葉卻有活化，因為想像演奏的動作協調與計畫需要較高階的腦區來處理，這個現象支持了心像練習的認知理論。

## (二) 動作想像作為演奏的內在模仿

演奏者在練熟樂曲之後，可以用心像練習來代替實際練習，除此之外，動作想像還會發生在學習的初期，也就是模仿演奏的階段。學習音樂者除了照著樂譜演奏之外，仔細觀察與聆聽老師的示範，也是一種極為重要的學習途徑。關於模仿的神經機制一直是個謎，近年新興的模仿理論則奠基於鏡像神經元(mirror neurons)的發現。Gallese 等人(1996)與 Rizzolatti 等人(1996)在獼猴的前運動皮質及下頂小葉發現一群特殊的細胞，當獼猴本身執行一個具有目標導向的動作時(goal-directed action)，該群細胞發生活化，而當獼猴僅觀察另一個體做類似的動作時，該群細胞也會活化，由此可推測該群細胞在模仿中所扮演的關鍵角色。爾後許多的研究指出：人類也擁有鏡像神經元，它們分布於額下迴的尾端與比鄰的前運動皮質、下頂小葉的前端(Buccino, Binkofski, & Riggio, 2004; Manthey, Schubotz, & von Cramon, 2003; Rizzolatti & Luppino, 2001)。當人模仿一動作時，該動作會被分解為許多的基本單元，例如手指舉起或抓握，並以運動的方式編碼(code motorically)，在觀察動作時，鏡像神經元系統可以「內在模仿」這些基本單元(Iacoboni, 2009)。

Buccino 等人(2004)以事件相關功能性核磁共振造影(event-related fMRI)觀察非音樂家(musically naïve participants)於下列四種情況下的大腦活化型態：觀察吉他老師彈奏和絃然後模仿之；觀察吉他老師彈奏和絃，然後手部隨意做一動作；純粹觀察吉他老師彈奏和絃；選擇一和絃自行彈奏。結果發現，鏡像神經元系統是模仿學習的關鍵腦區，此



系統於觀察時即已出現活化，而且受測者在任務之間的片刻休息時，額中迴、背側前運動皮質(dorsal premotor cortex)、上頂小葉也出現活化。此一實驗雖以學習樂器演奏為主題，但已經成為探討鏡像神經元系統與模仿之關聯的一個經典研究。在所有的模仿過程中，下頂小葉的前端、腹側前運動皮質(ventral premotor cortex)、及額下迴的 pars opercularis 皆出現強烈的活化反應。從解剖與功能的角度來看，下頂小葉的前端與體感覺、視覺、運動有關，近期的研究指出，該區包含了鏡像神經元，由此可以推測：此實驗中該部位的活化，可能代表鏡像神經元將所看到的和絃彈奏動作記錄下來，編譯成動作。前運動區活化的部位也有兩個：一個在腹側，一個在背側。腹側的活化包含額下迴的 pars opercularis 之後方與比鄰的前中央迴(precentral gyrus)，它在觀察手部動作、手指實際運動與抓握、想像手部動作時皆會活化(Gerardin, et al., 2000)。至於背側前運動區的活化，則包括將動作編碼的前中央迴，以及負責準備與執行動作的背側前運動皮質。

以上的研究結果顯示，鏡像神經元系統是大腦處理模仿學習的核心，下頂小葉的前端與前中央迴是將眼裡所見的動作轉譯為動作表徵的樞紐。在模仿時，動作的視覺訊息會在額葉與前運動區產生相對應的內在動作表徵，這也是一種動作想像。除了額葉與頂葉中的鏡像神經元之外，與聽覺有關的鏡像神經元也在顳葉後上方區域被發現(Hickok, Buchsbaum, Humphries, & Muftuler, 2003)。

## 五、內在哼唱與音樂情感的關聯

### (一) 口頭表達的情感溝通特質

本文的前言曾經提到，鋼琴教師會建議學生進行各種有別於實際演奏的練習方式，例如：背譜練習、心像練習、哼唱練習。哼唱樂曲的主旋律有助於理解音樂，而實際演奏時的內在哼唱也有助於提昇詮釋的音樂性，有些音樂家甚至會在舞臺上情不自禁地哼唱。在器樂演奏時，哼唱的動作想像經常可以幫助音樂情緒的表達，近幾年來，這種藝術性的情緒表達越來越受到重視，因為有越來越多的證據顯示：一個人如何表達他的情緒，與其生理狀況有關(Drummond & Quah, 2001)。

Juslin 與 Laukka (2003)曾經指出音樂情緒跟語氣(prosody)表達之間的相似性，以下略述其理論的來龍去脈。情感的溝通是動物生存與社交的關鍵，許多科學家認為，不論在動物界或人類社會，維持社會秩序的基本要素便是情感的溝通，而以聲音表達情緒的方式包括了口頭表達（如：哭、笑、嘆氣、疑惑或肯定的聲調）與音樂。Spencer (1868)曾經提出音樂類似於「口頭表達情緒」的觀點，他認為音樂表達與語氣共享著類似的生理基礎，情緒先影響生理運作，然後再間接影響說話或唱歌時的聲音特質，這就是所謂的 Spencer's law。關於語氣表達情緒與音樂表達情緒的研究至少有兩個方面的貢獻：第一，解釋聽眾把音樂當作情緒表達工具的可能原因；第二，解釋語言與音樂演化自同一源頭的可能性。提出演化論的達爾文(Charles Darwin, 1809-1882)也認為，口頭表達是動物及人類社會中極為有效的情感溝通方式，在生物的演化過程中具有深遠的歷史

(Darwin, 1872)。對於社會性哺乳動物而言，口頭表達似乎相當重要，因為它提供一個互助與解決問題的管道。MacLean (1990)指出：處理情緒的邊緣系統(limbic system)在哺乳動物的腦中較大，而且社會性越強的動物，該部位增大的比例越顯著。至於不同種類動物之發聲器官的特化程度則與該動物的發聲行為有關，例如兩棲類只能發出幾個聲音，而有些鳥類與哺乳類則有可能發出豐富的聲響，表達不同的情緒。發聲器官的演化也與「是否能夠隨意地控制發聲行為」有關，從解剖學與種系發展(phylogenetic development)的角度來看，口頭表達的發展有三個層次，最低層次是「先天性生理反應機制」(innate releasing mechanism)，由腦幹(brain stem)控制，例如感覺疼痛時的尖叫。第二層次可以進一步控制上述的發聲行為，這種處理在邊緣系統的前扣帶迴(anterior cingulate)進行。最高層次可以隨意地、準確地掌控發聲行為，並經由學習來表達不同的情緒，例如藉由模仿新的發音或藉由創造產生新的聲響，像唱歌與說話，此一層次需要皮質的參與。

關於音樂與發聲系統的關係，中國古人也認為：弦樂器不如管樂器來得動人，管樂器又不如聲樂來得動人，因為以口頭來表達情緒最為直接、自然。<sup>†</sup>這個「絲不如竹，竹不如肉，漸近自然」的說法，似乎也隱含著生物演化的觀點。

## (二) 實際歌唱與想像歌唱的神經活動比較

音樂方面的心像練習不僅涉及動作、動覺、聽覺，還包括情感的面向。情感的想像(imagined emotion)涉及三個面向：語意、刺激、反應。情感的想像練習在大腦記憶區所留下的印記，可以提供表演者一個參考訊息，幫助他完成登臺時的實際演出。情感的投入對於歌手而言特別重要，如前所述，以口頭方式表達情緒具有悠久的演化歷史。

Kleber 等人(2007)研究了專業歌手在演唱詠嘆調時的大腦活化情形，他們認為，歌手為了表現詠嘆調中關於藝術、情感、語意的面向，需要在運動技術方面與情感方面做大量、深層的投入。古典演唱者因應不同年代、不同時期作品之需求，在音高的表現上必須有嚴謹的技巧，音量與音域廣度必須經過特殊的訓練，顫音與戲劇性情感的舞臺表現也必須達到某個水準，因此，演唱者必須擁有較佳與較高層次的聲音控制(vocal control)，才得以達成上述的嚴格要求。與器樂演奏者相比，歌手在實際演出時身體方面的負擔較為沉重，因為以身體為中心的肌肉與內臟活動都處於活動力最強的巔峰狀態，舉凡呼吸、唾腺分泌、消化系統……等比比皆是，然而弦樂器與鋼琴演奏者在實際表演時，並不會動員到全身諸多肌肉，同理可知，想像歌唱時的大腦活化應該比想像演奏時更強，範圍也更廣(Kleber, et al., 2007)。此外，在西方音樂史中，聲樂的出現早於器樂，相較之下，聲樂可以算是人類表現情感的一種原始方式，因此 Kleber 等人(2007)推測，大腦處理情感的邊緣系統，在想像歌唱與實際表演時應該會活化。

Kleber 等人(2007)的實驗以十六位專精於古典音樂演唱的職業歌手為受測者，使用功能性核磁共振造影記錄他們在實際演唱以及想像演唱時的大腦活化型態，實驗材料為

<sup>†</sup>《世說新語·識鑒》云：「『聽伎，絲不如竹，竹不如肉，何也？』答曰：『漸近自然。』」

義大利美聲唱法的詠嘆調，歌曲中特別著重情感的豐富表現。實驗結果發現，想像歌唱與實際歌唱時，大腦的運動皮質與邊緣系統等皆會活化。想像演唱時活化增加的腦區為：輔助運動區、前額葉皮質、頂葉下方、顳葉後區、前扣帶迴、前額葉皮質中間部位。由於想像歌唱時，大腦必須把這個任務所需的肌肉動作在腦內演練一遍，故負責處理運動訊息的神經元會活化。實際哼唱時大腦的初級聽覺皮質會活化，但是想像哼唱時該區卻沒有活化，這個結果與之前的研究不謀而合(Halpern & Zatorre, 1999)。想像哼唱時，負責情感處理的腦區出現較強烈的活化。由此可以推測，當歌手從事想像哼唱時所投入的情感較為豐富，這可能是因為：在缺乏聲音回饋與刺激之下，大腦可以使用的認知資源變多了，故邊緣系統可以充分加入運作，給與歌者更加豐富的想像空間與情感方面的發揮。

### (三) 內在哼唱之際的情感投入

不僅音樂家在演出時會有內在哼唱的行為，聽眾在專心聆聽音樂時，也有可能在心中哼唱主旋律，這樣的聆聽方式與情感的投入有著密切的關係，而演奏者的自我傾聽，也有可能以增加情感投入的方式幫助樂曲的詮釋。關於音樂活動中的情感投入，近年有不少神經科學研究，以下略作回顧。

大腦中處理情緒的主要部位在邊緣系統與旁邊緣系統(paralimbic system)，邊緣系統包括杏仁核(amygdala)與海馬迴(hippocampus).....等，旁邊緣系統包括腦島(insula)與眼眶額葉皮質(orbitofrontal cortex).....等，它們處理各式各樣的情緒(Baxter & Chiba, 1999; Calder, Lawrence, & Young, 2001)。過去十餘年之間，神經科學界利用大腦造影探討人類的情緒處理，主要的研究材料為負面的情緒(negative valence)，研究發現杏仁核扮演重要角色，當受測者感覺到負面情緒時，杏仁核的活化狀態會改變(Lane, et al., 1997; Taylor, et al., 1998)。然而後來科學家也發現，杏仁核不僅處理負面的情緒，也整理正面的情緒(Davis and Whalen, 2001; Zald, 2003)。

探討人類情感的神經科學家們常使用視覺刺激來激發情緒，以音樂作為刺激的研究為數較少。Blood 等人(1999)以配有和聲的旋律作為刺激，探討音樂悅耳與否與情緒反應的關聯。實驗設計中音樂悅耳的標準是以和聲的不和諧度為基準，越多的不和諧音代表音樂越不悅耳。結果發現當刺激聲響越不和諧，受測者右側旁海馬迴(right parahippocampal gyrus)與楔前葉活化越明顯；當刺激聲響越和諧，額極(frontopole)、眼眶額葉皮質、扣帶迴出現越明顯的活化。此外，Brown 等人(2004)以正子斷層掃描觀察受測者聆聽不熟悉之悅耳音樂時的情緒反應，結果發現邊緣系統與旁邊緣系統都被活化了，包含扣帶迴、腦島前區、海馬迴後區、顳極上方、腹側紋狀體(ventral striatum)。另外 Blood 與 Zatorre (2001)讓受測者聆聽自己最喜愛的音樂，結果發現當受測者深深被音樂所感動時，大腦處理有關酬賞(reward)與情感的部位被活化了，包括腦島、眼眶額葉皮質、腹側紋狀體；然而有些部位卻出現抑制活化的反應，例如杏仁核、海馬迴等。Menon 與 Levitin (2005)對於聆聽悅耳音樂的研究，除了進一步證實上述的發現之外，也闡明了腦島前區在酬賞系統中的樞紐地位。

曾經接受過完整音樂訓練與神經科學訓練的德國青年學者 Koelsch，與神經語言學家共同研究音樂情緒的神經表徵，他們以悅耳與不悅耳的音樂片段作為刺激，比較大腦的活化型態(Koelsch, Fritz, DY, Muller, & Friederici, 2006)。該實驗的悅耳音樂刺激採用歐洲古典樂的器樂曲，大多屬於輕快喜樂的舞曲。不悅耳的音樂則透過電腦軟體在悅耳的旋律之上二度與下四度各加上一個音符，使得原本悅耳的聲響全部變成不和諧的。實驗結果顯示，悅耳的音樂觸動了一個與運動有關的神經迴路，包含羅蘭迪克島蓋(Rolandic operculum)、腦島、腹側紋狀體。當受測者聆聽悅耳的音樂時，兩側羅蘭迪克島蓋皆被活化，該處之活化代表喉部的運動計畫，Koelsch 等人(2006)推測，受測者可能將所聽到的聲音以自己的發聲器官在腦海中重演一遍，發生了類似鏡像神經元系統「內在模仿」的效果。腦島前端的上方部位與羅蘭迪克島蓋相連，曾有研究發現：實際演唱與想像歌唱時，這兩個部位皆出現活化(Jeffries, Fritz, & Braun, 2003; Riecker, Ackermann, Wildgruber, Dogil, & Grodd, 2000)。腦島上方與運動訊息的處理有關(Augustine, 1996)，特別是左前上方區域負責構音計畫(articulatory planning)及動作協調(Ackermann & Riecker, 2004)。腹側紋狀體與正面的情緒反應有關，特別是伏隔核(nucleus accumbens)負責積極向上的情緒處理，它接收來自邊緣系統的訊號並將其傳至負責行動的部位，因此被視為連接邊緣系統與運動皮質的中繼站(Cardinal, Parkinson, Hall, & Everitt, 2002)。總之，愛樂者的前運動區可以表徵傳入耳中的悅耳音樂，反之，不悅耳的音樂較難哼唱，或是不容易引起跟著哼唱的意願，因而無法引起前運動區的活化(Koelsch, et al., 2006)。

綜合本節所述及的神經科學研究成果，我們似乎可以對於演奏者的內在哼唱有更進一步的認識。由於口頭的情緒表達具有較為悠久的演化史，因此，在演奏樂器時輔以內在哼唱能夠幫助情感的想像，活化大腦的邊緣系統與旁邊緣系統。值得注意的是，以內在哼唱來輔助演奏的策略，不一定適用於所有的樂曲，因為有的音樂實在難以哼唱，或是不容易引起哼唱的意願，這方面的議題還有待日後研究。

## 六、結論

本文回顧了近年有關演奏與動作想像的神經科學研究，從各個腦區的功能著手，探討練琴所造成的大腦神經迴路改變，以及心像練習、內在哼唱時的大腦活化型態。一個關鍵的系統是橫跨額葉、頂葉、顳葉的鏡像神經元系統，此系統整合並轉譯感覺訊息與動作訊息，在心像練習與演奏模仿時都會活化，特別是較為高階的運動皮質與聽覺皮質，以及頂葉下方區域。在音樂演奏的情感投入方面，光憑雙手運動可能不足以激發深刻的情緒，而必須要輔以內在哼唱，這可能是因為腦島與前扣帶迴不僅調控著人類的發聲功能，它們也是運動、感覺、情感等訊息匯集與交換的重要樞紐(Augustine, 1996; Nagai, Kishi, & Kato, 2007)。

心像練習的觀念，在國內的音樂教育圈中較少被提及，本文的文獻探討與理論建構可望增進這方面的應用，或引起相關的研究興趣。心像練習對於演奏能力的提昇究竟有多大的幫助？倘若擅於心像練習者能夠有較佳的練琴效率，那麼，應該如何培養這種能

力？上述議題都有待音樂教育專家作進一步的探討。幸運的是，某些與動作想像有關的生理指標（如：膚電阻）可用簡便的方式測量，也不會對於受測者造成太大的干擾。展望未來，音樂教育界與神經科學的交流，應可促進兩者之發展。

## 參考文獻

- 胡明霞 (2006) 《動作控制與動作學習》。臺北：金名圖書有限股份公司。
- Ackermann, H., & Riecker, A. (2004). The contribution of the insula to motor aspects of speech production: a review and a hypothesis. *Brain Lang*, 89(2), 320-328.
- Augustine, J. R. (1996). Circuitry and functional aspects of the insular lobe in primates including humans. *Brain Res Brain Res Rev*, 22(3), 229-244.
- Bangert, M., Hauesler, U., & Altenmuller, E. (2001). On practice: how the brain connects piano keys and piano sounds. *Ann N Y Acad Sci*, 930, 425-428.
- Baxter, M. G., & Chiba, A. A. (1999). Cognitive functions of the basal forebrain. *Curr Opin Neurobiol*, 9(2), 178-183.
- Blood, A. J., & Zatorre, R. J. (2001). Intensely pleasurable responses to music correlate with activity in brain regions implicated in reward and emotion. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 98(20), 11818-11823.
- Blood, A. J., Zatorre, R. J., Bermudez, P., & Evans, A. C. (1999). Emotional responses to pleasant and unpleasant music correlate with activity in paralimbic brain regions. *Nat Neurosci*, 2(4), 382-387.
- Brown, S., Martinez, M. J., & Parsons, L. M. (2004). Passive music listening spontaneously engages limbic and paralimbic systems. *Neuroreport*, 15(13), 2033-2037.
- Buccino, G., Binkofski, F., & Riggio, L. (2004). The mirror neuron system and action recognition. *Brain Lang*, 89(2), 370-376.
- Buccino, G., Vogt, S., Ritzl, A., Fink, G. R., Zilles, K., Freund, H. J., et al. (2004). Neural circuits underlying imitation learning of hand actions: an event-related fMRI study. *Neuron*, 42(2), 323-334.
- Calder, A. J., Lawrence, A. D., & Young, A. W. (2001). Neuropsychology of fear and loathing. *Nat Rev Neurosci*, 2(5), 352-363.
- Cardinal, R. N., Parkinson, J. A., Hall, J., & Everitt, B. J. (2002). Emotion and motivation: the role of the amygdala, ventral striatum, and prefrontal cortex. *Neurosci Biobehav Rev*, 26(3), 321-352.
- Classen, J., Liepert, J., Wise, S. P., Hallett, M., & Cohen, L. G. (1998). Rapid plasticity of human cortical movement representation induced by practice. *J Neurophysiol*, 79(2), 1117-1123.
- Darwin, C. (1872). *The expression of the emotions in man and animals*. [S.l.]: Murray.
- Decety, J., Jeannerod, M., Germain, M., & Pastene, J. (1991). Vegetative response during imagined movement is proportional to mental effort. *Behav Brain Res*, 42(1), 1-5.

- Drummond, P. D., & Quah, S. H. (2001). The effect of expressing anger on cardiovascular reactivity and facial blood flow in Chinese and Caucasians. *Psychophysiology*, *38*(2), 190-196.
- Gallese, V., Fadiga, L., Fogassi, L., & Rizzolatti, G. (1996). Action recognition in the premotor cortex. *Brain*, *119* ( Pt 2), 593-609.
- Gerardin, E., Sirigu, A., Lehericy, S., Poline, J. B., Gaymard, B., Marsault, C., et al. (2000). Partially overlapping neural networks for real and imagined hand movements. *Cereb Cortex*, *10*(11), 1093-1104.
- Gieseking, W., & Leimer, K. (1972). *Piano technique*. New York: Dover.
- Goginsky, A. M., & Collins, D. (1996). Research design and mental practice. *J Sports Sci*, *14*(5), 381-392.
- Guillot, A., & Collet, C. (2005). Contribution from neurophysiological and psychological methods to the study of motor imagery. *Brain Res Brain Res Rev*, *50*(2), 387-397.
- Guillot, A., Collet, C., Molinaro, C., & Dittmar, A. (2004). Expertise and peripheral autonomic activity during the preparation phase in shooting events. *Percept Mot Skills*, *98*(2), 371-381.
- Guillot, A., Collet, C., Nguyen, V. A., Malouin, F., Richards, C., & Doyon, J. (2008). Functional neuroanatomical networks associated with expertise in motor imagery. *Neuroimage*, *41*(4), 1471-1483.
- Halpern, A. R., & Zatorre, R. J. (1999). When that tune runs through your head: a PET investigation of auditory imagery for familiar melodies. *Cereb Cortex*, *9*(7), 697-704.
- Hauelsen, J., & Knosche, T. R. (2001). Involuntary motor activity in pianists evoked by music perception. *J Cogn Neurosci*, *13*(6), 786-792.
- Hickok, G., Buchsbaum, B., Humphries, C., & Muftuler, T. (2003). Auditory-motor interaction revealed by fMRI: speech, music, and working memory in area Spt. *J Cogn Neurosci*, *15*(5), 673-682.
- Iacoboni, M. (2009). Imitation, empathy, and mirror neurons. *Annu Rev Psychol*, *60*, 653-670.
- Itoh, K., Fujii, Y., Suzuki, K., & Nakada, T. (2001). Asymmetry of parietal lobe activation during piano performance: a high field functional magnetic resonance imaging study. *Neurosci Lett*, *309*(1), 41-44.
- Jancke, L., Shah, N. J., & Peters, M. (2000). Cortical activations in primary and secondary motor areas for complex bimanual movements in professional pianists. *Brain Res Cogn Brain Res*, *10*(1-2), 177-183.
- Jeffries, K. J., Fritz, J. B., & Braun, A. R. (2003). Words in melody: an H(2)15O PET study of brain activation during singing and speaking. *Neuroreport*, *14*(5), 749-754.
- Juslin, P. N., & Laukka, P. (2003). Communication of emotions in vocal expression and music performance: different channels, same code? *Psychol Bull*, *129*(5), 770-814.
- Kleber, B., Birbaumer, N., Veit, R., Trevorrow, T., & Lotze, M. (2007). Overt and imagined singing of an Italian aria. *Neuroimage*, *36*(3), 889-900.

- Koelsch, S., Fritz, T., DY, V. C., Muller, K., & Friederici, A. D. (2006). Investigating emotion with music: an fMRI study. *Hum Brain Mapp*, 27(3), 239-250.
- Krings, T., Topper, R., Foltys, H., Erberich, S., Sparing, R., Willmes, K., et al. (2000). Cortical activation patterns during complex motor tasks in piano players and control subjects. A functional magnetic resonance imaging study. *Neurosci Lett*, 278(3), 189-193.
- Lane, R. D., Reiman, E. M., Bradley, M. M., Lang, P. J., Ahern, G. L., Davidson, R. J., et al. (1997). Neuroanatomical correlates of pleasant and unpleasant emotion. *Neuropsychologia*, 35(11), 1437-1444.
- Langheim, F. J., Callicott, J. H., Mattay, V. S., Duyn, J. H., & Weinberger, D. R. (2002). Cortical systems associated with covert music rehearsal. *Neuroimage*, 16(4), 901-908.
- Levinson, D. F., & Edelberg, R. (1985). Scoring criteria for response latency and habituation in electrodermal research: a critique. *Psychophysiology*, 22(4), 417-426.
- Lotze, M., Montoya, P., Erb, M., Hulsmann, E., Flor, H., Klose, U., et al. (1999). Activation of cortical and cerebellar motor areas during executed and imagined hand movements: an fMRI study. *J Cogn Neurosci*, 11(5), 491-501.
- Lotze, M., Scheler, G., Tan, H. R., Braun, C., & Birbaumer, N. (2003). The musician's brain: functional imaging of amateurs and professionals during performance and imagery. *Neuroimage*, 20(3), 1817-1829.
- MacLean, P. D. (1990). *The triune brain in evolution : role in paleocerebral functions*. New York: Plenum Press.
- Malouin, F., Richards, C. L., Durand, A., & Doyon, J. (2008). Reliability of mental chronometry for assessing motor imagery ability after stroke. *Arch Phys Med Rehabil*, 89(2), 311-319.
- Manthey, S., Schubotz, R. I., & von Cramon, D. Y. (2003). Premotor cortex in observing erroneous action: an fMRI study. *Brain Res Cogn Brain Res*, 15(3), 296-307.
- Meister, I. G., Krings, T., Foltys, H., Boroojerdi, B., Muller, M., Topper, R., et al. (2004). Playing piano in the mind--an fMRI study on music imagery and performance in pianists. *Brain Res Cogn Brain Res*, 19(3), 219-228.
- Menon, V., & Levitin, D. J. (2005). The rewards of music listening: response and physiological connectivity of the mesolimbic system. *Neuroimage*, 28(1), 175-184.
- Mulder, T., Zijlstra, S., Zijlstra, W., & Hochstenbach, J. (2004). The role of motor imagery in learning a totally novel movement. *Exp Brain Res*, 154(2), 211-217.
- Munte, T. F., Altenmuller, E., & Jancke, L. (2002). The musician's brain as a model of neuroplasticity. *Nat Rev Neurosci*, 3(6), 473-478.
- Nagai, M., Kishi, K., & Kato, S. (2007). Insular cortex and neuropsychiatric disorders: a review of recent literature. *Eur Psychiatry*, 22(6), 387-394.
- Oishi, K., Kasai, T., & Maeshima, T. (2000). Autonomic response specificity during motor

- imagery. *J Physiol Anthropol Appl Human Sci*, 19(6), 255-261.
- Oishi, K., & Maeshima, T. (2004). Autonomic nervous system activities during motor imagery in elite athletes. *J Clin Neurophysiol*, 21(3), 170-179.
- Papadelis, C., Kourtidou-Papadeli, C., Bamidis, P., & Albani, M. (2007). Effects of imagery training on cognitive performance and use of physiological measures as an assessment tool of mental effort. *Brain Cogn*, 64(1), 74-85.
- Penhune, V. B., Zattore, R. J., & Evans, A. C. (1998). Cerebellar contributions to motor timing: a PET study of auditory and visual rhythm reproduction. *J Cogn Neurosci*, 10(6), 752-765.
- Porro, C. A., Francescato, M. P., Cettolo, V., Diamond, M. E., Baraldi, P., Zuiani, C., et al. (1996). Primary motor and sensory cortex activation during motor performance and motor imagery: a functional magnetic resonance imaging study. *J Neurosci*, 16(23), 7688-7698.
- Riecker, A., Ackermann, H., Wildgruber, D., Dogil, G., & Grodd, W. (2000). Opposite hemispheric lateralization effects during speaking and singing at motor cortex, insula and cerebellum. *Neuroreport*, 11(9), 1997-2000.
- Rizzolatti, G., Fadiga, L., Gallese, V., & Fogassi, L. (1996). Premotor cortex and the recognition of motor actions. *Brain Res Cogn Brain Res*, 3(2), 131-141.
- Rizzolatti, G., & Luppino, G. (2001). The cortical motor system. *Neuron*, 31(6), 889-901.
- Schlaug, G., Jancke, L., Huang, Y., Staiger, J. F., & Steinmetz, H. (1995). Increased corpus callosum size in musicians. *Neuropsychologia*, 33(8), 1047-1055.
- Seung, Y., Kyong, J. S., Woo, S. H., Lee, B. T., & Lee, K. M. (2005). Brain activation during music listening in individuals with or without prior music training. *Neurosci Res*, 52(4), 323-329.
- Spencer, H. (1868). *Essays : Scientific, Political and Speculative*. [S.l.]: Williams & N.
- Stephan, K. M., Fink, G. R., Passingham, R. E., Silbersweig, D., Ceballos-Baumann, A. O., Frith, C. D., et al. (1995). Functional anatomy of the mental representation of upper extremity movements in healthy subjects. *J Neurophysiol*, 73(1), 373-386.
- Taylor, S. F., Liberzon, I., Fig, L. M., Decker, L. R., Minoshima, S., & Koeppe, R. A. (1998). The effect of emotional content on visual recognition memory: a PET activation study. *Neuroimage*, 8(2), 188-197.
- Yaguez, L., Nagel, D., Hoffman, H., Canavan, A. G., Wist, E., & Homberg, V. (1998). A mental route to motor learning: improving trajectory kinematics through imagery training. *Behav Brain Res*, 90(1), 95-106.