

镜像神经元系统的研究回顾及展望*

胡晓晴¹ 傅根跃¹ 施臻彦²

(¹浙江师范大学心理系, 金华 321004) (²浙江理工大学心理研究所, 杭州 310018)

摘要 镜像神经元系统的发现使得研究者从一个较为统一的神经机制层面了解人类多个层次的社会认知活动。在猕猴大脑 F5 区发现的镜像神经元可以在抽象的层面上帮助猕猴理解他人行为的意图。利用脑成像技术, 研究发现人类的镜像神经元系统能够匹配外界的知觉表征和内在的动作表征从而通过“居身模仿”这一过程来进行模仿、语言理解、理解他人的意图及情绪这些重要的社会认知活动。另外, 镜像神经元系统在社会交往中也起着重要作用, 最后, 就镜像神经元系统在心理理论中的作用、了解自我-他人问题和镜像神经元系统的关系、动机、经验等因素对镜像神经元系统活动的调控等问题对未来的研究方向进行了展望。

关键词 镜像神经元系统; 社会认知; 模仿; 心理理论; 共情

分类号 B845

1 前言

近年来, 关注心理理论 (theory of mind ToM)、共情 (empathy) 等社会认知领域的研究成为发展心理学、社会心理学、认知神经科学等领域研究的热点。而 Gallese 等人 (1996) 和 Rizzolatti 等人 (1996) 在猴脑 F5 区发现的镜像神经元 (mirror neurons) 及随后研究发现的人类大脑的镜像神经系统 (mirror-neuron system, MNS), 使得研究者能够从神经机制层面更深入地理解我们的社会认知活动。而且, 镜像神经系统的根本特点——建立对外界观察的内部行为表征使得我们能够居身模仿 (embodied simulation), 也使得研究者能够从一个比之前更加统一、基础的理论出发来了解各种纷繁复杂的人类社会认知活动, 包括模仿学习、语言的习得及理解、推测他人意图以及共情等 (Gallese et al., 2004)。以镜像神经系统为切入点的研究成为近几年社会认知神经科学的一大趋势, 其研究报告或综述多见于 Science、Nature Neurosci.、Nature Rev Neurosci.、Neuron、Ann. Rev. Neurosci. 这些杂志也反映了该领域研究的重要性。

2 对猴子镜像神经元的研究

应该说, 和科学界很多重要发现, 如青霉素一样, 镜像神经元的发现也是一个美丽的偶然。

Rizzolatti 等人在利用单细胞记录 (single-unit recording) 技术研究猕猴大脑运动前区皮层 (premotor cortex) F5 区在猕猴进行抓握食物活动时的神经元放电活动时, 偶尔发现当实验者将食物抓起时, 观察到这一行为的猕猴的大脑 F5 区表现出了强烈的放电活动, 而且该电活动模式、强度和猕猴自己进行该行为时 F5 区神经元的放电活动相似。在这一偶然发现后, Rizzolatti 等人 (1996) 的实验进一步证实了 F5 区的一系列神经元, 不仅在自己进行抓握某物体的行为时放电, 而且在观察其他个体 (无论是人——实验者, 还是同类——另一只猕猴) 进行同样活动时也发生放电反应。也就是说, 自己实施行为所激活的神经元在观察他人进行同样活动时也发生激活, 这种将观察到的外界行为投射到自身实施行为的特性使得 F5 区的神经元被命名为镜像神经元。

2.1 镜像神经元如何从听觉信息来理解行为

在发现位于 F5 区镜像神经元可以匹配自己和他人的行为后, Rizzolatti 等人认为镜像神经元的首要作用在于理解他人的行为, 而非仅仅对观察到的动作进行反应 (Rizzolatti 等人, 1996)。为此, 有人假设和动作相联系的听觉信息, 如剥花生时的剥壳声, 会激活和剥花生的动作相联系的镜像神经元。Kohler 等人 (2002) 的研究即发现, 除了视觉信息, 和动作相联系的听觉信息同样可以激活镜像神经元。研究发现 F5 区的一部分神经元在猕猴撕纸且听到撕纸的声音时激活。有趣的是, 即使猕猴没有看

收稿日期: 2008-06-24

* 国家自然科学基金 (30670696) 资助。

通讯作者: 傅根跃, E-mail: fugy@zjnu.cn.

到撕纸的动作而单单听到撕纸的声音,该部分镜像神经元同样发生激活,而在控制条件(白噪音)下该部分神经元则没有反应。在发现F5区的神经元可以对动作相关的声音发生激活后,Kohler等人进一步考察了镜像神经元能否根据不同特征的声音,例如剥花生和撕纸产生的不同声音,来区分不同的动作。其还比较了神经元在观察且听到声音、仅观察没有声音、仅听声音没有观察、自己执行动作这四种条件下的激活。实验结果再次表明,镜像神经元的分工是非常精细的,例如一些神经元在观察剥花生且同时听到剥壳的声音(视觉+听觉)时激活强烈;而一些神经元仅仅在听到剥壳声音时(仅听觉)就强烈激活;另外代表相应动作的声音也激活了和该动作相联系的镜像神经元。这一系列结果表明,猕猴能够对外界信息,无论是视觉还是听觉,通过镜像神经元的相应激活来建立内部的行为表征从而理解该信息表征的行为。而且,听觉信息的刺激同样能够激活运动前区皮层F5区的镜像神经元,也使得研究者推断这部分镜像神经元可能在进化上促进了人类言语的发展、习得和理解,这个问题还会在后面提到。

2.2 镜像神经元在推测他人行为意图中的作用

研究者发现只有在猕猴观察目的指向(goal-directed)的动作时镜像神经元才发生激活,而仅仅观察物体及没有目的的行为都无法激活镜像神经元。另外,仅仅听到和动作相关的声音也可以激活镜像神经元(Kohler等,2002)。这些证据使得研究者认为镜像神经元的激活并不是基于对知觉到的动作刺激的表征,而是在一个更抽象的层面对行为的意图进行理解。基于该假设,Umiltà等人(2001)设计了一个猕猴观察人抓握木块的实验,该实验的关键之处在于人的抓握动作的后半部分被挡板遮掩,猕猴仅仅能观察到动作的前半部分。实验条件为猕猴事先知道挡板后面有一个木块,控制条件为猕猴知道挡板后面什么也没有。结果发现当猕猴知道挡板后面存在着木块的时候,即使其没有看到具体的手抓握木块的动作,仍有相当部分的镜像神经元表现出和完整地观察到抓握行为类似的神经元激活模式,说明此时猕猴仍能建立对发生动作的内在表征。而控制条件下,即使实验者仍然进行抓握行为,但F5区的镜像神经元没有发生激活。这些结果首先再次表明了只有目的指向的抓握行为才能激活运动前区皮层F5区的镜像神经元,其次猕猴可以利

用自己的先前知识来理解当前观察到的行为,即镜像神经元在外部线索不明确的情况下依然可以建立对外部行为的内在表征来帮助猕猴推断其观察的行为的意图。由此也可以看出镜像神经元的激活不是单纯对动作的物理性质的反映,而是代表了对动作的意图等方面的理解。沿着这条思路,Fogassi等人(2005)的研究考察了隐含着不同意图的同样动作是否可以通过镜像神经元的不同激活模式来表征。研究采用了经典的诱发镜像神经元的实验情景:猕猴观察别人的行为和自己执行同样的行为。为了区分不同的动作意图,实验设置一是猕猴抓食物放入嘴中,二是猕猴抓食物放入一个容器里,这样,容器的有无就成了判别行为意图的背景线索。研究发现顶下小叶(inferior parietal lobule IPL)被记录电活动的神经元中有2/3在猕猴观察别人行为中激活。这些神经元表现出镜像神经元的特性:在自己执行行为和观察别人行为时表现出相似的激活。而且,镜像神经元表现出了对不同行为目的的不同激活方式,例如某些镜像神经元表现出对以进食为目的的抓握动作的激活,对将食物放入另一容器为目的的行为则没有激活;而另一些镜像神经元则表现出相反的激活模式。需要指出的是,在观察行为和执行行为阶段,同样意图的行为激活的镜像神经元回路也相似,再次表现出镜像神经元在建立对外界观察的内在行为表征时是根据行为的意义、意图等而非其物理特性。

3 人类的镜像神经系统

自从Rizzolatti等在猴脑F5区发现镜像神经元后,考虑到F5区和人类大脑Broca区的同质性,研究者也推断人脑中可能存在同样性质的镜像神经系统来帮助人们理解他人行为以至于语言的理解。利用功能核磁共振fMRI等脑成像技术进行研究的结果也都支持人脑中同样存在能够匹配观察到的行为和自己执行行为的镜像神经系统(Hari et al., 1998, Iacoboni et al., 1999)。这些结果表明镜像神经系统可能是人类进行模仿学习(imitation learning)的基础,进而也是心理理论的获得、共情能力、社会交往等的神经机制(Meltzoff & Decety, 2003)。

3.1 模仿

模仿行为在出生几个小时的婴儿身上就已经出现了,研究表明12~21天大的婴儿已经可以准确地模仿如伸舌头、手指动作及各种面部表情,研究者认为模仿是发展基本的社会技能如心理理论等的关

键 (Meltzoff & Decety, 2003), 模仿功能的缺失则会导致孤独症等以社会交往缺陷为核心症状的症候群 (Williams et al., 2001; Oberman & Ramachandran, 2007)。虽然有大量的行为研究表明人们会无意识地模仿和自己正在沟通的人的行为、面部表情、说话方式甚至呼吸节律等等, 表现出“变色龙效应”(chameleon effect), William James 解释为这是因为我们观察到的行为会在某种程度上激活自己相应的行为模式, 类似于启动效应(转引自 Iacoboni & Dapretto, 2006)。但这些解释并未指出实际上人们对行为的观察和执行是基于一个共同的机制, 这个机制从神经基础上来看也就是镜像神经系统。镜像神经系统作为人类模仿能力的基础是不难理解的, 因为其核心特征即观察他人行为可以激活自己大脑中负责编码及执行这些行为的皮层, 包括运动皮层, 从而进行居身模仿 (embodied simulation) 并完成动作的输出。例如 Iacoboni 等人 (1999) 在实验中要求被试对手指运动进行模仿, 对照组为同样的手指运动, 只是按照空间提示进行的运动而非模仿观察到的手指运动。这样在控制了手指运动因素后, fMRI 结果表明左侧额下回 Broca 区域和顶上小叶 (superior parietal lobule) 在模仿时激活。其中顶叶负责编码被观察的手指动作而额区负责理解行为的目的及对动作进行编码。其研究结果表明了模仿是基于观察行为和形成内在行为表征并执行该行为的直接匹配机制。在另一个通过观察模仿进行学习的研究中, Stefan 等人 (2005) 的结果也表明了具有镜像活动性质的初级运动皮层 (primary motor cortex) 在人通过模仿、观察进行动作学习中起重要作用。基于此类结果 Iacoboni 和 Dapretto 提出了模仿的神经回路, 其包括了额下回 (inferior frontal gyrus IFG)、顶下小叶 (IPL) 等镜像神经系统区域。而且颞上沟 (superior temporal sulcus STS) 也在模仿中起重要作用 (Iacoboni et al., 2001)。该回路的工作机制是这样的: STS 负责将输入的知觉信息编码并传递到负责动作信息描述的 MNS 顶叶处, 然后再传递到主要负责领会动作目的的 MNS 额叶部分, 这时临近的运动前区皮层开始进行动作编码并将模仿的可能结果向回传递到颞上沟, 将要输出的动作编码在这里观察的动作信息进行匹配并完成动作输出 (Iacoboni & Dapretto, 2006)。另外需要注意的是, 高度进化且具有复杂结构及功能的大脑在模仿学习时并不仅仅局限于镜像神经系统。例如 Fery

等人 (2006) 的研究即发现, 和被动地观察某一动作相比, 当被试被告知随后需要模仿该动作, 即被试在观察时带有学习意图时, 不仅传统的镜像神经系统区域激活, 另外还激活了其它涉及了动作编码及运动表征的皮层、亚皮层区域 (subcortical regions), 显示了大脑在有意学习时的灵活性。

3.2 语言理解

在 Broca 区域是否参与模仿这一问题上, 在 Iacoboni 等人 (1999) 发现模仿学习涉及 Broca 区域后, Heiser 等人 (2003) 又采用重复经颅磁刺激 (repetitive transcranial magnetic stimulation rTMS) 的研究结果证实了 Broca 区域在模仿中不可或缺的作用: 当 rTMS 造成 Broca 区域的暂时功能损失后, 被试的模仿能力显著降低 (Heiser 等人 2003)。由于模仿可能是言语的习得乃至理解的基础, 研究者推测包括 Broca 区域的镜像神经系统可能对言语理解至关重要。其实, 自从在猕猴的 F5 区发现镜像神经元并认为其涉及了对他人行为的理解后, 出于 F5 区对观察的手部和嘴巴部位运动特别敏感, 以及 F5 和 Broca 区可能的同质性, 研究者便假设人类的语言系统可能就从这些神经元进化而来 (Gallese et al., 1996; Rizzolatti et al., 1996)。另外, 考虑到镜像神经元对听到的和动作关联的声音表现出和观察、执行相关动作类似的激活 (Kohler et al., 2002), 和 Broca 区在模仿中的重要作用, 这些似乎都表明镜像神经系统在人类发展过程中可能对言语理解起了重要的作用。近年来的一系列研究也支持这一假设。Tettamanti 等人 (2005) 将表述动作内容的句子播放给被试, 观察脑功能区域的变化。结果发现和从句法上匹配的控制组句子相比, 表述动作内容的句子显著激活了左半球的包括额下回 Broca 区域的额叶-顶叶-颞叶回路, 如上文所述, 该回路是模仿学习的基础, Tettamanti 等人 (2005) 也认为, 听表述动作内容的句子激活了匹配观察及执行行为的镜像神经回路, 说明被试是在理解句子表述的动作的前提下对该句子进行加工的。具体来说, Broca 区域的激活显示了其加工抽象语义来表征动作的作用。镜像神经系统在语言理解中的重要作用还在 Buccino 等人 (2005) 的研究中得以体现: 当被试在听表征某动作的句子时, 实施该动作的动作诱发电位会产生相应变化。例如听到手部相关动作的语句时, 从被试手部肌肉记录的电位会发生变化; 同理, 听到和脚相关的动作语句时, 从被试脚部记录的电位会发生

变化。虽然该研究没有利用脑成像直接证明是否镜像神经系统在言语理解中激活,但出于动作电位的变化,研究者有理由认为动作电位变化的神经机制为镜像神经系统,其自动地建立对该语句描述行为的内部动作表征并表现在动作电位的变化上,使得我们能够理解语言所表述内容。

3.3 对他人行为意图的理解

对他人行为意图的理解是心理理论的重要方面。一直以来就心理理论的获得存在着理论论(theory-theory)和模仿论(simulation theory)的争论。镜像神经系统的发现则为后者提供了强有力的支持:即我们对他人意图理解的基本机制不是通过概念的推理,而是对观察到事件通过镜像神经系统的直接模仿。例如猕猴的镜像神经元可以对不同意图的类似动作表现出不同的激活,而且这些激活和自己在相应意图下执行动作时镜像神经元激活模式相似,这提示猕猴对他人动作意图的理解是通过自身镜像神经元激活进行动作重现来实现的(Fogassi et al., 2005)。研究者对在通过观察行为推测意图的研究也发现,不同的意图涉及了不同的镜像神经系统激活方式。Iacoboni 等人(2005)在其实验中通过设置不同的场景区分了同样动作的两种意图。其场景一为餐桌上放着茶壶、水杯、零食,动作为人手抓握水杯;场景二的区别在于餐桌上的茶壶盖是打开的,零食相比场景一少了一些,餐桌上也散落着零食,动作同样为抓握水杯。场景的不同提示着观察者场景中拿水杯是为了喝水,场景二中拿水杯是为了整理用餐后的餐桌。fMRI 结果表明观察有动作的场景相比于仅仅观察动作和仅仅观察场景激活了腹侧运动前区皮层(ventral premotor cortex)及额叶下回(IFG)的后部——传统的镜像神经系统。而且当比较限于两种不同的意图时,IFG 区域的激活模式也显著不同,而且这是在两种场景在 IFG 区域激活无差异的前提下得到的。排除了背景因素的影响后,结果清晰地说明,IFG 除了理解他人的动作外,还涉及了对不同动作意图的理解。其随后的实验考察了我们理解他人行为的意图是否需要“自上而下”的加工,结果表明即使在被试注意力集中在和推测意图无关的任务中时,表征意图理解的 MNS 同样发生激活。这也进一步说明了理解他人行为的意图,至少在比较简单的层面上,是通过居身模仿这一更加自动化的过程而非基于意识层面上的信息推理。简单得来说,理

解他人的行为、意图就是“perceiving is doing”这一过程:观察别人的行为等于自己也在执行这一行为,那么自己自然也就理解了这一行为的目的(Lepage & Théoret, 2007)。

3.4 共情

即使镜像神经系统的存在保证我们可以迅速地理解他人的动作及背后的意图,我们的社会认知功能仍然并非完整。因为社会交往中情绪的重要性是显而易见的,所以共情的能力也是社会认知功能中不可或缺的一部分。对于情绪的理解,一个观点认为我们将接受到的面部表情、肢体语言等信息和存储于我们记忆、经验中的信息做比较来了解他人的情绪。但显然,该观点最多解释了我们如何在认知上了解他人的情绪,而非我们如何在情绪上感受他人的情绪(Rizzolatti & Craighero, 2005);而从之前的论述来看,我们观察别人的行为时大脑的镜像神经系统在腹侧额叶的运动前区皮层及初级运动皮层的激活使得我们经历着“perceiving is doing”这一过程来达到动作理解和推测他人的意图,同样,当观察他人的情绪表现时,镜像神经系统的参与也可以使得大脑激活被观察情绪的象征使得我们“感同身受”地获得对观察到的情绪的切身体验。Wicker 等人(2003)在实验中要求被试亲身体验臭气及观察他人闻臭气。臭气在这里的作用是诱发厌恶(disgust)的情绪。结果发现,即使在没有要求被试进行共情的条件下,观察别人的厌恶表情时激活的神经回路和自己闻臭气时激活的神经回路的一部分是相似的,该部分为左前脑岛和右前扣带回皮层,前者与厌恶相关,后者与害怕相关。该部分也因此被认为是情绪的镜像神经回路,即对观察到的他人的情绪在自身内部也形成该情绪的象征。Jackson 等人(2005)针对痛觉(pain)做的研究也证明了共情的镜像神经机制:被试观察痛觉的图片激活的脑区域和个人亲身经历痛觉的大脑区域在前扣带回(anterior cingulate),前部脑岛(anterior insula)及小脑(cerebellum)这些部位的活动是相似的。另外发现扣带回的激活程度和被试对观察图片中的痛觉的评价等级存在正相关。该研究进一步表明了共情的发生是具有镜像性质的。Singer 等人(2004)的研究更进一步,其在实验中同时考察了被试亲身经历痛觉刺激(电击)和观察自己的亲人经历痛觉刺激时大脑的激活状态。结果发现观察和亲自经历的痛觉加工脑区在双侧前部脑岛、前扣带回、小脑

以及脑干这些部位的激活是相似的。而且扣带回和前部脑岛的激活程度和被试对自己共情程度的评价存在显著正相关。虽然这些研究的结果没有显示观察他人的情绪和自己亲身体验该情绪有着完全相同的神经回路,但处理情绪(厌恶)的核心部位——前部脑岛和前扣带回在观察他人和亲身体验时都发生激活,体现了共情在神经机制上的镜像特征。

另外,在动作表征和共情的关系上,Carr等人(2003)采用了“社会镜像”(social mirroring)研究范式,即要求被试分别观察、模仿呈现的情绪化面部表情(如开心、发怒、悲伤等)图片。结果首先表明观察和模仿不仅激活了颞上沟及额下回——经典的动作观察-执行匹配神经回路,表明了对观察到情绪的内在动作表征是共情的前提,而且激活了和加工情绪相关的脑岛及边缘系统的杏仁核(amygdala);其次在模仿比观察更加显著地激活了运动前区皮层、颞上沟,脑岛以及杏仁核。可能是观察仅仅涉及对输入信息进行编码并建立内在动作表征,而模仿除此之外还进行了动作的输出。总的来说,模仿和观察情绪图片激活了相似的神经回路,表现出了共情神经机制的镜像特性,另外在初级运动皮层等脑区建立的动作内部表征也调节着情感脑区的激活模式,而且脑岛可能联结了负责动作表征的额下回运动皮层及负责情绪体验的边缘系统。

共情的镜像神经回路在最近又得到了支持:在一项以儿童(平均年龄10.1岁)为对象的研究中,不仅考察了观察及模仿表情图片时的大脑激活情况,而且研究者通过改编的人际关系反应量表(Interspersonal Reactivity Index, IRI)测量得到了儿童的共情能力。结果发现额下回、右侧脑岛、左侧杏仁核、左侧梭状回的激活和儿童的共情能力呈现显著正相关。这也从行为指标上为镜像神经元系统的确反映了共情的能力这一假设提供了支持(Pfeifer et al., 2008)。

3.5 社会交往

心理理论、共情都属于社会认知功能,大量研究表明镜像神经系统在其中有着重要作用。而社会交往活动涉及了心理理论、共情等过程,由此也可以推断我们在社会交往中也会涉及镜像神经系统的激活。尽管目前该方向的研究并不多,但仍有一些研究得到了初步的结果。Iacoboni等(2004)对比了被试观察两人进行社会交往的影片片断和观察一个人独自进行活动和休息状态下的大脑活动情况。

结果表明当观察社会交往片断时镜像神经区域表现出更显著的激活。Oberman等人(2007)的研究利用EEG技术更进一步地考察了镜像神经系统在被试观察社会交往活动中的作用。其在研究中通过给被试呈现一组人扔球的片断设置了4个实验条件,分别为基线、无社会交往、社会交往-旁观和社会交往-互动。当片断里三位演员将球朝天扔时,为无社会交往条件;当演员互相扔球,被试为观察者时,为社会交往-旁观条件;当演员互相扔球而球会有时朝向被试扔来时,为社会交往-互动条件。这里代表镜像神经系统活动的指标为在头皮C3、C4、Cz电极点(被认为反映了感觉运动皮层 sensorimotor cortex 的放电活动)的mu波抑制(mu wave suppression)情况。结果显示, mu波抑制在社会交往-互动条件下最大,反映了镜像神经系统最为活跃;其次是社会交往-旁观条件,最后为无社会交往条件。

最近Pfeifer等(2008)的研究考察了儿童在观察或模仿他人表情时的镜像神经元系统激活程度和儿童在人际关系能力量表(interpersonal competence scale ICS)得分的相关。结果发现在模仿他人表情时,额下回、左侧杏仁核及双侧脑岛的激活程度和儿童的人际关系能力显著相关。该结果从发展的角度表明社会交往,至少在社会人际关系方面,和镜像神经元系统的功能有着密切联系。

镜像神经元系统在社会交往中的重要作用也可以从对孤独症的研究中得到支持。由于孤独症的核心症状是社会认知功能障碍,因此有研究者认为和社会认知密切相关的镜像神经元系统可能在孤独症患者上活动异常(Williams et al., 2001; Iacoboni et al., 2006; Oberman & Ramachandran, 2007)。Depratto等(2005)发现,即使在控制了模仿能力、智商等因素后,和控制组相比,孤独症患者在模仿他人表情时镜像神经系统激活并不显著,而且其症状严重程度和镜像神经系统活动表现出负相关。Oberman等(2005)以mu波抑制为指标的研究也发现相比于控制组,孤独症患者在观察他人手部运动时没有表现出显著的mu波抑制。Hadjikhani等(2006)考察了孤独症患者在脑结构方面的异常,其发现ASD患者MNS系统的灰质有显著减少。同时,如额下回(IFG)、顶下小叶(IPL)和颞上沟(STS)等传统MNS区域的大脑皮层厚度和孤独症症状严重程度为负相关。以上这些来自功能及结构成像的证据

也再次支持了镜像神经系统在社会交往中的重要作用。

4 小结及展望

镜像神经系统的核心特征是通过相应脑区的激活建立内部的行为表征从而“亲身经历”其观察到的他人行为来实现理解他人行为、意图、情绪等功能，而且在模仿、语言理解、社会交往等方面起着重要作用。在镜像神经系统的结构上，也从额下回——顶下小叶——颞上沟等和动作理解相关的区域扩展到共情涉及的脑岛、前扣带回皮层、杏仁核等脑区。虽然目前以镜像神经元系统为视角的研究数量增长迅速并取得了一系列稳定的研究发现，但该领域仍有一些有待解决的关键问题。

首先，镜像神经系统虽然为心理理论获得的模仿论提供了重要的证据，即我们在观察他人行为时进行的居身模仿使得我们能够较为自动化地理解他人行为的意图而不是通过概念性的推理，但目前尚未有研究直接验证推理他人的心理状态涉及了镜像神经系统的激活。已有的研究明确地发现推测他人内在的心理状态或意图的神经机制涉及了内侧前额叶（MPFC）（Amodio & Frith, 2006; Lieberman, 2007），但在以镜像神经系统为考察对象的共情或推测他人行为意图的研究中却并未发现 MPFC 的激活，这提示着观察者或模仿者虽然在对动作进行内在表征并模仿，但这些并不一定保证观察者理解他人的心理状态，特别是镜像神经系统多在观察外界行为时激活，那么当没有外显行为时我们如何推测他人的信念呢？另外目前的 MNS 涉及的动作意图理解尚是比较简单和具体的视觉刺激，而当推测他人的意图或信念需要抽象的或语言代表的刺激时，MNS 的反应又将如何呢？这些都是镜像神经系统研究需要解决的问题。

其次，镜像神经元系统的发现为自我-他人（self-other）的联系提供了神经机制上的桥梁，但这仅仅是更进一步理解自我他人的起点。自我-他人的关系是发展心理、社会认知及认知神经关注的重要领域，在镜像神经元系统为两者建立起桥梁发现它们有共同的神经机制后，后续研究需要关注两者的在神经机制上的区别，及这种区别和镜像神经元系统的关系如何。而且自我-他人的关系归根结底也反映了心理理论的两种假说：是以自我为主导，以居身模仿来得知他人意图、信念或心理状态的模仿论（simulation-theory）；还是以第三视角观察他人根据

推理等来推测其信念、意图的理论论（theory-theory）。考察 MNS 在自我-他人区分中的作用无疑对这些基本问题的理解有着重要的推动作用。

最后，镜像神经元系统作为匹配观察—执行行为的神经机制，从原则上来说其激活是自动化的，哪怕对于理解他人行为意图这样较高级的心理功能，镜像神经元系统也可以自下而上的激活（Iacoboni et al., 2005）。但由于人在社会交往活动中的灵活性及社会认知的复杂性，镜像神经元系统的激活程度很可能和其他心理活动有着密切的关系。例如已有研究发现带着学习的意图去模仿行为和单纯的模仿相比 MNS 激活有不同。近期的一项研究则操作了被试不同的饥饿水平来考察动机对 MNS 激活的调节作用。结果发现对于观察他人拿食物这一片段，镜像神经元系统的激活水平和饥饿程度表现出正相关，证明了进食的动机影响着被试观察他人行为的神经回路（Cheng et al., 2007）。另外从脑的可塑性角度出发，研究也发现后天的学习经验在很大程度上塑造着镜像神经元系统的激活程度：专业的芭蕾舞演员和非芭蕾舞专业的舞蹈演员在观看芭蕾舞舞蹈片断时镜像神经系统的激活有显著区别，观看和自己专业相关的舞蹈动作时运动前区皮层、上顶叶、颞上沟等镜像神经系统激活程度更加明显（Calvo-Merino et al., 2005）。考察这些心理因素和镜像神经系统活动的关系如何，以及从构建神经网络的视角出发考察哪些脑区在镜像神经系统之上调节着其活动状态，也是今后研究需要重点考察的方面。

参考文献

- Amodio, D. M & Frith, C. D. (2006). Meeting of minds: the media frontal cortex and social cognition. *Nature Review Neuroscience*, 7, 268-277
- Buccino G, Riggio L, Melli G, Binkofski F, Gallese V, & Rizzolatti G. (2005). Listening to action-related sentences modulates the activity of the motor system: A combined TMS and behavioral study. *Cognitive Brain Research*, 24, 355-363
- Carr L, Iacoboni M, Dubeau MC, Mazziotta J C, & Lenzi G L (2003). Neural mechanisms of empathy in humans: A relay from neural systems for imitation to limbic areas. *Proceeding of National Academic Science, USA*, 100, 5497-5502
- Calvo-Merino, B, Glaser, D.E, Grezes, J, Passingham RE, & Haggard P. (2005). Action observation and acquired motor skills: an fMRI study with expert dancers. *Cerebral Cortex*, 15, 1243-1249
- Cheng Y, Meltzoff A N, & Decety J. (2007) Motivation Modulates

- the Activity of the Human Mirror-Neuron system. *Cerebral Cortex*, 17, 1979–1986
- Dapretto M, Davies M.S, Pfeifer J.H, Scott A.A, Sigman M, Bookheimer S.Y. et al. (2005). Understanding emotions in others: mirror neuron dysfunction in children with autism spectrum disorders. *Nature Neuroscience*, 9, 28–30
- Fogassi L., Ferrari P.F., Gesierich B., Rozzi S., Chersi F., & Rizzolatti G. (2005). Parietal Lobe: from Action Organization to Intention Understanding. *Science*, 308(5722), 662–667
- Frey S H, & Gerry V E. (2006). Modulation of Neural Activity during Observational Learning of Actions and Their Sequential Orders. *The Journal of Neuroscience*, 26, 13194–13201
- Gallese V, Fadiga L, Fogassi L, & Rizzolatti G. (1996). Action recognition in the premotor cortex. *Brain*, 119, 593–609
- Gallese V, Keysers C, & Rizzolatti G. (2004). A unifying view of the basis of social cognition. *Trends in Cognitive Sciences*, 8(9), 396–403
- Heiser M, Iacoboni M, Maeda F, Marcus J, & Mazziotta J C. (2003). The essential role of Broca's area in imitation. *European Journal of Neuroscience*, 17, 1123–1128
- Hadjikhani, N., Joseph, R. M., Snyder, J., & Tager-Flusberg, H. (2006). Anatomical Differences in the Mirror Neuron System and Social Cognition Network in Autism. *Cerebral Cortex*, 16(9), 1276–1282.
- Hari. R., Forss. N., Avikainen. S., Kirveskari. E., Salenius. S., & Rizzolatti. G. (1998). Activation of human primary motor cortex during action observation: A neuromagnetic study. *Proceeding of National Academic Science, USA*, 95, 15061–15065
- Iacoboni M, Woods RP, Brass M, Bekkering H, Mazziotta JC, & Rizzolatti G. (1999). Cortical mechanisms of human imitation. *Science*, 286, 2526–2568
- Iacoboni M., Koski. L. M., Brass. M., Bekkering. H., Woods. R. P., Dubeau. M., et al. (2001). Reafferent copies of imitated actions in the right superior temporal cortex. *Proceeding of National Academic Science, USA*, 98, 13995–13999
- Iacoboni M, Lieberman M. D., Knowlton B. J., Molnar-Szakacs I, Moritz M, Throop CJ, et al. (2004). Watching social interactions produces dorsomedial prefrontal and medial parietal BOLD fMRI signal increases compared to a resting baseline. *NeuroImage*, 21, 1167–1173
- Iacoboni M., Molnar-Szakacs I., Gallese V., Buccino G., Mazziotta J.C., & Rizzolatti G. (2005). Grasping the intentions of others with one's own mirror neuron system. *Public Library of Science Biology*, 3, 529–535
- Iacoboni M, & Dapretto M. (2006). The mirror neurons system and the consequences of its dysfunction. *Nature Reviews Neuroscience*, 7, 942–951
- Jackson, P. L., Meltzoff, A. N., & Decety, J. (2005). How do we perceive the pain of others? A window into the neural processes involved in empathy. *NeuroImage*, 24(3), 771–779.
- Kohler E., Keysers C., Umiltà M.A., Fogassi L., Gallese V., & Rizzolatti G. (2002). Hearing sounds, understanding actions: action representation in mirror neurons. *Science*, 297, 846–848
- Lieberman. M. D. (2007). *Social cognitive neuroscience: A review of core processes*. Annual Review of Psychology, 58, 250–189
- Lepage J. & Théoret H. (2007). The mirror neuron system: grasping others' actions from birth? *Developmental Science*, 10, 513–523
- Meltzoff A N, & Decety J. (2003). What imitation tells us about social cognition: a rapprochement between developmental psychology and cognitive neuroscience. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, 358, 491–500
- Oberman, L.M., Hubbard, E.M., McCleery, J.P., Altschuler, E.L., Ramachandran, V.S., & Pineda, J.A. (2005). EEG evidence for mirror neuron dysfunction in autism. *Cognitive Brain Research*, 24, 190–198
- Oberman LM, & Ramachandran VS. (2007). The simulating social mind: The role of the mirror neuron system and simulation in the social and communicative deficits of Autism Spectrum Disorders. *Psychological Bulletin*, 133(2), 310–327
- Oberman, L.M., Pineda, J.A., & Ramachandran, V.S. (2007). The human mirror neuron system: A link between action observation and social skills. *Social Cognitive and Affective Neuroscience*, 2, 62–66
- Pfeifer J H., Iacoboni. I., Mazziotta. J. C., & Dapretto. M. (2008). Mirroring others' emotions relates to empathy and interpersonal competence in children. *NeuroImage*, 39, 2076–2085
- Rizzolatti G, Fadiga L, Gallese V, & Fogassi L. (1996). Premotor cortex and the recognition of motor actions. *Cognitive Brain Research*, 3(2), 131–141
- Rizzolatti G, Fogassi L, & Gallese V. (2001). Neurophysiological mechanisms underlying the understanding and imitation of action. *Nature Reviews Neuroscience*, 2, 661–670
- Rizzolatti G, & Craighero L. (2004). The mirror-neuron system. *Annual Review of Neuroscience*, 27, 169–192
- Rizzolatti G, & Craighero L. (2005). Mirror neuron: a neurological approach to empathy. *Neurobiology of Human Values*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 107–123
- Stefan K, Cohen L G, Duque J, Mazzocchio R, Celnik P, Sawaki L, et al. (2005). Formation of a Motor Memory by Action Observation. *The Journal of Neuroscience*, 25, 9339–9346
- Singer T, Seymour B, O'Doherty J, Kaube Hr, Dolan R J, & Frith C D. (2004). Empathy for Pain Involves the Affective but not Sensory Components of Pain. *Science*, 303, 1157–1162
- Tettamanti M, Buccino G, Saccuman M C, Gallese V, Danna M, Scifo P, et al. (2005). Listening to Action-related Sentences Activates Fronto-parietal Motor Circuits. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 17, 273–278
- Umiltà M A, Kohler E, Gallese V, Fogassi L, Fadiga L, Keysers C, et al. (2001). "I know what you are doing": A

- neurophysiological study. *Neuron*, 32, 91–101
- Wicker B, Keysers C, Plailly J, Royet J-P, Gallese V, & Rizzolatti G. (2003). Both of us disgust in my insula: The common neural basis of seeing and feeling disgust. *Neuron*, 40, 655–644
- Williams J.H, Whiten A, Suddendorf T, & Perrett D I. (2001). Imitation, mirror neurons and autism. *Neuroscience Behavioral Review*, 25(4), 287–295

Mirror Neuron System: Retrospect and Prospect

HU Xiao-Qing¹ FU Gen-Yue¹ SHI Zhen-Yan²

(¹Department of Psychology, Zhejiang Normal University, Jinhua 321004, China)

(²Department of Psychology, Zhejiang Sci-Tech University, Hangzhou 310018, China)

Abstract: The finding of mirror neuron system engenders researchers to understand human beings' various domains of social cognition from a unifying neural mechanism. Mirror neurons in macaques' F5 area enabled them to decipher others' goal-directed action at an abstract level. Using brain imaging techniques, it has been found that the human beings' mirror neuron system could map the observation of external action on internal motor representation, which warrants human beings to conduct social activities like imitation, language comprehension, understanding others' intentions as well as emotions via embodied simulation. Moreover, MNS has been evidenced to play a vital role in social interaction. Finally, several possible directions for future researches are discussed: the function of MNS underlying theory of mind, relations between self-other question and MNS, the influence of factors like experience and motivation on the activity of MNS.

Key words: mirror neuron system; social cognition; imitation; theory of mind; empathy