

# 動作の自他共有表現を越える ミラーニューロン — 予測のメカニズム

近畿大学医学部 准教授

村田 哲 (むらた あきら)

## Profile—村田 哲

1986年、信州大学医学部卒業。1992年、日本大学大学院医学研究科修了。博士(医学)。2011年より現職。専門は神経科学, 神経生理。著書は『ソーシャルブレインズ: 自己と他者を認知する脳』(分担執筆, 東京大学出版会) など。

### ミラーニューロンの発見

ミラーニューロン (MN) の論文は1992年に初めて発表されたが、その前年に、箱根で行われたワークショップの席上でRizzolattiが日本で初めてMNをビデオで紹介している。その名称は、M. Jeannerod, M. Arbib, G. Rizzolatti, H. Sakataら(1995)による総説の中で初めて見られる。

MNは、実験中に偶然見つかったニューロン活動である。サルを使った高次脳機能の神経生理学的研究では、多くの場合サルがなんらかの課題遂行中に脳の単一のニューロンの活動を探していく。Rizzolattiの研究室では、実験者がサルの前で手作業によって感覚刺激を提示したり運動させたりして、ニューロンの性質を調べながら、必要に応じて課題をやらせて記録していた。効率は良くないが時には予想もしなかったニューロン活動を見つけることができる。だからこそ、MNは見つかったと言ってもいいかもしれない。本稿では、こうして発見されてから20年以上経った今日において、その概念や役割を振り返り、心の研究のうえでの位置づけ、新しい展開を検討したいと思う。

### ミラーニューロンシステム

MNとは、餌を掴むなどの他者の動作を観察中に活動し、また同時にサル自ら同じ動作をするときに発火するニューロンを指す。最初に発見されたのは、マカクザルの腹側運動前野F5だが、その後、下頭頂葉のPFGでも見つかった(図1)。これらの二つの領域は解剖学的な結合が知られていて(Rizzolatti et al., 2014),

このネットワークがいわゆるミラーニューロンシステム(MNS)と呼ばれる。加えて、上側頭溝(STS)周辺の領域には、生体の動きを観察している時に視覚的に反応するニューロンが知られている。この領域からMNSへ視覚情報が送られていると考えられる(Rizzolatti et al., 2014)。近年では、このオリジナルのMNS以外に、頭頂葉のAIP(Maeda et al., 2015)、LIP(Shepherd et al., 2009)、背側運動前野や一次運動野(Rizzolatti et al., 2014)あるいは外側前頭前野(Falcone et al., 2015)や前頭葉の内側面(Yoshida et al., 2011)からもMNが記録されている(図1)。また、本来MNは運動に伴う活動がみられるのだが、後述するようにVIPの多種感覚ニューロン(Ishida et al., 2010)やヒトの帯状回皮質の痛み(Hutchison et al., 1999)など感覚モダリティのMN様の活動も見つかっている。

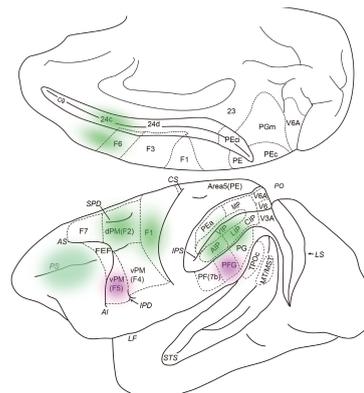


図1 サルの大脳においてミラーニューロンの記録される領域。上: サルの脳の内側面, 下: 外側面。紫はミラーニューロンシステム。緑は後にミラーニューロンあるいはミラーニューロン様の反応が見られた領域。

### 自他を共有するミラーニューロン

F5とPFG, AIPは相互に解剖学的な結合があり、いずれも視覚情報をもとにした把持運動の制御に関わる領域である。把持対象である物体の空間的特徴とともに、把持運動のための必要な物体や手の運動のパターンに反応選択性を持つニューロン活動が見られる (Rizzolatti et al., 2014; Murata et al., 2016)。

AIPの把持運動に関連するニューロンは、把持の対象物を注視するだけでも反応し、物体のもつ3次元的形状や、その傾き、大きさに選択性を示す。F5の把持運動ニューロンもたいへん良く似ており、把持運動の際の手の運動のパターンに選択性を示して活動し、対象である物体を注視しただけでも反応する。ただ、F5では、物体の注視時の活動は、物体の空間的特徴よりも、それを掴む時の手の形に選択性を示す。Rizzolattiら (2014) は、これらのF5のニューロンをキャノニカルニューロンと称し、潜在的動作表現であると述べている。F5では、運動の開始前より運動の準備に関わると考えられる活動が認められ、また電気刺激をすると運動が表出される。これらのことは、F5がより運動の出力に関与することを示している。つまり、そこで記録されるMNは、動作の出力に関わるニューロンが、他者の動作を観察中にも活動するという意味を持っている。Rizzolattiら (2014) によればこれも潜在的動作の一つであり、他者に関する視覚的な動作表現が、自己の動作の内部表象と直接結び付いているので、"direct matching"とか"motor resonance"という言葉で表現する (Rizzolatti et al., 2014)。それをもとにして、言語理解におけるモーターセオリーのごとく、他者の動作の理解に結びつける。ただこれは、頭頂葉と運動前野の違いを念頭に置いていない。頭頂葉では、運動前野とは異なりより感覚に近い情報が表現されるからである。

それを補うように、他者の動作を観察している時に、動作している他者の脳内で立ち上がっている内部表象を自己の脳内でも予測するという考え方がある (Rizzolatti et al., 2014;

Murata et al., 2016)。これは、運動制御における内部モデルの考えを取り入れている。内部モデルには望ましい軌道から運動指令を計算する逆モデルと、運動指令によって実現する運動の結果である感覚フィードバックを予測する順モデルがある。予測されたフィードバックは、実際のフィードバックと比較される。MNは、そのいずれとしても働く可能性がある。他者の動作を見た時に、逆モデルによって感覚情報を運動指令に変換し、他者の脳内の内部状態を予測する。あるいは順モデルによって自らの感覚フィードバックを予測し、他者の動作と比較する。これらの役割を頭頂葉と運動前野が分担していると考えられることができる。いずれにしても、MNは自他の表象が脳内で共有されるという神経活動として、社会的認知機能を支える神経基盤と考えられている。

### 身体とミラーニューロン

このようにMNは、運動と認知を結びつけるという意味で身体性という言葉が適切であろう。MN以前にも、運動系と知覚系が相互の影響を及ぼしあうという概念は存在した。例えば、サッケード中の視覚世界の安定性を説明するために、遠心性コピーや随伴発射という運動の信号のコピーによる感覚フィードバックの抑制が仮説として考えられた。MNの位置づけで一つ重要なのは、高次の認知機能に運動制御システムが関与する可能性を神経活動レベルで示したことである。

運動遂行中には脳内にオンラインの身体的な状態が表現される。これを身体図式と呼ぶ。本来は、体性感覚フィードバックをもとにした意識下の表現とされるが、最近では視覚も含めて身体図式と呼ぶことが多くなっている。我々の研究室では、MNSが身体図式と直接の関わりを持つと考えている。これを調べるために、モニターを見ながら物体を掴む手操作運動課題、あるいは、モニター上の自分や他者による物体を掴む時の動画を注視するだけの課題を遂行中のサルのアIPやPFGのニューロン活動を記録した (Maeda et al., 2015)。その結果、

手操作運動実行中に活動するニューロンの中に、他者の手の動画に反応するとともに、自らの手の運動の動画にも反応するものが見つかった。つまり、MNの中には自らの手の動作を視覚的にモニターする役割を持つものがある。内部モデルに当てはめると、MNは順モデルとして働き、動作の結果を予測するとともに、実際の感覚フィードバックとその予測の結果を比較する役目があると考えられることができる。これと同様の神経活動は、歌を模倣によって学習するヌマウタスズメという鳥でも見つかっている (Rizzolatti et al., 2014)。こうしたシステムがあれば、自分が表出した運動（歌）をフィードバックによって制御すること、あるいは模倣によって運動（歌）の学習をすること、さらには自他の運動（歌）の区別をすることが可能になる。実際、頭頂葉の把持運動のニューロンの中には、自他の共有表現の他に、自他の区別された表現も存在する (Maeda et al., 2015)。

一方、他者の動作を認識するためには、自らの脳内に他者の身体の表象がある必要がある。他者が身体部分を触られているのを観察しているときに自らの同じ身体部分も触られている感覚を覚える共感覚の事例が報告されており、脳内で自他の身体マップが共有されていることが示唆される。頭頂葉のVIPという領域では、身体の部分に体性感覚受容野をもつだけでなく、そのすぐ周辺の空間（身体周辺空間）に視覚受容野をもつニューロンがあり、自己身体部位を表現していると考えられている。我々は、これらの多感覚ニューロンが、他者の身体と対面している時には自己の身体部位だけでなく、他者の同じ身体部位の周辺空間にも視覚受容野を持つことを明らかにした (Ishida et al., 2010)。運動の要素を持たない感覚ドメインのMN様の活動として初めて観察されたもので、他者身体が自己身体を参照する形で知覚されていることを示唆している。

#### 注意・意図・共感に関わるミラーニューロン

最近では、従来のMNのような上肢運動に関わるもの以外に、下頭頂小葉のLIPやSTSに

おいて、視線追従や共同注意に関わるMN様の活動が記録されている。サッケード前に呈示された他のサルの顔や視線の静止画を提示し、その向きが実際のサッケードの向きに一致しているときには、LIPのサッケードニューロンの活動が増強することが明らかになっている (Shepherd et al., 2009)。この領域は空間的注意にも関わっている。また、サルでもヒトと同じように共同注意や視線追従の能力があることから (Ferrari et al., 2000)、LIPの活動は、注意の共有を反映したものであろうと推測されている。また、STSでは、他者の視線方向を見ることにより自らの視線の方向にバイアスがかかることが知られるが、ムシモールという薬で一時的に抑制をかけると、それが見られなくなった (Roy et al., 2014)。さらに、STSには目標に手を伸ばす行為を見ているときに反応するニューロンが存在するが、その行為の実行者がつかむ対象を見ているときには反応する一方、別のところに視線を向けていると反応が弱くなることが見つかっている。STSとLIPが、視線追従や視線検出、あるいは注意の共有そのものを担っている可能性がある (Roy et al., 2014)。

前頭葉の内側面や外側面でも、MNのように相手の行為と自己の行為を共有するような活動が報告されている。例えば、帯状回皮質や前補足運動野などを含む前頭葉内側面では、対面した他のサルの行為の成功・不成功によって、自己の次の行動を決定する課題で、自他の行為、他者の行為だけ、あるいは自己の行為だけに反応が見られるニューロン活動が見つかった (Yoshida et al., 2011)。また、前頭前野外側面でも、他者の行為や自己の行為の結果を符号化するニューロンがあるが、これらの中に、他者の行為の結果を予測する活動も見られている (Falcone et al., 2015)。こうした活動は、他者の行為を観察することによって、前頭前野が他者の行動の結果をモニターし、更にはその予測にも関与していることを示し、最終的には他者の行為による学習や自己の行動の決定するのであろう。特に外側前頭前野は、MNSとの解剖学的結合も見られており、MNSへ意図や

文脈などの情報を送っていると考えられる。実際、頭頂葉のMNは、同じ動作を観察中でも動作の目的によって活動が変化することが知られており (Rizzolatti et al., 2014), 動作の意図理解に関与しているといわれているが、筆者は前頭前野からの信号によるものではないかと推測している。

感覚モダリティのMN様の活動は、先に述べたVIP以外にヒトの帯状回皮質でも痛みに関して記録されている (Hutchison et al., 1999)。感覚モダリティの共有表現は、上記二つの報告以外にヒトのイメージングによるものが多く報告されている。こうした研究から、帯状回皮質や島皮質などの領域が共感の神経基盤と考えられている。最近、島皮質が、Sternの唱えるForms of vitality (Stern, 2010) の表出に関わっているということが、ヒトのイメージングの研究により示されている (Di Cesare et al., 2015)。さらにこの研究では、島皮質が自己と他者のForms of vitalityの共有表現に関わっていると報告している。Forms of vitalityは、動作に含まれる強さ、時間、空間、意図/方向性など、生命性の要素となるもので、他者理解や芸術理解にとっても重要な要素とされる。

これまで紹介してきたように、大脳の外側面にある運動前野と頭頂葉を中心にしたMNS以外の領域でも、MN様の活動が見られている。近年、脳の処理の基本原理の一つとして、予測のメカニズムが考えられているが、他者を観察した時にもこのメカニズムが働いていると考えられる。今後、さらに多くの領域において、さまざまなモダリティのMN様の活動が見つかるであろう。予測と関連して予測と違った場合には予測誤差が生じる。これが自他の共有表現から抜けだした自己、他者の区別された認識に結び付く可能性がある。また、前頭葉内側面はメンタライジングに関わるといわれており、帯状回皮質や島皮質は共感との関わりが注目されているが、それぞれ大脳の外側面にあるミラーニューロンシステムとの関わりが興味深い。

## 文 献

- Di Cesare, G., et al. (2015) Expressing our internal states and understanding those of others. *PNAS*, *112*, 10331-10335.
- Falcone, R., et al. (2015) *Neural encoding of self and another agent's goal in the primate prefrontal cortex: Human-Monkey interactions*. Cereb Cortex.
- Ferrari, P.F., et al. (2000) The ability to follow eye gaze and its emergence during development in macaque monkeys. *Proc Natl Acad Sci U S A*, *97*, 13997-14002.
- Hutchison, W.D., et al. (1999) Pain-related neurons in the human cingulate cortex. *Nat Neurosci*, *2*, 403-405.
- Ishida, H., et al. (2010) Shared mapping of own and others' bodies in visuotactile bimodal area of monkey parietal cortex. *J Cogn Neurosci*, *22*, 83-96.
- Jeannerod, M., et al. (1995) Grasping objects: The cortical mechanisms of visuomotor transformation. *Trends Neurosci*, *18*, 314-320.
- Maeda, K., et al. (2015) Functional properties of parietal hand manipulation-related neurons and mirror neurons responding to vision of own hand action. *J Cogn Neurosci*, *27*, 560-572.
- Murata, A., et al. (2016) The body and objects represented in the ventral stream of the parieto-premotor network. *Neurosci Res*, *104*, 4-15.
- Rizzolatti, G., et al. (2014) Cortical mechanisms underlying the organization of goal-directed actions and mirror neuron-based action understanding. *Physiol Rev*, *94*, 655-706.
- Roy, A., et al. (2014) Reversible inactivation of pSTS suppresses social gaze following in the macaque (*Macaca mulatta*). *Soc Cogn Affect Neurosci*, *9*, 209-217.
- Shepherd, S.V., et al. (2009) Mirroring of attention by neurons in macaque parietal cortex. *Proc Natl Acad Sci U S A*, *106*, 9489-9494.
- Stern, D. (2010) *Forms of vitality: Exploring dynamic experience in psychology, arts, psychotherapy, and development*. Oxford: Oxford University Press.
- Yoshida, K., et al. (2011) Representation of others' action by neurons in monkey medial frontal cortex. *Curr Biol*, *21*, 249-253.