

# 灵长类动作理解的镜像神经机制研究进展

陈 巍<sup>1,2</sup>, 汪 寅<sup>3</sup>, 丁 峻<sup>1,2</sup>, 张均华<sup>4</sup>

(1. 杭州师范大学心理学系, 杭州 310018; 2. 杭州师范大学认知与行为神经科学研究所, 杭州 310018;  
3. 上海大学生命科学院, 上海 200436; 4. 北京师范大学认知神经科学与学习国家重点实验室, 北京 100875)

**摘要:** 灵长类动作理解 (understanding of actions) 的神经机制是认知神经科学研究的重要内容, 它的阐明对于揭示灵长类特有的一些高级认知行为的本质和过程具有重要意义。就灵长类动物而言, 个体对其同类做出动作的识别以及理解是其一切社会行为的基础, 但是迄今为止我们对其动作理解的神经机制还知之甚少。随着镜像神经元成为近年来国外认知神经科学与认知人类学研究的热点, 人们通过神经生理学和脑成像等技术, 陆续发现和证明了其在灵长类动作理解过程中的重要作用。本文综述了近年来关于灵长类动作理解的镜像神经机制的研究成果, 介绍了镜像神经元在灵长类动作理解过程中的一些新认识及其在该能力进化和发育等方面的作用, 并对当前一些实验中遗留的问题与灵长类动作理解领域的未来研究方向作了反思与展望。

**关键词:** 镜像神经系统; 动作识别; 动作理解; 普遍编码理论

**中图法分类号:** Q981.2      **文献标识码:** A      **文章编号:** 1000-3193 (2008) 03-0264-10

## 1 引言

就灵长类动物而言, 识别并且理解其他个体所做行为的意图是社会行为中最基本的一种能力。最初发现镜像神经元的学者 Rizzolatti 认为, “我们是非常社会化的动物, 我们的生存是建立在明白其他人的行动、动机和情绪之上的”<sup>[1]</sup>。其实除了人类外, 所有灵长类的动物也有具备这种惊人的能力去理解并推测同类所做某些行为的目的。但是对这种能力的产生以及其神经和功能机制我们还知之甚少。随着诸如社会认知神经科学 (social cognitive neuroscience, SCN, 2000) 等交叉学科的兴起, 以及神经生物学和脑成像技术的发展, 近期的许多研究发现, 镜像神经元活动是灵长类动作识别和理解的重要神经机制<sup>[2-4]</sup>。Ramachandran (2006)<sup>[5]</sup> 甚至认为: 镜像神经元在心理学上的意义, 就像 DNA 在生物学上的意义一样, 它们将提供一种统一的架构, 并有助于解释许多心智能力; 这些能力至今仍非常不可思议, 而且也难以给出实验检验。镜像神经系统假说触动了当前比较心理学、人类学领域的诸多预设规则, 改变了对灵长类动作理解、情感共鸣、语言进化、行为模仿等领域的理解, 第一次为灵长类社会关系的形成提供了神经生物学基础。而正是基于这些社会关系, 灵长类才能演化出更加复杂的社会行为。

收稿日期: 2007-09-25; 定稿日期: 2007-11-28

基金项目: 教育部科研规划项目 (FBB011469)

作者简介: 陈巍 (1983—), 杭州师范大学心理学系硕士研究生, 主要从事行为神经科学与理论心理学研究。

通讯作者: 丁峻, Email: dingjun\_hz@sina.com

## 2 灵长类镜像神经元系统介绍

### 2.1 灵长类镜像神经元的发现

在 20 世纪 90 年代初,意大利帕尔马大学 Rizzolatti<sup>[1]</sup> 等人在研究猴子运动前区中的单个神经元放电活动时,发现工作人员的动作在猴子视野里呈现也可以引发特定的神经元活动。实验人员注意到了这个不同寻常的现象并开展了进一步的研究,并将这些像镜子一样可以映射其他人动作的神经元定名为镜像神经元(mirror neuron)。这些奇妙的神经元主要集中在猴运动前区的 F5 区,以及颞上沟(superior temporal sulcus, STS)与 7b 区(即 PF 区)。随着研究的深入,发现人类大脑左前额叶皮层的 Broca 区、顶下小叶、额下回(IFG)等同样存在具有这些功能的镜像神经元。其中,腹侧运动前皮层的 F5 区和顶下小叶的 PF 区所构成的“额侧-顶侧镜像神经元系统”(fronto-parietal mirror system)在动作识别和理解方面扮演不可缺少的角色<sup>[6-8]</sup>。Buccino(2004)<sup>[9]</sup> 还发现这些区域的镜像神经元也会有像躯体运动神经元在大脑皮层的分布:即镜像神经元根据执行动作的部位不同(手,脚,嘴)从而分布在 F5 和 PF 等区域的不同位置。

### 2.2 灵长类的镜像神经元系统

Jellema 等<sup>[10-11]</sup> 的研究认为对他人动作的观察行为相关的神经元并不仅仅位于 F5 区,人们还逐渐发现颞上沟(STS)区的神经元也具有镜像神经元性质,例如行走、转头、弯腰以及移动手臂等有效动作都能触发这一区域的神经元反应。一部分 STS 区神经元还在观察具有目标导向的手部活动过程中被触发了。如果对 STS 区和 F5 区神经元的功能属性进行比较,需要注意两点:首先,STS 区神经元较之 F5 区神经元对更多的动作进行编码。这可能是因为 STS 神经元投射范围到达了运动前皮质整个腹侧,而不是仅仅位于 F5 区;其次 STS 区的神经元没有显示出运动神经元的属性。

另一个重要的具有镜像神经元属性的神经元富集区为 Von Economo (1929)发现的 7b 区或称 PF 区,这个区域位于顶叶前部吻侧,接受 STS 区投射并外传到运动前皮质腹侧其中就包括了 F5 区。PF 区神经元具有功能多样性,它们中的绝大多数(大约 90%)会对感觉刺激作出反应。但是其中只有 50%具有运动神经元属性,如当猴子做出具体运动或动作时候产生放电行为<sup>[12]</sup>。PF 区神经元对感觉刺激作出反应,也被划分成三类:“躯体感觉神经元”(33%)和“视觉神经元”(11%),视觉-躯体感觉神经元(“bimodal somatosensory and visual neurons”) (56%)。Callesse 等(2002)<sup>[13]</sup> 的研究发现约 40%的视觉反应神经元对具体的观察行为产生反应,并且它们中的 2/3 具有镜像神经元属性。

总之,镜像神经元皮层回路主要有两个区域构成顶叶前部吻侧的 PF 区和腹侧运动区, STS 不具备严格意义上的条件,因为其缺少运动神经元属性,因此不应当归于镜像神经元回路部分。

### 2.3 灵长类镜像神经元的基本属性

当前的研究显示猴的 F5 区有两类视觉神经元,一类是普通运动神经元(canonical neurons),负责对呈现的物体作出反应;另一类是镜像神经元(mirror neurons),负责对只具有目标导向的动作才作出反应<sup>[5,7-8]</sup>。由于受到视觉刺激而触发,镜像神经元需要一个生理效应器(手或嘴部)和一个物体之间相互作用的场景。仅仅观察到物体,或者个体的不及物(不

以物体为指向)动作,镜像神经元将不会被激活。对于灵长类而言,物体本身的意义对镜像神经元的活动影响不明显,例如让猴子对抓取一把食物或者一个几何体进行观察时镜像神经元的反应强度一致。

镜像神经元的活动还在很大程度上显现出概括化,即无论是怎样类型的视觉刺激,只要是同一动作的再现,则会产生相同的效应。举例而言,相同的抓取镜像神经元会对人类手部抓取物体产生反应,同样也会对猴手部抓取物体产生反应。相似的,这种类型的反应不受猴动作距离远近的影响,尽管实际上观察手的尺寸在这两个不同条件下明显不同。观察动作是否最终得到奖励对于镜像神经元活动也无关紧要,如果实验者抓一把食物并递给需记录的猴子或递给另一只引入实验室的猴子,二者的镜像神经元激活强度也一致。

镜像神经元的另一个重要功能是其视觉和运动属性间的关系。Calmels(2006)通过 EEG 的同步性检测进一步证明了在观察和执行同一动作时的脑区电活动是一致的<sup>[14]</sup>。几乎所有的镜像神经元在对视觉运动的反应与其编码的运动反应方面呈现一致性,根据这种一致性,镜像神经元又可被划分为“严格一致”(strictly congruent neurons)与“广泛一致”神经元(broadly congruent neurons)。在有效观察和有效的动作实施中,一定程度上与目标(例如,抓取)以及接触目标的意义(例如,精确抓取)相关的那类镜像神经元被称为“严格一致”神经元,大约占 F5 区镜像神经元的 1/3;而那些不需要对相同行为进行精确观察,只依靠自身运动性编码的镜像神经元被称为“广泛一致”镜像神经元,大约占 F5 区镜像神经元的 2/3。

#### 2.4 灵长类中与动作理解相关的不同镜像神经元类群

视觉信号是灵长类动物动作识别与理解过程中最关键的信息来源。大脑中与视觉相关的皮层所占的比例远远超过了四肢,这足以说明了视觉对于灵长类动物信息接受的重要性。但是,动作的识别其实并不仅仅只是通过视觉来感同身受,许多动作发出的声音也可以直接引导灵长类产生对该动作的特异性识别。拿人类来说,无论是自己敲门、看到别人敲门还是听到敲门的声音,我们对于这个动作的识别以及意图的理解都是相同的。C. Keysers 等人(2003)发现:无论猴子是亲自做这个动作,还是看到这个动作或者是听到动作发出的声音,腹侧前运动皮层中始终有一群神经元被激活<sup>[15]</sup>。因此,他们把这类神经元称为“视听镜像神经元”(“audio-visual”mirror neurons)。他们的研究还证明了一半以上的视听镜像神经元对于同一动作的视觉和听觉的反应大小变化不大,并且运用神经测量学的分析发现:仅基于视听镜像神经元的反应,猴子区分两个动作的准确率高达 97%<sup>[16]</sup>。

Umiltà 等(2001)的研究表明:镜像神经元并不是对所有看到的动作都起反应,而只有那些施加在物体上的动作才是能使镜像神经元放电的有效动作<sup>[17]</sup>。同时,Wohlschläger 等(2003)的实验也得出非生命类的动作(如机器的动作)不能引起镜像神经元放电<sup>[18]</sup>。他们都认为自己或者同类生物的诸如抓握、撕咬和扯裂这类动作才能引起镜像神经元的活动,并且就算观察到的那个动作的最后一部分被挡住,大约一半的镜像神经元也能被激活,因为灵长类的动物能仅仅靠“猜测”就能补全这个动作以及动作的目的。随后,Ferrari(2003)又补充到:在 F5 区域还有一些神经元对于嘴部的摄食动作(吮吸、撕咬、咀嚼食物)和嘴部的语言交流动作呈现出镜像神经元的特点,他把这些称为“嘴部镜像神经元”(mouth mirror neurons)<sup>[19]</sup>。它表示 F5 区域的这些镜像神经元在交流时了解对方的意图有一定的功能<sup>[22]</sup>。综合以上两个新发现,Arbib 等人(2007)还提出了扩展先前体系的镜像神经系统(MNS2)模型<sup>[20]</sup>。这个模型的依据是与生物本身更密切相关的“反复发生构造”(recurrent

architecture),并且补充进了视听镜像神经元群以及负责观察被挡住物体的镜像神经元群。

另外,P. F. Ferrari 等在猴子大脑腹侧前运动区 F5 的边缘发现了一类新型的神经元,并命名为“响应工具型镜像神经元”(tool-responding mirror neurons)<sup>[19]</sup>。它们有一个很明显的特点:当观察到的动作是在工具的辅助下执行时,“响应工具型镜像神经元”的放电远远强于在观察没有工具的动作时的情况。同样,这类神经元在执行动作时也会放电,这说明无论是视觉还是运动,具有同样的目的:作用于物体并改变它的一些状态。他们认为,可能相对长时间地观察有工具辅助的动作,使得“响应工具型镜像神经元”在手和工具之间建立了联系,从而在某种程度上,工具就变成了手部的自然延展。这样,“响应工具型镜像神经元”使得那些不是严格和脑中呈现的原有动作相匹配的动作也能被识别。因为就算动作不是很一样,但由于使用一致的工具,使得这些动作还是被理解为遵循着同一目的。

### 2.5 非人灵长类和人类以及人类不同时期的镜像神经元在动作理解方面的比较

与人类的镜像神经元相比,猴子等非人灵长类动物的镜像神经元对于动作理解的功能相对要弱很多。M. Iacoboni 等(1999)的实验表明:在恒河猴的脑前部和顶部脑区确实存在一些镜像神经元能编码记录所观察到动作的内容及其最直接的目的(如:向杯子伸手表示想要握住杯子),但是至今仍没有找到能像人类那样编码记录深层动作目的(如:手握住了杯子目的是想喝水或者是想泡咖啡)的镜像神经元群<sup>[21]</sup>。

同样,在人类婴儿的早期阶段,由于镜像神经元的功能还未发育完全,婴儿并不能推测和理解别人动作的意图。由于人们在观察引导动作(如手正在移动球)时,对于动作目的的预判会体现在眼球的前摄运动上,Falck-Ytter(2006)等通过分析这些眼球动作发现:相比较镜像神经元系统功能完全的12个月的婴儿和成人来说,因为镜像神经元系统还未发育完善,6个月的婴儿无法推测别人动作的目的意图<sup>[22]</sup>。

## 3 动作识别理解的镜像神经机制

### 3.1 动作识别和理解的基本过程

在自然演化进程中,灵长类动物如何高效地接受外界的信息(包括运动的,静止的,或是生物体主动发出的以及自然界客观存在的)?动作的识别主要是指在同伴交往中观察必要的生存技能,以区别于一般的无规律的随意动作;动作的理解主要是指通过对其他个体动作(包括面部表情)的有效观察,大概猜出对方的意图。是什么赋予了灵长类动物这样的能力?是心理因素、逻辑思维,还是生存经验?早在发现镜像神经元之前,大多数神经科学家和心理学家都认为,灵长类动物对其他个体行为,特别是对他者意图的理解,是通过一个比较快速的推理过程完成的。但是随着研究的推进,科学家发现其实灵长类大脑中存在若干镜像神经系统专门来负责传输和了解其他个体的行动和意图,以及他者行为的社会意义与相关情绪。这些镜像神经元系统能详尽地分析感官采集到的信息,并把这些信息与先前储存的经验相比较,于是灵长类动物才能大致知道其他个体在做什么以及为什么要这样做。即当灵长类动物看到某一个体在做某件自己要做或做过的事时,它们大脑中的同一区域也被激活,就像他们自己正在做这件事一样,这就是关键所在:我们其实不需要思索和分析推理,只需要激活我们大脑中的同一区域,就可以实时领会他人的思想,这种神经机制的存在无疑为灵长类动物更好的适应多变环境并增进种群之间的联系提供了有力的保障<sup>[5]</sup>。

当然,这种实时领会其实也不是迅速伴随着动作的变化而变化的。Gangitano (2004) 等的研究显示:在观察动作时,动作开始初期镜像神经元会对这个动作进行推测和理解,但是如果这个动作突然改变了常规的执行方式,那么大脑中的这些镜像神经元对这个突然的动作做出的调整是很滞后的<sup>[23]</sup>。他们的实验说明了人们对于某一动作的推测和理解都是在初期就很稳固的建立,而不是原来认为的随着动作某个部分的进行而不断推测和理解。

另外,Fogassi (2005) 等的实验证明:顶部镜像神经元在编码记录复杂动作的过程、推测复杂动作的目的中扮演很重要的角色<sup>[6]</sup>。M. Szakacs (2006) 等还认为:“额侧-顶侧镜像神经元系统”在观察复杂动作时的兴奋不是因为整个动作中各个部分进行顺序的复杂,而是因为整个动作在运动学方面执行的复杂性<sup>[24]</sup>。

### 3.2 动作识别和理解的核心假说——“普遍编码理论”

早在发现镜像神经元的始初,Gallese (1998) 就提出:“镜像神经元可能作为一种神经层面上的物质基础来理解别人行为的意图”<sup>[25]</sup>。事实上,镜像神经元确实是动作理解必不可少的一部分。研究发现:一些孤独症患者(ASD)明显在镜像神经元系统方面有缺陷,他们常常很难推断别人动作的意图,并且在模仿上也有困难<sup>[26-29]</sup>。

近期诸多神经行为学和功能成像方面的研究表明:感觉-运动功能与周围环境的相互作用是以心理呈现作为基础的<sup>[30-31]</sup>。这种呈现通过内心对于他人动作的模仿帮助了我们对他人动作的理解以及自我执行。最具说服力的一个用来解释心理呈现的产生以及感觉和动作之间关联的理论就是“普遍编码理论”(common coding theory) (Prinz, 2003)<sup>[32]</sup>。这个理论强调了:在从感知到某一动作到执行这个动作的某个过程中,感受到的刺激(如观察的动作是如何进行的)所衍生的内容较之这些动作产生的效果,在心理呈现中的表征程度是无异的。这个理论最核心的假设就是:动作是以它们被预见了的感觉效果这种形式编码记录的。一个动作的执行会产生一个双向联系,即动作本身所遵循的运动模式(动作如何进行)和动作产生的感觉效果之间的联系<sup>[30]</sup>。通过这样的一个联系,大脑可以通过一个动作的效果来寻找观察到的到底这是哪个动作<sup>[31,33]</sup>。Lamm 和 M. H. Fischer 等通过 fMRI (functional magnetic resonance imaging) 记录的实验证明了普遍编码理论<sup>[34]</sup>。他们通过询问参与者对于图片中坐在凳子上的人是否够得到相应的目标来研究动作结果的预测是否与动作感受和识别相关。结果表明,动作预测时激活了初级和刺激体感觉皮层,腹部运动前皮层以及上层和下层腔壁区域的镜像神经元,而这些区域正是控制着动作的感受和识别,视觉上的空间转换,体觉的预测以及语言处理<sup>[35]</sup>。这就与普遍编码理论相一致:镜像神经元起到了动作感觉与动作结果预测的桥梁作用。

### 3.3 动作识别和理解的其他相关理论

Gallese 和 Goldman (1998) 提出:镜像神经元的作用就是通过自身的心理模仿来获知观察到的同类的某些心理状态<sup>[25]</sup>。根据这个理论,镜像神经元可能是能读懂别人想法能力的生理基础,同时这个理论也和模拟理论假说相一致。但是,它也包含了相当多现有数据还不能证实的推断,如要读懂别人的想法可能包含了一个分开的镜像神经元系统:一个读懂面部表达的动作,另一个读懂手部的动作。虽然这样的假设可能会得到某些实验结果的倾向,但是至今没有得到更多细节上的结论支持。

Fogassi (2005) 等人根据动作之间相互推测的理论来解释动作是如何被理解的,也被称为“具身模仿理论”(embodied simulation)<sup>[6]</sup>。他们提出:当我们自己在做某一个动作的时候

(比如拿起笔),我们的大脑其实已经知道了我们自己的意图(如在纸上做笔记)。在大脑中的每个动作都是和其意图有某种对应的关系。他们在大脑的顶叶发现了一类特殊的镜像神经元,这些神经元的放电与否不是根据观察到的动作的类型来定,而是根据紧接着观察到的动作后面将要发生的动作的类型来决定的,并且这些神经元在这个将要发生的动作发生之前就已经兴奋放电了。比如当我们观察到一只蚊子正在叮咬我们手臂的时候,我们大脑顶叶这类特殊的神经元中预测将会进行拍打动作的镜像神经元就已经开始放电了。他们推测,这些镜像神经元通过预测动作发生的先后顺序,把许多动作一个个连接起来形成各种不同的“动作链”,不同的“动作链”最后的动作就是这条链上每个动作的最终意图。所以,他们的核心理论就是:当观察到一个动作发生的时候(抓握杯子),我们脑中推测下一个动作发生(比如推测把杯子移向面部)的镜像神经元就开始兴奋,接下去激活了它最常用的那条动作链(张开嘴,下唇贴住杯壁等),直到大脑激活这条链的最后一个动作相关的镜像神经元(倾斜杯子让水进入口中)。最后这个动作其实也就是最开始观察到的那个动作的意图。根据镜像神经元本身运动和感觉的特性,经过这一系列连续的激活,大脑也感同身受的知道了观察到的那个动作的最终意图。

那么在观看一个动作的时候,猴脑中究竟哪一条动作链会被激活呢?这取决于多种因素,比方说动作的作用对象、动作发生的场景,以及对动作执行者过去行为的记忆等。一开始人们发现:一些镜像神经元不能区分同样类别的动作(如不同的握的方法只能激活同一类神经元)但是可以很好的区分不同类别的动作(即使这些动作在视觉上有许多相同点)。这些特点看起来像是在暗示:镜像神经元是通过动作识别的机制(如“那是抓握”)动作<sup>[36-37]</sup>。然而,M. Iacoboni (2005)的经典实验证明了镜像神经元系统不仅仅是提供了动作识别的机制,同样也是神经系统编码记录别人意图的组成部分<sup>[38]</sup>。他们分别用3段不同的视频(动作视频,背景视频以及意图视频——动作加背景)来刺激被试,从而通过fMRI记录下脑区的活动情况。相比动作视频和背景视频而言,意图视频还在右侧额下叶处引起放电,并且相同的动作在不同的背景下引起右侧额下叶的活动也都不一样。这就很好的证明了右侧额下叶处的镜像神经元的功能除了识别不同的动作类型,还包含了动作意图的理解。除了得出动作的理解和背景相关以外,M. Iacoboni的这个实验还扩展了我们对于镜像神经元功能的认识。先前认为镜像神经元的功能仅仅是编码现在的动作(无论是观察别人正在进行的动作,还是自己直接执行动作),而他们的实验表明镜像神经元可以编码将来发生的动作(也就是动作的推测)。

J. M. Kilner 等最近(2007)提出了一个全新的理论来解释对动作意图的理解。他们通过“Bayes 推断”的统计学方法得出,镜像神经元的功能是基于一个“推测编码”(predictive coding)机制<sup>[39-40]</sup>。在这种机制下,动作意图理解通过那些参与到动作观察时所有皮层层次对于推测时产生错误的最小化所得出的。他们认为先前的文献暗示 F5 区是推测时皮层的最高等级,但是最近的研究则表明顶下小叶则要高于 F5 区。虽然这个理论可以很好的定义镜像神经元在意图理解过程中扮演的具体角色,但是整个理论还缺乏直接的实验证据。

## 4 结论与展望

镜像神经元将基本的肌肉运动与复杂的动作意图一一对应起来,构建起一张巨大的动

作-意图网络,使个体不需要通过复杂的认知系统,就能直截了当地理解其他个体的行为。鉴于人类和猴子都是群居的灵长类动物,我们不难看出这种机制给灵长类动物带来的潜在生存优势。综上,认知人类学研究的许多数据有力证明了,在镜像神经元的参与下,灵长类动物,尤其是人类通过一种直接的映射机制,就可以理解其他个体动作意图,特别是可以理解强烈的负面动作意图<sup>[41]</sup>。当然,这种理解动作的映射机制还不能完全解释所有的社会认知过程,但也许它正是灵长类能理解其他个体动作意图的生理基础。当前的研究显示镜像系统的失调可能会令人无法解读别人的心理,就像自闭症儿童的某些症状一样,从而直接导致群体间的沟通障碍<sup>[42-44]</sup>。当然,对灵长类动物动作理解的镜像神经机制研究中还有很多未解之处。1) 镜像神经元对于动作理解的解释是对传统哲学、动物认知心理学以及日常经验的挑战。如传统分析哲学认为了解一个的动作意图必须了解动作执行者的意图背景(信仰,爱好),并且人类学家也证明猴子没有这种了解意图背景的能力<sup>[45-47]</sup>。但是镜像神经元的解释则表明了猴子可以了解同类的动作意图(事实的确如此),虽然这就需要进一步证实。2) 我们只是知道了镜像神经元的一些基本功能,但是对于这些功能本质下的精确物质基础目前尚不清楚,特别是对镜像神经元的分子与细胞神经生物学研究需要提上日程<sup>[48-49]</sup>。3) 对于简单动作基本可以由镜像神经元予以解释,但是复杂动作与镜像神经元的关系到目前还没有完全得以解释,并存在一些争议。例如,最近 Roger D 和 Newman-Norlund (2007) 等对将镜像神经元系统作为人类动作理解并进行模仿的主要神经机制表示质疑,他们认为镜像神经元系统主要解释的应该是对补偿动作(complementary action)的理解<sup>[50]</sup>。补偿动作与模仿动作的区别在于前者只关注目标的达成性,比如用右手拇指与食指去抓取并举起一个杯子,就模仿动作而言,必须严格与观察动作作为一致;而对于补偿动作而言,只要求完成这一任务的最终目的,至于以怎样的方式去抓取和举起,并不需要考虑在内。他们的研究发现镜像神经元系统活动在理解补偿动作时比理解模仿动作时更为活跃。这些问题都还待进一步的深入研究。但无可争议的是,有关镜像神经元系统的研究极大地丰富了对灵长类动作理解神经机制的探索。

### 参考文献:

- [ 1 ] Rizzolatti G, Fadiga L, Gallese V, *et al.* Premotor cortex and the recognition of motor actions[J]. *Brain Res Cogn Brain Res*, 1996, 3(2):131-41.
- [ 2 ] E Oztop, MA Arbib. Schema design and implementation of the grasp-related mirror neuron system[J]. *Biol Cybern*, 2002, 87, 116-140.
- [ 3 ] EA Franz, S Ford, S Werner. Brain and cognitive processes of imitation in bimanual situations: Making inferences about mirror neuron systems[J]. *Brainres*, 2007, 1:136.
- [ 4 ] A Iriki. The neural origins and implications of imitation, mirror neurons and tool use[J]. *Current Opinion in Neurobiology*, 2006, 16:660-667.
- [ 5 ] Giacomo Rizzolatti, Leonardo Fogassi and Vittorio Gallese. Mirrors in the Mind[J]. *Scientific American*, 2006, 11, 54-61.
- [ 6 ] Fogassi L, Ferrari PF, Gesierich B, *et al.* Parietal lobe: from action organization to intention understanding[J]. *Science*, 2005, 302, 662-667.
- [ 7 ] Rizzolatti G, Fogassi L, Gallese V. Neurophysiological mechanisms underlying the understanding and imitation of action[J]. *Nat. Rev. Neurosci*, 2001, 2, 661-670.
- [ 8 ] Rizzolatti G, Craighero L. The mirror-neuron system[J]. *Annu. Rev. Neurosci*, 2004, 27:169-192.
- [ 9 ] Buccino G, Binkofski F, Riggio L. The mirror neuron system and action recognition[J]. *Brain Lang*, 2004, May, 89(2):370-

376.

- [10] Jellema T, Baker CI, Wicker B, *et al.* Neural representation for the perception of the intentionality of actions[J]. *Brain Cogn*, 2000, 44(2):280-302.
- [11] Jellema T, Baker CI, Oram MW, *et al.* Cell populations in the banks of the superior temporal sulcus of the macaque monkey and imitation[J]. 2002, 267-290.
- [12] Fogassi L, Gallese V, Fadiga L, *et al.* Neurons responding to the sight of goal-directed hand/arm actions in the parietal area PF (7b) of the macaque monkey[J]. *Soc. Neurosci*, 1998, 24:257-5.
- [13] Gallese V, Fogassi L, Fadiga L, *et al.* Action Representation and the Inferior Parietal Lobule[M]. Oxford, UK: Oxford Univ Press, 2002, 247-266.
- [14] Calmels C, Holmes P, Jarry G, *et al.* Variability of EEG synchronization prior to and during observation and execution of a sequential finger movement[J]. *Hum Brain Mapp*, 2006, 27(3):251-266.
- [15] Keysers C, Kohler E, Umiltà MA, *et al.* Audiovisual mirror neurons and action recognition[J]. *Exp Brain Res*, 2003, Dec 153(4):628-636.
- [16] Kohler E, Keysers C, Umiltà MA, *et al.* Hearing sounds, understanding actions: action representation in mirror neurons[J]. *Science*, 2002, 297:846-848.
- [17] Umiltà MA, Kohler E, Gallese V, *et al.* "I know what you are doing": a neurophysiological study[J]. *Neuron*, 2001, 32:91-101.
- [18] Wohlschlagel A, Haggard P, Gesierich B, *et al.* The perceived onset time of self- and other-generated actions[J]. *Psychol Sci*, 2003, 14(6):586-591.
- [19] Ferrari PF, Rozzi S, Fogassi L. Mirror neurons responding to observation of actions made with tools in monkey ventral premotor cortex[J]. *J Cogn Neurosci*, 2005, 17(2):212-226.
- [20] Bonaiuto J, Rosta E, Arbib M. Extending the mirror neuron system model, I: Audible actions and invisible grasps[J]. *Biol Cybern*, 2007, 96(1):9-38.
- [21] Iacoboni M, Woods RP, Brass M, *et al.* Cortical mechanisms of human imitation[J]. *Science*, 1999, 286:2526-2528.
- [22] Falck-Ytter T, Gredeback G, von Hofsten C. Infants predict other people's action goals[J]. *Nat Neurosci*, 2006, 9(7):878-879.
- [23] Gangitano M, Mottaghy FM, Pascual-Leone A. Modulation of premotor mirror neuron activity during observation of unpredictable grasping movements[J]. *Eur J Neurosci*, 2004, 20(8):2193-2202.
- [24] Molnar-Szakacs I, Kaplan J, Greenfield PM, *et al.* Observing complex action sequences: The role of the fronto-parietal mirror neuron system[J]. *Neuroimage*, 2006, 33(3):923-935.
- [25] Gallese V, Goldman A. Mirror neurons and the simulation theory of mind-reading[J]. *Trends Cogn Sci*, 1998, 2:493-501.
- [26] Oberman LM, Hubbard EM, McCleery JP, *et al.* EEG evidence for mirror neuron dysfunction in autism spectrum disorders[J]. *Brain Res Cogn Brain Res*, 2005, 24(2):190-198.
- [27] Frith CD, Frith U. Interacting minds: A biological basis[J]. *Science*, 1999, 286:1692-1695.
- [28] Frith U. Mind blindness and the brain in autism[J]. *Neuron*, 2001, 32:969-979.
- [29] Hamilton AF, Brindley RM, Frith U. Imitation and action understanding in autistic spectrum disorders: how valid is the hypothesis of a deficit in the mirror neuron system? [J] *Neuropsychologia*, 2007, 45(8):1859-1868.
- [30] Hommel B, Müselser J, Aschersleben G, *et al.* The theory of event coding (TEC): A framework for perception and action[J]. *Behavioral Brain Sciences*, 1998, 24:849-937.
- [31] Knoblich G, Prinz W. Linking perception and action: An ideomotor approach[A]. In H.J. Freund, M. Jeannerod, M. Hallett, & R. Leiguarda (Eds.), *Higher-order Motor Disorders*[M]. Oxford: Oxford University press, 2005, 79-104.
- [32] Prinz, W. Experimental approaches to action[A]. In J. Roessler & N. Eilan (Eds.), *Agency and Self-awareness*[M]. Oxford University Press, 2003, 175-187.
- [33] Heyes, C. Imitation by association. In S. Hurley & N. Chater (Eds.), *Perspectives on Imitation: From Mirror Neurons to Memes*[M]. Cambridge, MA: MIT Press, 2005, 157-176.
- [34] Lanm C, Fischer MH, Decety J. Predicting the actions of others taps into one's own somatosensory representations: A functional MRI study[J]. *Neuropsychologia*, 2007, 45(11):2480-2491.

- [35] Binkofski F, Buccino G. The role of ventral premotor cortex in action execution and action understanding[J]. *J Physiol Paris*, 2006, 99(4-6): 396-405.
- [36] Diehl RL, Lotto AJ, Holt LL. Speech perception[J]. *Annu Rev Psychol*, 2004, 55: 149-179.
- [37] Liberman AM, Harris KS, Hoffman HS, *et al.* The discrimination of speech sounds within and across phoneme boundaries[J]. *J Exp Psychol*, 1957, 54: 358-368.
- [38] Iacoboni M, Molnar-Szakacs I, Gallese V, *et al.* Grasping the intentions of others with one's own mirror neuron system[J]. *PLoS Bio*, 2005, 3(3): 79.
- [39] Kilner JM, Friston KJ, Frith CD. Predictive coding: an account of the mirror neuron system[J]. *Cogn Process*, 2007, 8(3): 159-166.
- [40] Kilner JM, Friston KJ, Frith CD. The mirror-neuron system: a Bayesian perspective[J]. *Neuroreport*, 2007, 18(6): 619-623.
- [41] Grezes J, Costes N, Decety J. The effects of learning and intention on the neural network involved in the perception of meaningless actions[J]. *Brain*, 1999, 122: 1875-1887.
- [42] Antonia F, Hamilton Rachel, M. Brindley, *et al.* Imitation and action understanding in autistic spectrum disorders: How valid is the hypothesis of a deficit in the mirror neuron system? [J] *Neuropsychologia*, 2007, 45: 1859-1868.
- [43] Justin HG Williams, Gordon D. Waite, Anne Gilchrist, *et al.* Neural mechanisms of imitation and 'mirror neuron' functioning in autistic spectrum disorder[J]. *Neuropsychologia*, 2006, 44: 610-621.
- [44] Müller R A, Cauch C, Rubio M, *et al.* Abnormal activity patterns in premotor cortex during sequence learning in autistic patients[J]. *Biological Psychiatry*, 2004, 56: 323-332.
- [45] Lombard JJ, Santos LR. Rhesus monkeys attribute perceptions to others[J]. *Curr Biol* 2005, 15: 447-452.
- [46] Ottoni EB, de Resende BD, Izar P. Watching the best nutcrackers: what capuchin monkeys (*Cebus apella*) know about others' tool using skills[J]. *Anim Cogn*, 2005, 24: 215-219.
- [47] Kumashiro M, Ishibashi H, Uchiyama Y, *et al.* Natural imitation induced by joint attention in Japanese monkeys[J]. *Int J Psychophysiol*, 2003, 50: 81-99.
- [48] M. Bianchi, C. Moser, C. Lazzarini, *et al.* Forced swimming test and fluoxetine treatment: in vivo evidence that peripheral 5-HT in rat platelet-rich plasma mirrors cerebral extracellular 5-HT levels, whilst 5-HT in isolated platelets mirrors neuronal 5-HT changes[J]. *Exp Brain Res*, 2002, 143: 191-197.
- [49] Keverne EB, Curley JP. Vasopressin, oxytocin and social behaviour[J]. *Curr. Opin. Neurobiol*, 2004, 14: 777-783.
- [50] Roger D Newman-Norlund, Hein T van Schie, Alexander MJ van Zuijlen, *et al.* The mirror neuron system is more active during complementary compared with imitative action[J]. *Nature neuroscience*, 2007(5): 1-2.

## The Advance in Mirror Neuron Studies of Action Recognition and Understanding in Primates

CHEN Wei<sup>1,2</sup>, WANG Yin<sup>3</sup>, DING Jun<sup>1,2</sup>, ZHANG Jun-hua<sup>4</sup>

(1. *Psychology department of Hangzhou Normal University, Hangzhou 310018;*

2. *Institute of Cognition and Behavioral Neuroscience, Hangzhou Normal University, Hangzhou 310018;*

3. *School of Life Sciences, Shanghai University, Shanghai 200436;*

4. *State Key Laboratory of Cognitive Neuroscience and Learning, Beijing Normal University, Beijing 100875)*

**Abstract:** One of the basic tasks in neuroscience is to clarify the neural mechanism of action understanding in primates. This clarification enables people to better understand the essence of the advanced cognitive behaviors which primates specifically have evolved. As for primates, recognition and understanding of actions performed by their conspecifics is a fundamental building block of social behavior. However, the neural and functional mechanisms underlying this ability are still poorly understood. Because of the critical role of the Mirror Neuron System (MNS) in the cognitive process of primates, it became the hot point of social cognitive neuroscience and cognitive anthropology. Neurophysiologic and brain-imaging studies in succession have indicated the mediation of mirror neuron system (MNS) in the process of action understanding in human adults and monkeys. This paper reviewed the past works of Mirror Neuron research in action recognition and understanding and introduced some recent discoveries about its impacts on the evolution and development of action understanding. Meanwhile, this paper analyzed some problems in current experiments and extended the prospect of researches in the action understanding in primates.

**Key words:** Mirror neuron system; Action recognition; Action understanding; Common coding theory