

· 运动人体科学 ·

人类动作模仿的神经机制研究进展

陈建敏¹, 金花²

(1.广东省黄村体育训练基地 科研室, 广东 广州 510633; 2.华南师范大学 心理应用研究中心, 广东 广州 510631)

摘 要: 模仿是人类运动行为中的一个重要部分。近年来, 受猴镜像神经元发现的激励, 借助现代功能成像技术的无创性和高空间分辨率, 动作模仿的神经机制成为全球范围的跨学科研究焦点。从动作模仿的神经基础、各功能脑区在模仿中的作用及可能的影响因素 3 方面对这一领域的研究进行了综述。

关 键 词: 动作模仿; 神经机制; 人类; 综述

中图分类号: G804.2 文献标识码: A 文章编号: 1006-7116(2007)08-0047-04

Progress in researches on the neural mechanism of human motion imitation

CHEN Jian-min¹, JIN Hua²

(1.Scientific Research Section, Huangchun Sport Training Base in Guangdong Province, Guangzhou 510633, China;
2.Center for Studies of Psychological Application, South China Normal University, Guangzhou 510631, China)

Abstract: Imitation is an important part in human moving behaviors. In recent years, inspired by the discovery of mirror neurons in macaques, and by means of the trauma free nature and high space definition of modern function imaging technology, the neural mechanism of human motion imitation has become the focus of interdisciplinary researches worldwide. The authors summarized and discussed researches in this area from such three aspects as neural foundation for motion imitation, functions of various functional zones of the brain, and possible affecting factors.

Key words: motion imitation; neural mechanism; human being; overview

模仿, 最初的含义是指对他人躯体运动的复制, 这似乎是个极其简单的过程。在模仿时, 人们首先观看一个被执行的动作, 然后作出类似的动作。问题是, 我们看见的是肌肉活动的外显结果而非潜在的肌肉活动, 观看者是如何知道哪一块肌肉活动及不同肌肉间如何合作才能产生观看到的运动的? 模仿一个动作所需要的运动计划是如何通过动作的观看而得到的? 直接匹配假设^[1]认为模仿是通过将观看到的动作直接匹配到该动作的内部表征上而实现的, 但这个过程涉及的神经机制一直没能得到清楚的阐述。

近来, 猴镜像神经元的发现引发了对人类模仿的神经基础的研究热潮。这些神经元在猴执行有目标的动作及观察他人执行同样的动作时均放电, 包括位于脑腹侧运动前区(F5区)和顶下小叶的嘴部(PF区)的神经元^[2-4]。猴的F5和PF在解剖学上相互连接^[5];

另外, PF与颞上沟相连接^[6]。在猴, 似乎存在一个由颞上沟、PF和F5区组成的编码他人动作的环路, 而且这一神经环路似乎能将观看到的动作编码映射到观看者的运动技能库中。

那么人脑是否也存在类似的功能环路呢? 已有功能成像研究结果提示人脑中也可能存在类似的模仿环路。现在, 模仿已不再被简单地视为是躯体运动的复制, 而是被认为与高级形式的智力有关。模仿的跨学科成果将模仿描述为: 一种罕见的、从根本上与人类特有的智力形式相联系的能力, 特别是语言、文化和理解他人思想的能力。本文在此针对动作模仿在认知神经科学研究方面取得的成果和相应的理论假设作一综述, 以期更好地促进这一方面的理论与实践研究, 为体育运动实践中教法的选择提供理论依据。

收稿日期: 2007-06-18

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(30770730); 广东省自然科学基金资助项目(06300900)。

作者简介: 陈建敏(1979-), 男, 硕士, 研究方向: 运动负荷的生物学适应。 通讯作者: 金花教授。

1 模仿的神经基础

模仿的本质是将接收到感觉变量匹配到相应的运动变量上。因此,理论上具有匹配机制的皮层应具有运动属性,其中的部分神经元还应能接受感觉输入,更重要的是,当某一动作是由该动作的观看诱发时这些区域应表现出更大的激活。应用模仿任务的神经成像研究表明人脑中存在这样的皮层。

Iacoboni 等^[7]应用 fMRI 技术探讨了人类模仿的皮层机制。他们在实验中设置了观看和观看/执行二类条件,观看/执行条件又设置了模仿和非模仿(根据看到的空间或是符号线索进行与模仿条件相同的手指运动)。观看条件中观看的是一只进行简单的手指运动的手或是静止的手或是一几何图形。结果,在左额岛盖部、右顶前部和右顶盖部,模仿任务引发的信号显著大于另二种观看/执行任务。3种观看任务同样导致了左额岛盖部、右顶前部的激活。在后继的研究中,他们又分离出了颞上沟在模仿中的作用^[8]。实验向被试者呈现3类刺激:一只活动的手(左手,食指或是中指随机上抬)、一只静止的手(左手,一个叉号随机出现在食指或是中指上)、一个灰色的矩形(一个叉随机地出现在矩形的左边或是右边)。在单纯观看任务时要求被试者将注意力放在刺激上;在观看/执行任务中,要求被试者根据看到的活动手的动作上抬右手相应的手指(模仿)或是根据叉出现的位置上抬手指。结果发现,颞上沟部分高级视觉区在手部动作观看和动作模仿下均表现出激活,而且,模仿条件下运动相关的激活大于一般的控制运动任务下的激活;动作观看任务下的激活大于视觉控制任务下的激活。应用类似的实验范式,Koski 等^[9]和 Grè zes 等^[10]的实验结果进一步证实了额下回在模仿中的作用。

为了进一步探讨额下回在动作观看和模仿中的作用,Molnar-Szakacs 等^[11]将实验室7个有关简单手指运动观看和模仿的 fMRI 实验数据合并在一起作了2次分析。结果在额下回分离出了不同的功能区。模仿时岛盖部出现2个激活峰值,分别位于其背侧和腹侧部。背侧峰在模仿动作和观看动作时均激活,与经典的镜像神经元的模式一致;腹侧峰仅在动作模仿时激活,而且这一峰甚至在控制运动任务中(执行的动作与模仿时执行的动作完全相同)也不激活。提示腹侧岛盖区的激活可能是模仿所特有。

值得注意的是,在多数相关的研究中,采用的模仿任务均是相对简单的、被试者已熟练掌握的动作,如手指运动。而人类模仿真正的问题是:在模仿一不在观看者技能库中的新动作时发生了什么?

Buccino 等^[12]针对这一问题进行了探讨。他们在实

验中扫描了下列4种条件下不懂音乐者的脑:观看一名吉他弹奏者弹奏吉他和弦,观看后弹观看到的和弦,休息。结果发现,镜像神经系统的激活贯穿动作观看到执行的整个过程。新动作的模仿在背外侧前额皮层(BA46)和与运动准备相关的皮层产生了额外的激活,即背侧运动前区、中额和顶上小叶。结果提示BA46区在新的手部动作的学习中起着重要作用。

总体上,已有神经成像研究表明人脑中也可能存在类似猴镜像神经元的皮层,包括额下回、顶叶和颞上沟。这些皮层在不同实验的熟悉动作观看和模仿任务中表现出相当一致的激活,而且,模仿引发的激活显著大于同样的非模仿性运动。而新动作的模仿则需要募集更多的皮层。

2 各脑功能区在模仿中的作用

这涉及2方面的内容,一是上述的这些脑区是否为模仿所必需;二是这些脑区在模仿中起到什么作用,是负责感觉信息的接受还是负责动作的编码等。

对于第一个问题,目前存在争议的是额下回后部(BA44/45)在模仿中的作用。认为这种激活是由于实验混乱造成的^[13-14]。这一问题难以用功能成像研究来澄清,因为功能成像的出现虽使得详细地研究各种人类行为的神经基础成为可能,但它不能为某一脑区在某一行为中的必要性提供信息。而经皮层磁刺激(TMS)可通过暂时性地干扰特定脑区的功能,并测量这种干扰的行为效应来检验某一脑区是否为某一行为的必要脑区。如果被刺激区是任务必需的,则应能观察到行为能力的下降。Heiser 和同事^[15]用可重复的TMS(可)调查了这一问题。他们报道当在左额下回后部的上面应用TMS时,模仿出现了选择性损伤。结果提示额下回是模仿必需的脑区。但Brass 等^[16]认为TMS还不足以精确到能保证这种功能损伤没有涉及到额下回后部和邻近的腹侧运动前区。

对于第二个问题,根据已有实验结果,学术界倾向于认为与猴镜像神经元相似,上述3个主要皮层间存在一信息加工流,模仿通过这一信息流而实现。但对于信息流在这些功能区区间的具体传递模式目前尚处于理论推测阶段。

Iacoboni 等^[8]根据先前的研究结果提出人颞上沟周围的皮层可能是对复杂的生物刺激进行分析的视觉区。基于他们的实验研究结果和相关的文献,他们认为在人类模仿的3个主要皮层间存在信息加工流。首先,颞上沟向顶叶的镜像神经元提供观看到的动作的早期视觉描述。这些神经元将附加的躯体感觉信息加到将被模仿的动作上。这一更为复杂的信息被送去

额下回,被模仿的动作的目标在这里得到编码。随后,出于控制目的(我的动作象我所看到的动作),被模仿动作的感觉复制被送回到颞上沟周围的脑区。

而 Mial^[17]最近将这一信息流映射到一被称为 MOSAIC^[18]的成对的前进和后退内在模型的理论框架上。根据 MOSAIC,内在模型具有输入-输出功能,能模仿经验依赖的感觉-运动状态。后退模型是一控制器,它提取完成某一想达到的感觉状态(或目标)所需要的运动计划,而前进模型是某一运动计划的感觉结果的预测器。如此后退模型以前进模型为基础更新。用神经术语来说,后退模型的输入是颞上沟送去额顶镜像神经元系统的输出,后退模型的输出是额顶镜像神经元系统流向运动区的输出。源于额顶镜像神经元系统的运动指令的输入拷贝为前进模型提供输入阻抗,而它的输出是出现在颞上沟的匹配过程。Molnar-Szakacs 等^[11]的研究提示送入颞上沟的被模仿动作的输入拷贝的起源位于额下回岛盖的腹侧区。

但额下回,特别是额岛盖部是经典的运动语言区,因此它在模仿过程中的激活被怀疑是模仿时内部言语导致的一种简单的附带现象(也有学者由此认为,镜像神经元可能是语言进化中的重要神经成分^[17])。为此,Koski 等^[1]设计了镜像模仿(即当示范者动左手时模仿者动右手)和解剖学模仿(示范者和模仿者都动右手)2种任务。结果发现镜像模仿较解剖模仿在岛盖部产生一更大的激活。他们由此拒绝认同 Broca 区在模仿时的激活是因为无声言语的观点,因为他们认为没有任何理由认为镜像模仿比解剖模仿调用了更多的无声言语。

3 模仿时影响脑功能区激活的因素

尽管先前的模仿研究揭示出了基本一致的功能脑区,但新近的研究表明动作观看和模仿过程诱发的特定脑区还是存在一定的变异性。

首先,人们发现与模仿相关的脑激活具有生物特异性,即施动者是生物体时人脑更能产生运动激活。这方面的证据间接地来自动作观看的实验。Perani 等^[19]在试验中要求被试者被动地观看抓一个几何体的动作,这一动作分别由一真的手、通过 3D 虚拟现实重建的手和 2D 电视屏幕上完成。结果发现,只有在自然环境中真实的手的动作才激活了包括右顶部皮层的视觉空间网络,而观看虚拟手的动作在枕叶的外侧和中部产生了视知觉加工。提示只有真实的动作知觉才能被映射到已有的动作表征上去,而虚拟-现实条件不能通达中枢神经系统中能被利用的整个运动知识。Tai 等^[20]应用 PET 技术比较了观看人手或是机

械手进行物体抓握动作时的脑功能状态,也得到了类似的结果。可能,人们会用刺激的物理差异来解释它们相应的脑激活差异。但 Press 等^[21]的行为研究表明这种解释的可能性极小。他们实验中向被试者呈现一张开或是合拢的人手或是机械手,要求被试者做出与呈现的动作(张开的人手或机械手)一致或是相反的动作。人手和机械手的颜色、大小、亮度和外表上得到了严格的匹配。结果发现,即使人手和机械手在颜色、亮度和大小上得到了匹配,人手产生的视觉-运动启动效应还是大于机械手的。

其次,模仿时的脑区激活模式还与被模仿行为的属性有关,模仿已存在于人类运动技能库中的动作更能产生相关的皮层激活。Buccino 等^[22]比较了观看人类和非人类生物运动时的运动激活。对于人类反应库中的动作(咬),不管这一动作是由人还是猴子或是狗执行的,额下回和顶下皮层均表现出非常相似的激活模式。但是,对于一般不是人反应库中的动作(汪汪叫),没有发现额叶的激活。Calvo-Merino 和同事^[23]对此进行了更为精细的探讨。他们在实验中向卡泼卫勒舞(一种源于非洲把民间舞蹈和自卫动作结合在一起的巴西舞蹈)者、优秀经典芭蕾舞者和非舞蹈家被试者呈现与卡泼卫勒舞和芭蕾舞动作非常接近的录像片段。卡泼卫勒舞蹈家的运动前区、顶叶和颞上沟后部的激活在观看卡泼卫勒舞蹈时大于观看芭蕾舞;而芭蕾舞专家的同样区域在观看芭蕾时表现出的激活大于观看卡泼卫勒舞。类似地,Haslinger 和同事^[24]发现观看钢琴演奏引起的运动激活在钢琴家中大于不懂音乐的对照被试者,但在观看由连续的手指-拇指相对运动组成的控制刺激时二组没有激活差异。

另外, Costantini 等^[25]的研究发现被模仿动作的力学特征也影响模仿时的皮层激活。他们在实验中向被试者播放食指或是小指外展/内收的录像片段,根据掌指关节的活动范围界定该动作在生物力学上是否可能发生。结果,二类动作的观看均选择性地激活了左中央前沟和左额下回,提示即使动作违背了人体解剖学的制约,该动作也能在运动相关脑区得到映射。不可能动作的观看还选择性地激活了顶叶的感觉运动区。而 Decety 等^[26]的研究还提示被模仿行为的意义也能影响脑激活模式。他们在实验中向被试者呈现有意义(如开瓶盖,画一条线,缝隙一个扣子等)或无意义(为身体和知觉上与意义动作尽可能接近的美国手语)的上肢动作。要求被试者认知看到的动作或是稍后对观看到的动作进行模仿。结果发现,动作意义性不同脑激活也不同,呈现出不同的偏侧化,有意义的动作明显地募集了左半球的额颞区,而无意义的动作

主要激活右半球的枕顶途径。

参考文献:

- [1] Koski L, Iacoboni M, Dubeau M C, et al. Modulation of cortical activity during different imitative behaviors[J]. *J Neurophysiol*, 2003, 89: 460-471.
- [2] Gallese V, Fadiga L, Fogassi L, et al. Action recognition in the premotor cortex[J]. *Brain*, 1996, 119: 593-609.
- [3] Rizzolatti G, Craighero L. The mirror-neuron system[J]. *Annual Review of Neuroscience*, 2004, 27: 169-192.
- [4] Umiltà M A, Kohler E, Gallese V, et al. I know what you are doing: A neurophysiological study[J]. *Neuron*, 2001, 31: 155-165.
- [5] Rizzolatti G, Luppino G. The cortical motor system[J]. *Neuron*, 2001, 31: 889-901.
- [6] Seltzer B, Pandya D N. Parietal, temporal, and occipital projections to cortex of the superior temporal sulcus in the rhesus monkey: a retrograde tracer study[J]. *J Comp Neurol*, 1994, 343: 445-463.
- [7] Iacoboni M, Woods R P, Brass M, et al. Cortical mechanisms of human imitation[J]. *Science*, 1999, 286: 2526-2528.
- [8] Iacoboni M, Koski L M, Brass M, et al. Reafferent copies of imitated actions in the right superior temporal cortex[J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2001, 98: 13995-13999.
- [9] Koski L, Wohlschlagel A, Bekkering H, et al. Modulation of motor and premotor activity during imitation of target-directed actions[J]. *Cereb Cortex*, 2002, 12: 847-855.
- [10] Grèzes J, Armony J L, Rowe J, et al. Activations related to "mirror" and "canonical" neurons in the human brain: an fMRI study[J]. *NeuroImage*, 2003, 18: 928-937.
- [11] Molnar-Szakacs, Iacoboni M, Koski L, et al. Functional segregation within pars opercularis of the inferior frontal gyrus: evidence from fMRI studies of imitation and action observation[J]. *Cerebral Cortex*, 2005, 15: 986-994.
- [12] Buccino G, Vogt S, Ritzl A, et al. Neural circuits underlying imitation learning of hand actions: an event-related fMRI study[J]. *Neuron*, 2004, 42: 323-334.
- [13] Grèzes J, Decety J. Functional anatomy of execution, mental simulation, observation, and verb generation of actions: a meta-analysis[J]. *Hum Brain Mapp*, 2001, 12: 1-19.
- [14] Makuuchi M. Is Broca's area crucial for imitation? [J]. *Cerebral Cortex*, 2005, 15: 563-570.
- [15] Heiser M, Iacoboni M, Maeda F, et al. The essential role of Broca's area in imitation[J]. *Eur J Neurosci*, 2003, 17: 1123-1128.
- [16] Brass M, Heyes C. Imitation: is cognitive neuroscience solving the correspondence problem? [J]. *TRENDS in Cognitive Sciences*, 2005, 9: 489-494.
- [17] Miall R C. Connecting mirror neurons and forward models[J]. *NeuroReport*, 2003, 14: 2135-2137.
- [18] Haruno M, Wolpert D M, Kawato M. Mosaic model for sensorimotor learning and control[J]. *Neural Comput*, 2001, 13: 2201-2220.
- [19] Perani D, Fazio F, Borghese N A, et al. Different brain correlates for watching real and virtual hand actions[J]. *Neuroimage*, 2001, 14: 749-758.
- [20] Tai Y F, Scherfler C, Brooks D J, et al. The human premotor cortex is 'mirror' only for biological actions[J]. *Current Biology*, 2004, 14: 117-120.
- [21] Press C, Bird G, Flach R, et al. Robotic movement elicits automatic imitation[J]. *Cognitive Brain Research*, 2005, 25: 632-640.
- [22] Buccino G, Lui F, Canessa N, et al. Neural circuits involved in the recognition of actions performed by nonconspecifics: an fMRI study[J]. *J Cogn Neurosci*, 2004, 16: 114-126.
- [23] Calvo-Merino B, Glaser D E, Grezes J, et al. Action observation and acquired motor skills: An fMRI study with expert dancers[J]. *Cerebral Cortex*, 2005, 15: 1243-1249.
- [24] Haslinger B, Erhard P, Altenmüller E, et al. Transmodal sensorimotor networks during action observation in professional pianists[J]. *J Cogn Neurosci*, 2005, 17: 282-293.
- [25] Costantini M, Galati G, Ferretti A, et al. Neural systems underlying observation of humanly impossible movements: an fMRI study[J]. *Cerebral Cortex*, 2005, 15: 1761-1767.
- [26] Decety J, Grezes J, Costes N, et al. Brain activation during observation of actions influence of action content and subject's strategy[J]. *Brain*, 1997, 20: 1763-1777.

[编辑: 郑植友]