特別寄稿

ミラーニューロンシステムの中の身体性

村田　哲*

要旨：ミラーニューロンは，20年ほど前にサルの運動前野で発見されたニューロンで，その機能は，特にヒトのもつ社会的認知機能と結び付けられている。しかし，それに対して批判的な意見も少なくない。ヒトの研究の場合には，機能イメージングや心理物理学的研究に基づいており，実際のミラーニューロンのダイナミックな振る舞いと直接に結びつけられているわけではない。また，ミラーニューロンが記録された感覚運動制御系のシステムと認知機能との間には一見隔たりがあるようにも見える。しかし，脳内での身体の知覚，認識，表象という問題に触れた時，身体が運動と結びつくだけでなく，心の問題への入り口になる。そこに身体性という言葉が浮かび上がってくる。本論文では，身体をもとにした自他の共有と区別の問題について，主に動物実験で得られたミラーニューロンの性質をもとに考察する。

Key Words：身体性，ミラーニューロンシステム，自他共有，自他区別

はじめに

ミラーニューロンは，日本では1991年に箱根で開催された，“Cognitive Control of Movement and Actions”というワークショップの席上，イタリアのGiacomo Rizzolattiによって初めて紹介された。その後1992年に，ミラーニューロンの最初の論文が発表されている（di Pellegrinoら, 1992）。ミラーニューロンの発見は，認知心理学，発達心理学，ロボティクス，言語学，神経科学，精神病理，神経心理学などさまざまな分野に影響を与えている。

古典的には認知と運動制御は分けて考えられてきたが，この2つの過程は，決して不可分ではない。運動のための信号は，運動によって変化する外界を予測するためにも使われる。また，身体を動かしたときのダイナミックな感覚情報は，身体の内在的な状態を表現するのに使われる。この身体に関する表象は，もっとも基礎レベルの自己認識minimal selfにつながる（Gallagher, 2000）。さらにミラーニューロンは単に自己のみならず，意識を持った他者の表象が脳内に存在することを示している。脳内の感覚運動系は，運動の表出だけではなく，身体を介在してさまざまな認知的機能に関わっているのである。そこには，身体性という言葉で表現される身体と心が密接に絡み合う仕組みが隠されている。本論文では，ミラーニューロンについて，動物実験による実際のニューロンの活動を中心に，ミラーニューロンが持つ身体と心を結ぶ役割について考察する。

1. ミラーニューロンシステム

ミラーニューロンは，もともとサルの腹側運動前野のF5という領域で記録されたもので，他者の動作を観察しているときに反応し，自分で同じ動作をするときにも活動するニューロンである（Rizzolattiら, 2004）（**図1**）。F5には手指や口の運動のいろいろなパターンに選択性を持つニューロンがあり，運動の出力に近い領域で，脊髄にも直

Embodiment in Mirror neuron system

＊ 近畿大学医学部生理学
Akira Murata：Kinki University, Faculty of Medicine, Department of Physiology

JCOPY 88002-762

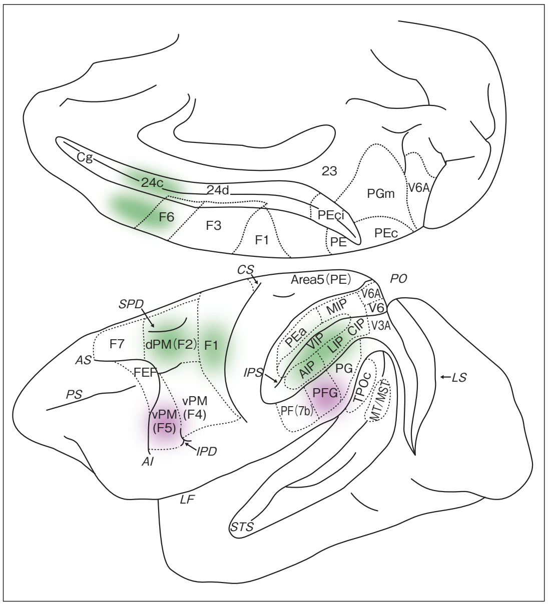

図1　サルの大脳においてミラーニューロンの記録される領域

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。F5とPFGを示している。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で，dPM，LIP，VIP，一次運動野（M1），帯状回皮質運動野，前補足運動野を示している。AIP：前頭頂間溝領域，VIP：腹側頭頂間溝領域，LIP：外側頭頂間溝領域，CIP：尾側頭頂間溝領域，MIP：内側頭頂間溝領域，area 5：5野，dPM：背側運動前野，vPM：腹側運動前野，PS：主溝，AS：上弓状溝，AI：下弓状溝，CS：中心溝，IPS：頭頂間溝，PO：頭頂後頭溝，LF：外側溝，LS：月状溝，STS：上側頭溝。頭頂間溝と月状溝，上側頭溝，帯状溝は，広げてある。（Murataら，2007より改変）

接投射を送っている。手指や口の運動を選択し出力する役割がある。さらに，F5以外に，下頭頂葉のPFGという領域でもミラーニューロンが見つかっている（Fogassiら, 2005）。これらの2つの領域は，解剖学的な結合があることが知られている。また，側頭葉の上側頭溝（STS）周辺の領域では，他者の行為に反応する視覚性のニューロンが知られている（Jellemaら, 2000）。歩く姿や手の動作を見せたりすると反応することが明らかになり，バイオロジカルモーションの知覚との関わりが指摘されている。ただ，STSのニュー

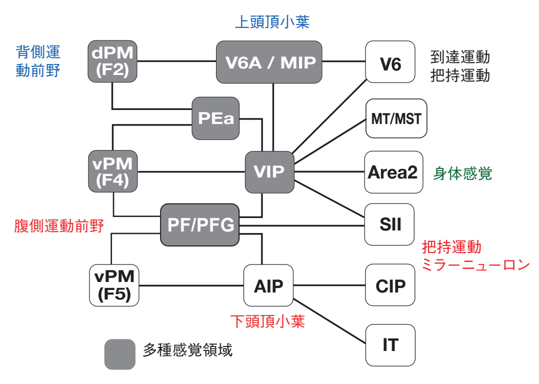

図2　背側経路のネットワーク

腹側−背側経路は，AIP−F5，PFG−F5，VIP−F4を含む経路。ミラーニューロンシステムはPFG−F5を結ぶ経路である。背側−背側経路は，V6A/MIP−dPMを含む経路。
多種感覚領域とは同じニューロンが複数の感覚種（この場合には視覚と体性感覚）に対して反応する領域を指す。（Murataら，2007より改変）

ロンは運動の実行に関連した活動は見られず，視覚的な活動のみ見られる。F5とPFG，PFGとSTSの周辺の領域の間では相互方向の解剖学的結合が認められており，特にF5とPFGを結ぶ回路をミラーニューロンシステムと呼ぶ（Rizzolattiら, 2004）。ヒトでは，F5は44野や6野，PFGは，縁上回あるいは角回に相当する。

もともと視覚の背側経路からつながる頭頂連合野と運動前野を結ぶ経路は相互方向の結合があり（Luppinoら, 1999），感覚運動制御にとって重要な役割がある。大まかに2つに分かれていて，それぞれ機能的にも違いがある（**図2**）。その一つがPFGとF5，あるいはAIPとF5を結ぶ経路で腹側−背側経路と呼ばれる。AIPとPFG，F5では，手指で物体を操作する運動に関係するニューロン活動が見つかっており，把持運動の視覚制御における核心的役割があると考えられている。PFGとF5を結ぶ経路がミラーニューロンシステムである。通常，この腹側−背側経路には頭頂間溝の底部に存在するVIPと腹側運動前野F4を結ぶネットワークも含まれる。この2つの領域は，体性感覚と視覚の両方に反応するような多種感覚ニューロンが知られ，身体部分に体性感覚の受容野を持ち，また，

その受容野のすぐ近くの身体周辺空間に視覚の受容野を持つ。身体部分と外界の物体との位置関係を表現しているが，この経路は到達運動や向かってくるものを避ける忌避動作に関わると考えられている。筆者は，この経路を身体のマッピングに必要な3つ目の経路として考えている（**図2**）。

もう一つは，上頭頂小葉のV6AやMITあるいは5野といった領域と背側運動前野F2を結ぶ経路で背側-背側経路と呼ぶ（**図2**）。V6Aには，眼球の位置とは無関係に頭部を中心とする空間座標が表現されている（Galletti ら, 1993）。また，V6AやMITおよびF2では，到達運動に関わるニューロン活動が記録される（Battaglia-Mayer ら, 2003；Galletti ら, 2003）。最近では，V6Aには到達運動とともに把持運動に関わるニューロンが見つかっている（Fattori ら, 2012）。また，背側運動前野のF2も把持運動に関わるニューロン活動があり，特に手首の傾きに対して選択性を持つ（Raos ら, 2004）。これらは，把持運動と到達運動の制御を結びつけるシステムとして考えられる。

2. ミラーニューロンの概念

ミラーニューロンは，一つのニューロンが他者の動作を観察した時に活動し，その動作を自ら実行する時にも活動する性質をもつ。同じ領域に，実行時に活動するニューロンと観察時に反応するニューロンが別々にあるだけではミラーニューロンとはいえない。したがって，脳機能イメージングによってある領域が動作の実行時と観察時に活動を示したときに，それはミラーニューロンの存在の必要条件ではあるが十分条件にはなっていない。Rizzolatti らは，自らの脳内にある動作の表象が同じ動作の観察時に活性化するということであり，動作やそのゴールが自らの脳内で表現されることを示し，それが動作の理解につながるという direct matching hypothesis を主張している（Rizzolatti ら, 2014）。このとき，自ら脳内にその動作の内部表象が存在し，他者行為を観察した時に意図的・意識的ではなく，自動的にその表象が立ち上がることが重要である。他者の脳内の内部状態を自らの脳内でシミュレーションするともいえる。ミラーニューロンが，頭頂葉に入ってきた視覚的動作の情報から運動の情報（運動指令）へ変換する役割がある（内部モデルにおける逆モデル）と考えることもできる（Miall, 2003）。

一方で，上に述べたように運動前野と頭頂葉の結合は相互方向であるのに，direct matching hypothesisには運動前野から頭頂葉に戻る経路についての考えが示されていない（**図3**）。ミラーニューロンは，運動のための信号から，運動の結果つまりフィードバックの予測を行う（後述の内部モデルにおける順モデル）ことも可能であるという主張がある。つまり，上記のようにシミュレーションされた運動の信号をもとに，ミラーニューロンによってそのフィードバックの予測を行い，実際の観察の結果と照合して予測の精度を上げていくことも可能となる（Kilner, 2011；Miall, 2003）。学習による新たな運動の表象も得られることになる。確かに，サルのF5のミラーニューロンは，動作を予測できるような条件のもとで，観察している動作の開始前に予測的な活動が見られることが明らかになっている（Maranesi ら, 2014）。また，動作の対象物があることをわかっている状態で，観察している動作を一部隠してしまっても，ミラーニューロンは活動する（Umilta ら, 2001）。さらに，他者の動作の実行を観察する場合に反応するニューロンが，動作の対象物が見えている状態で，他者が動作を実行しない場合でも同じように活動することが報告されている（Bonini ら, 2014）。こうしたことは，ミラーニューロンの活動が，単に動作の観察における感覚情報を反映しているだけでなく，他者の動作を内的に予測あるいはリハーサルすることを反映しているものと考えられる。もちろん，運動のシステムは，運動の実行のみならず運動を意識的に想起（motor imagery）するだけでも活動することが知られているから，ミラーニューロンの活動が，motor imageryを反映しているのではないかという考えもある。このことに関して，Rizzolatti らは，ミラーニューロンの活動は自動的な過程であり，随意的な過程で行われるmotor imageryとは区別されるべきだと述べている（Rizzolatti ら, 2014）。

ミラーニューロンはこうした機能的概念のもとで，さまざまな社会的な認知機能，つまり他者行為の理解，共同注意，模倣，心の理論，共感，言語などの社会的認知機能と関連づけて考えられている（Rizzolatti ら , 2004）。

しかし，ミラーニューロンはサルの運動制御に関する領域で発見されたニューロンであることから，ことさらにヒトの持つ社会的認知機能と結びつけることに批判もある。そこで，次に動物実験から明らかになっているミラーニューロンの性質について検討し，そこから考えられるミラーニューロンの機能を考察する。それは，ヒトの持つミラーニューロンシステムの機能を再考することにもつながると考えられる。

3. 行為の理解

Rizzolatti らは，マカクザルのミラーニューロンの役割として，他者動作・行為の理解を挙げている（Rizzolatti ら , 2010）。他者の言語音を聞いた時に，自己の内部の音韻形成の運動の表象を参照して音韻を認識するという motor theory という考えがある。ミラーニューロンの概念は，他者行為の理解における motor theory といえる。この仮説を証明するいくつかのミラーニューロンの性質が明らかになっている（Casile, 2013）。

①発見当初，観察時も動作実行時においてもミラーニューロンを活動させる動作は，厳密に一致していると報告されている（Gallese ら , 1996）。しかし，この報告においても，観察時と実行時で，つかむというカテゴリー内であれば握りのタイプが違っても反応するものが多く見つかっている。また，効果器の異なる動作でも反応するミラーニューロンもある。その後，実験者が道具（ペンチや棒）を使うところを観察する場合にもミラーニューロンが発火することが明らかになっている。特に，つかむと先端の開くような動きの反転するプライヤーをサルが使えるように訓練してミラーニューロンを記録した実験では，動作の観察，実行時とも手で物をつかむ場合と反転プライヤーでつかむ場合で，同様にニューロンが活動した（Rochat ら , 2010）。

②物体を手でつかむ動作を観察中に反応するミラーニューロンが，つかむ対象をあらかじめ見せておけば，動作の途中経過を隠しても反応することが明らかになっている。また，つかむ対象がなく，つかむまねをする動作の観察では反応しなかった（Umilta ら , 2001）。

③動作を視覚的に観察しているときだけでなく，動作に伴う音を聞いているときも反応する。感覚のモダリティを超えて動作を表現している（Kohler ら , 2002）。

以上のような性質から，当初は個々の細かな身体の動きそのもののミラー現象を捉えていたが，しだいに細かなキネマティクスよりも，動作のゴールや目的を表現しているといわれるようになった。

さらに，ミラーニューロンは以下のように意図の理解に関わる性質を示した。

④PFG や F5 のミラーニューロンは，動作の実行者の意図や目的が同じであれば，動作が異なっても反応したり，異なる文脈の中では同じ動作でも反応が異なったりすることが示されており，意図や抽象的な動作の意味を表現している（Casile, 2013 ; Yamazaki ら , 2010）。例えば，Fogassi ら（2005）は，目の前の餌を手を伸ばしてとった後，自分の口へ持っていくかあるいは餌皿の隣のコップに置く課題をサルに実行させた。また，目の前にいる実験者が同じ行為をするところをサルに観察させた。観察時も動作実行時も餌に手を伸ばす時のミラーニューロンの反応が，その次に行われる動作（口へ持っていくためか横に置くか）によって異なっていた。

ミラーニューロンのような活動がなくても，STS 周辺のニューロンのように視覚的応答だけで，行為の理解ができるのではないかという主張もある（Hickok ら , 2013）。これに対して Rizzolatti らは，STS も行為の理解に重要であるが，動作の持つ意味や目的など本来の意味での行為の理解に関しては，単なる見かけだけでなく，行為のゴールや意図などの自らの内部にある表象を基にして，内在的理解をする必要があると主張している（Hickok ら , 2013 ; Rizzolatti ら , 2010）。上記のよ

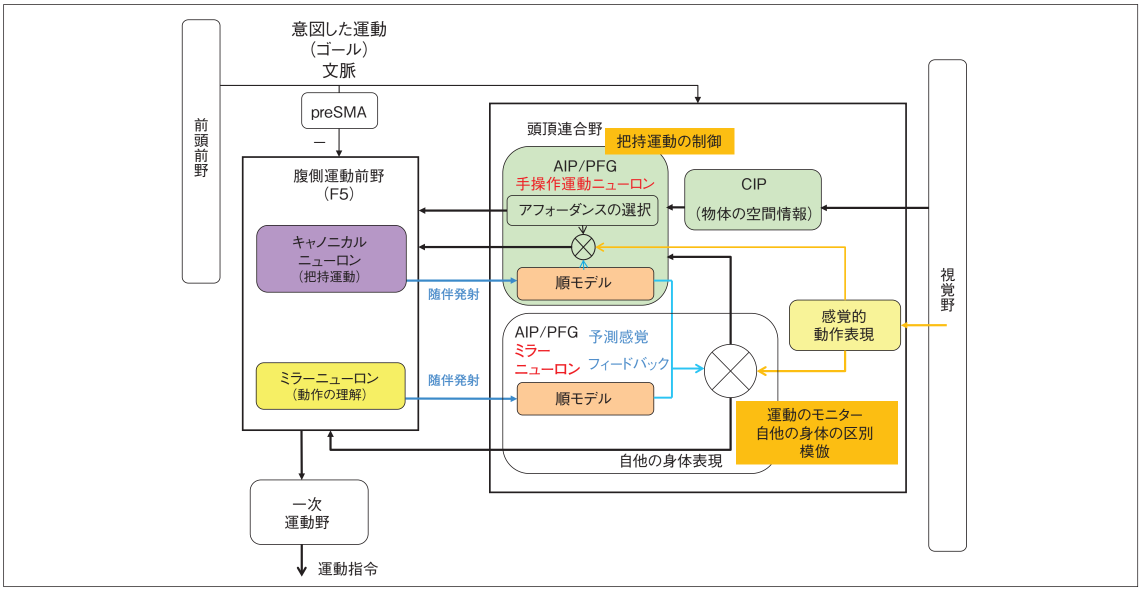

図3 ミラーニューロンの機能的モデル（仮説）

サルの脳のAIPやPFG，あるいはF5では把持運動に関わるニューロン活動があり，視覚的な物体の情報とともに，視覚的フィードバックと随伴発射によって把持運動のコントロールに関わっている（キャノニカルニューロン）。これらの領域には，それぞれミラーニューロンも存在し，自己，他者に関わらず動作の視覚表現を取り込み，随伴発射と比較される。この比較のメカニズムによりミラーニューロンは，自己の運動のモニタリングをするとともに，自他の身体の区別や模倣の神経基盤として働きうる。霊長類においては，このシステムは物体や動作の視覚情報が入ってきても自動的に運動が起こらないように前頭前野からの制御をうけていると推測される。（村田，2015より）

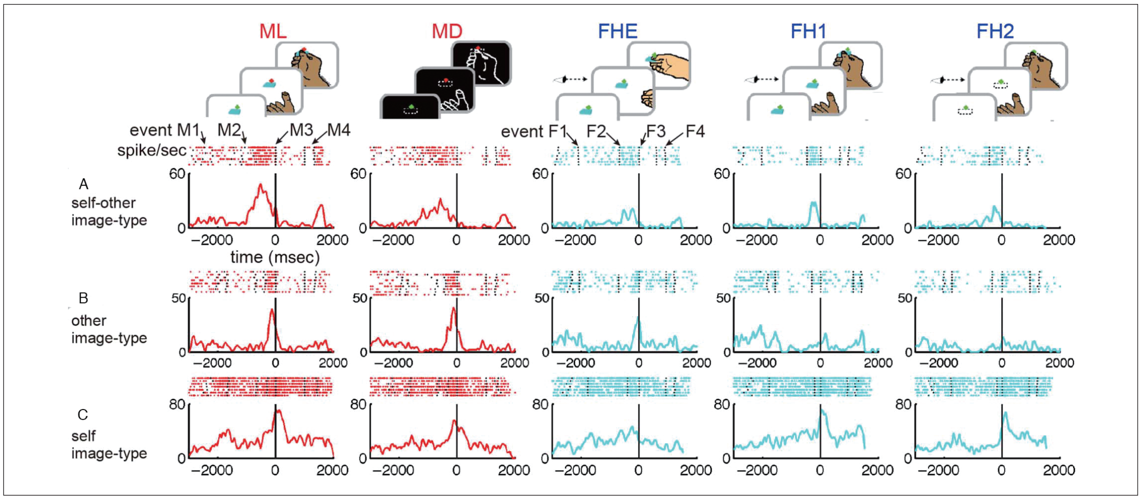

図4 自己の手の運動の視覚像に反応するミラーニューロン

サルはモニターに映る自らの手の運動や物体を見ながら，物体を操作する課題とモニターを注視する課題を遂行する。明るいところの手操作課題（ML）は，手も物体も見える。暗いところの操作運動はスポットライトのみ見える条件で手操作課題（MD）を行う。注視課題では，ただスポットライトを注視し，手は動かさない。このとき，横から見た他者（実験者）の手の動画（FHE），自分の手を実際に動かしているときと同じ動きの動画（FH1），FH1から物体像を消した動画（FH2）を提示する。A，Bはいずれもミラーニューロンだが A は自己と他者に反応する。B は他者のみ，C は自己のみに反応する。いずれも，MD で反応するため運動に関する信号を持つ。（Maedaら，2015より改変）

うに動作の意図や文脈，意味により，ミラーニューロンの反応が変化する。これは，頭頂葉だけで処理されているのではなく，頭頂連合野と解剖学的な結合の強い前頭前野の活動の影響を受けている可能性がある。行為の理解や意図の理解には，「どのように行為をしているのか」「何をしているのか」「なぜしているのか」などさまざまな階層での理解が必要であるといわれている（Vanderwertら, 2013）。ヒトの実験では，ミラーニューロンシステムがこのいずれでのレベルの行為理解でも活動するという報告があり（Spuntら, 2011），その関与は「直接的かつ直後の目標」の理解であって，文脈を踏まえたより長期の理解や願望とまではいえないという意見がある（乾, 2014）。真の行為の理解においては，ミラーニューロンシステムとともに，意図に関わるシステムやメンタライジングに関わるシステムが働いていることが示唆される（Oztopら, 2013；乾, 2014）。

4. 自他の身体の共有と区別

脳内では，自己身体の現在の状態を知覚し，ダイナミックで可塑性に富んだ身体の表象を構築し運動制御に使う。これを身体図式（Headら, 1911）と呼ぶが，もともとは体性感覚フィードバックをもとにした無意識下の身体表象である。しかし，ここでは視覚フィードバックも含めて考える。計算論の内部モデルの理論では，運動を遂行するために，感覚情報に基づいためざす軌道が逆モデルに入力され，運動指令が出力される。大脳の運動領野でこの運動指令が立ち上がっており，これをもとに協調的な筋の収縮をもたらす。一方で，この信号のコピー（遠心性コピーないしは随伴発射）が，感覚系に対して送られる。順モデルに運動指令やそのコピーを入力するとそれに基づく軌道が出力され，結果つまりフィードバックが予測され実際の感覚フィードバックと比較される。この比較において，エラーつまり差が認められるようであれば，運動指令を修正するように働く。このようなシステムは，より早く精緻な運動を遂行するために，運動指令を修正したり，運動によって逐時変化する感覚入力に調整をかけたりするが，身体図式の計算論的モデルともいえる。

ミラーニューロンの身体図式への関わりを明らかにするために，我々は，頭頂連合野の把持運動に関わるAIPやPFGにおいて運動遂行中の自分の手を見ているときの反応を調べる実験を行った（Maedaら, 2015）。この実験では，ビデオモニターにサルの目線で撮影した物体や手の動きのリアルタイムの映像が映され，サルはこれを見ながら物体をつかむ課題を遂行した。また，このときの手の動きの動画を提示し，実際には手を動かさずに，動画を見ているだけの課題も加えた。さらに，サル自身の手の運動だけでなく，違った角度から映した実験者の物体をつかむときの動画も提示した。すると，AIP（この実験ではAIPでもミラーニューロンが見つかった）やPFGのミラーニューロンの一部は，他者の動作だけでなく，物体をつかむときの自分の手の運動の動画を見ているときにも反応した（**図4**）。これらは，動画の中の物体像を消して手の映像だけにしても反応した。ミラーニューロンは先に述べたように，動作のゴールや意図を反映するともいわれているが，ミラーニューロンの一部は，動作のキネマティクスを表現していることを示している。ミラーニューロンには，随伴発射と実際の視覚的フィードバックを比較し，自ら実行中の手の動きそのものをモニターする役割もあることが示唆される（**図3**）。これは，ミラーニューロンがいかにして成立したかという問題に対しても示唆を与える。発達の初期において，もともとミラーニューロンは自他の区別なくして運動の視覚的表象として脳内に存在していたものが，発達に伴い運動の学習とともに，運動の表象と結びつき手の運動のモニターとして働くようになった。さらに，それは学習により他者の同様の動作とも強い結びつきが起こったと考えられる。

ところで，ミラーニューロンは，自他の共有表現であるといわれているが，ミラーニューロンシステムにおいては自他は混在していて区別できないのであろうか。身体図式のシステムは，手や足の随意的な運動を行った場合に，それが自ら行った運動であるという意識，つまり運動主体感のよ

うな自己身体意識にも関わると考えられる（Murataら, 2007）。運動主体感のメカニズムは，comparator modelによって説明されている（Blakemoreら, 1998）。自ら運動を遂行する場合，そこには，運動そのものの生成に関わる活動（運動指令）や運動の意図に関わる活動が存在する。この節の最初で述べた身体図式のモデルがここで働くことになるが，運動指令や意図に関わる活動から予測された結果と実際のフィードバックが比較された結果に差（予測誤差）がなければ運動主体感は強くなり，差が大きくなれば逆に小さくなるのである。よく知られるくすぐりの体験では，自分がくすぐる時には予測のシステムが働き，フィードバックに抑制をかけるためにくすぐったくないといわれ，これがcomparator modelで説明される（Blakemoreら, 1998）。実際，動物の神経系でも，運動の信号が感覚フィードバックを干渉する（感覚フィードバックに抑制がかかる）現象が知られている（Crapseら, 2008）。

ヒトを対象にしたイメージングの実験では，運動主体感の神経基盤として脳内のいくつかの領野の関与を指摘している（David, 2012）。例えば，手の動きと視覚フィードバックが時間的にずれている場合には縁上回がよく活動し，一致している時には前補足運動野が活動するという（Tsakirisら, 2010）。また，運動主体感と逆相関するような活動が角回に認められている（Chambonら, 2013）。少なくとも下頭頂葉は，自他の身体の区別に重要な役割を持っており，頭頂葉のミラーニューロンが自分の身体をモニターし，comparator modelとして働いて自他を区別することが十分考えられる。統合失調症において，顎運動の観察によってえられる右下頭頂葉のMEG波形の異常を認めるという報告がある（加藤ら, 2014）。こうしたミラーニューロンシステムの異常が，統合失調症の「行為の主体感の喪失」や「行為の主体の自他弁別の異常」の障害の神経生理学的背景であるという（加藤ら, 2014）。もちろん，運動主体感に関わるシステムは，上記以外のシステムも関わっている。例えば，これまで述べたように運動開始後あるいは運動後に認識されるだけでなく，運動の開始前の意図との関連も指摘されている（Davidら, 2008）。

興味深いことに，サルのF5のミラーニューロンには，動作観察における反応が視点依存的に反応を変化させるものとそうでないものが存在する（Caggianoら, 2011）。我々の研究でも，頭頂葉のミラーニューロンが自己動作の観察と他者（実験者）動作の観察の両方に反応するものと，そのいずれか（自己動作のみに反応するものをミラーニューロンとはいえるかどうかは別にして）に反応するものが存在した（**図4**）（Maedaら, 2015）。さらに，F5のミラーニューロンに対して自己の動作の実行，自己の動作の不実行，他者の動作の実行の観察，他者の動作不実行の観察の4つの条件の時の活動の変化を比べた実験がある。この実験では，動作の不実行に対して反応するニューロンが，自己のみ（自己が不実行の場合）と他者のみ（他者の不実行を観察する場合）に反応するものに分かれる結果となった（Boniniら, 2014）。

ヒトの実験でも，ミラーニューロンシステムの自己と他者の身体を区別するような現象が見られている。一次運動野に対して経頭蓋的磁気刺激（TMS）を行うことにより発生する筋の活動をMEPという。ヒトの実験で，動作の観察により，その動作に関わる筋に発生するMEPが促通を起こすことが知られている（Fadigaら, 1995）。これが，ミラーニューロンがヒトに存在する一つの実験的証拠となっている。実はこの現象が，観察している身体の帰属性によって影響を受けるという報告がある（Schutz-Bosbachら, 2006）。ラバーバンド錯覚を用いて他者の手を自分の手のように感じさせておいて，その手の動作の観察中にTMSにより発生するMEPを計測したのである。すると，他者の手を自己の手のように感じている場合には，そうでない場合と比較して発生するMEPが抑制されることが明らかになった。以上のことは，ミラーニューロンシステムの中には，自他の共有表現があるとともに，ある程度自他が区別された表現も存在することを示している。

ところで，他者の動作の理解のためには，他者の身体の部位のどこが動いているのかという知覚，認識が必要であり，他者身体の表象が脳内に

必要である。これに関連して，右の頭頂葉が破壊された左の半身の麻痺を否定する病体失認を呈する患者の中に，他者の身体の麻痺まで否定する例が報告されている（Ramachandranら, 1996）。つまり，他者の身体を認識するには自己身体の意識が満足でなければならないことを示唆する。また，対面している他者が誰か別の人に身体を触られているのをみると，自分も鏡像関係となった側の同じ身体部位を触れられている感覚を覚える共感覚の例が報告されている（Blakemoreら, 2005）。これは，自己と他者の身体像がどこかで共有されていることを示唆する。

先に述べた頭頂連合野のVIPやPFGという領域の，自己身体の部位（特に顔）の触覚に反応を示し，またその身体部位のすぐ近くの空間の視覚刺激に反応する多種感覚ニューロンは，自己身体と身体周辺空間を表現していると考えられる。我々は，サル（自己）の目の前に実験者（他者）が座り，他者の身体の近くの空間に視覚刺激を出してサルがそれを見ているときのこれらの多種感覚ニューロンの反応を調べた（Ishidaら, 2010）。すると，自己の身体部分の周辺空間だけではなくて，鏡像関係の位置にある他者の身体周辺空間に視覚刺激を出しても反応するものがあることが明らかになった。また，他者が移動してもいつも同じ身体の部位に受容野が存在した（**図5**）。感覚モダリティのミラーニューロンというべきものが初めて見つかったのである。これらのニューロンを我々はボディーマッチングニューロンと名づけたが，他者の身体像は，自己の身体像を参照しながら知覚されている可能性が示唆される。F5のミラーニューロンには，他者のペリパーソナルスペース（腕が届く範囲）や自己のペリパーソナルスペースで動作を呈示された場合のみ，反応するものが見つかっている（Caggianoら, 2009）。また，その論文をよく見ると，自己のペリパーソナルスペース，他者のペリパーソナルスペースの両方に反応するものがあり，我々の発見したボディマッチングニューロンとの関係を考えさせる結果である。

一方，身体部位失認において，脳が障害を受ける場所によって，自己の身体部位だけを指し示すことができない例（autotopagnosia）と他者の身体部位のみを指し示すことができない例が見つかっている（heterotopagnosia）（Felicianら, 2008）。前者は，上頭頂小葉，後者は下頭頂小葉が責任領域であるといわれている。身体の共有表現とは矛盾するようであるが，自己と他者身体は，共有されることから始まり，その後明確に区別されるプロセスがあって，それぞれ別々の脳領域が階層的に処理しているのではないだろうか。

実は，前頭葉の内側壁にも，他者の行動やロボットアームの動きを観察しながら自己の行動を決定するような課題に関して，ミラーニューロン的な活動が記録されている（de Araujoら, 2012 ; Yoshidaら, 2011）。Yoshidaら（2011）は，対面した二頭のサルを使って，相手の行為の成功・不成功を観察しながら，自ら行動を決定する課題を用いて，課題実行中のサルの帯状回皮質運動野や前補足運動野を含む前頭葉内側面から記録を行った。その結果自己のみ，他者のみ，両者の行為のそれぞれに関連して活動するニューロンが記録された。この前頭葉の内側壁の領域は，F5との結合も見られている（Gerbellaら, 2011）。また近年ヒトでは他者の心を理解するメンタライジングに関わるといわれている。運動前野や頭頂葉を結ぶミラーニューロンシステムで表現される身体を基にした最小限のminimal self（Gallagher, 2000）と，前頭葉内側面の高次な自他表象を結びつけるものとして注目すべきである。

5. 共同注意

共同注意は，コミュニケーションの基礎的な要素として考えられている。マカクザルでも，ヒトと同じように他者の視線方向に自分の視線を向ける視線追従や他者の注視を向ける物体に対して注意を向ける共同注意の能力があることが知られている（Ferrariら, 2000）。その共同注意においては，他者の視線検出が重要であるが，ミラーニューロンは他者の眼球運動や視線の認識や検出に関わるのであろうか。サルでも視線検出器が備わっていることを示す研究がある。例えば，どちらに視線を向けるかの選択が，他のサルの視線の観察によ

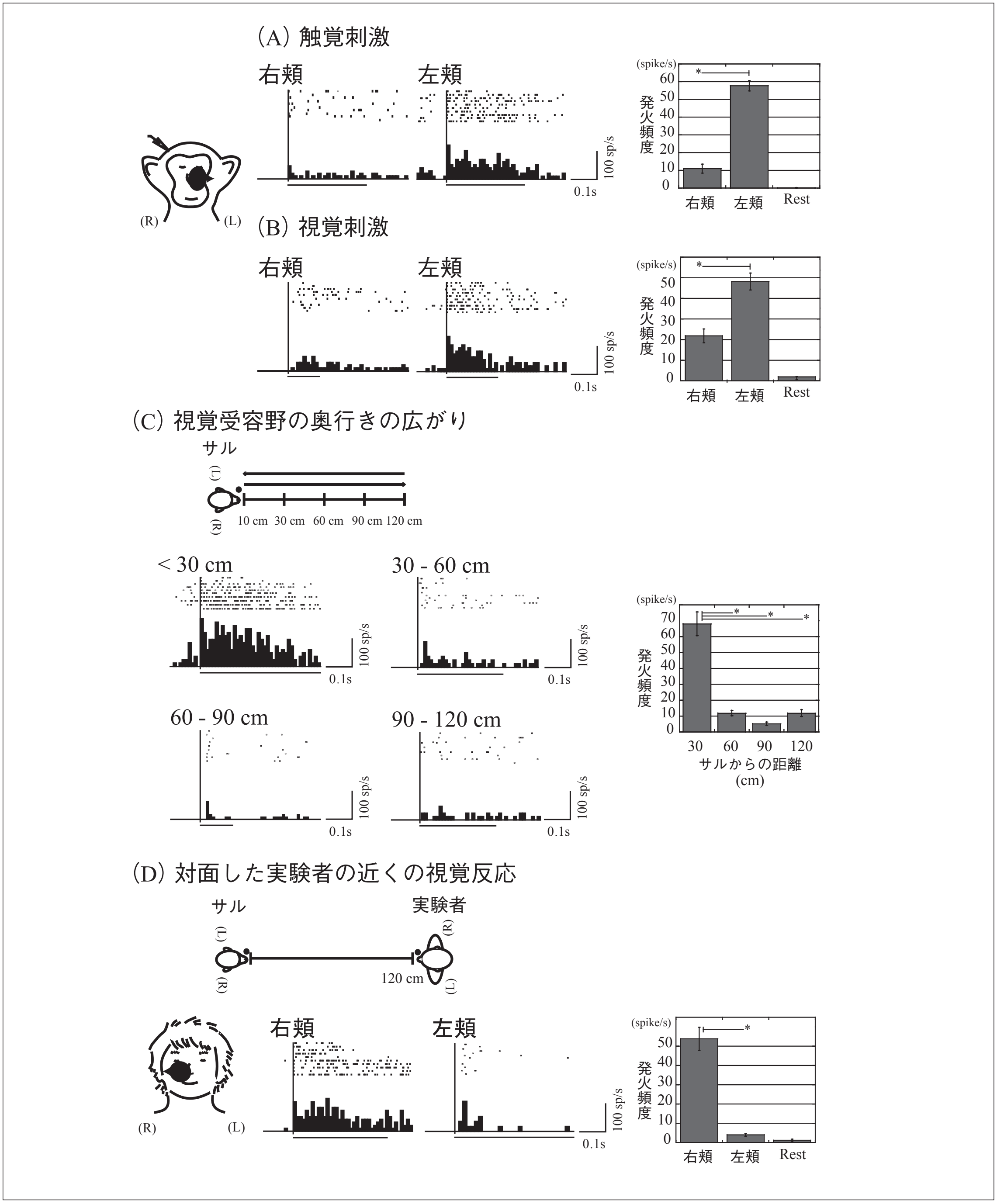

図5 自他の身体を同時に表現するVIPのニューロン

(A) (B) 自己の左頬に視覚と体性感覚の受容野を持つ多種感覚ニューロン
(C) このニューロンの視覚の受容野は，サルの顔から30cm以内の身体周辺空間に存在する。
(D) サルと対面する実験者の顔をサルが見ているとき，実験者の右頬の近くに視覚刺激を呈示すると視覚応答が見られた。その受容野はサルの顔に見られた受容野と鏡像関係にある。
右の棒グラフは受容野内とそれ以外の場所での平均発火頻度を示す。(Ishidaら，2010より改変)

って，バイアスがかかることがわかっている（Royら, 2014）。また，サッケードの開始前に，サッケードの方向に向くようなサルの視線や顔の写真を見せると，サッケードの潜時が短くなる。さらに，STSをGABAのアゴニストであるムシモールで一時的に抑制をかけると，他者の視線観察による視線の方向の選択のバイアスがなくなることも指摘されている（Royら, 2014）。

下頭頂小葉のLIP（**図1**）は眼球のサッケードに関わることが知られている。サッケード前に呈示された他のサルの顔や視線の向きがサッケードの向きに一致しているときには，この領域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ら, 2009）。このLIPのニューロンは，自らの視線の向きに関連した活動だけでなく，他者の視線の向きを観察した時にも反応していた。つまりミラーニューロン様の活動を示していたのである。以上のことから，STSとLIPは，共同注意の基盤となる視線追従や視線検出において重要な役割があり，その神経基盤としてミラーニューロンシステムと同様のシステムが考えられる。

6. 模　　倣

模倣は他者動作の意図を推測しながら，動作を取り込んで学習するシステムで，社会脳の発達においては重要な意味を持っている（明和, 2004）。模倣学習のモデルは内部モデルの理論によって以下のように説明される。自己の運動実行中には，随伴発射（予測された感覚フィードバック）と実際の感覚フィードバックを比較し，運動をモニターしながらコントロールする。他者の運動を模倣しようと運動が実行されると，ミラーニューロンに取り込まれた感覚情報と随伴発射が比較され新たな運動が学習される（**図3**）（Oztopら, 2006）。このとき，ミラーニューロンは，上記のようにフィードバックを予測する順モデルとしても働くが，観察した動作をもとに運動指令を生成する逆モデルとしても働きうる。

ところが，一般的に野生のマカクザルは模倣ができないといわれている。このことが，ミラーニューロンの機能を考える上で，問題を難しくしている。しかし，親鳥の歌を聞きながら，歌の模倣学習を行うヌマウタスズメやジュウシマツの脳のニューロンが，自分が歌を歌うときに活動するとともに他の鳥の似た歌声の録音を聞かされたときにも反応することがわかった（Pratherら, 2008）。これがサル以外に初めてミラーニューロンが発見された事例で，歌の模倣学習の神経基盤として考えられている。また，このミラーニューロンが，自分が歌っているときのフィードバックにも反応し，自己の運動の制御とともに他の鳥の歌と自己の歌の区別に関わることが示唆されている。

なぜサルに模倣できなくて，鳥ができるのだろうか。ヒトでは，前頭葉の内側面が障害されると模倣が自動的に行われてしまう症状が出現する。ミラーニューロンシステムは，正常な形では前頭前野からの制御を受けている可能性を示している。つまり霊長類の場合，ミラーニューロンシステムはもう一段高次のシステムの制御を受けている可能性がある。鳥の場合そのような制御は受けていないため，ミラーニューロンがあれば自動的に模倣が起こると考えていいのではないだろうか。興味深いことに，一次運動野でも，ミラーニューロン様の活動が記録されている（Dushanovaら, 2010 ; Vigneswaranら, 2013）が，他者の行為を見ているときに活動するものと抑制が起こるニューロンの両方があることが明らかにされている。この抑制性の反応は，動作観察時において実際の動作が実行されないように働くと考えられている（Vigneswaranら, 2013）。このことは，前頭葉内側壁の損傷で起こるAnarchic handや模倣行動などの症状と合わせて考えるべきであろう。近年の研究では，Kumashiroらは，サルの共同注意が模倣行動を促通することを示唆している（Kumashiroら, 2002）。旧世界ザルのベルベットモンキーや新世界ザルのマーモセットでは，行為を視覚的に観察していた個体が，そうでない個体より観察した行為を多く発現するという結果が示されており，大型霊長類以外でも，動作の観察による動作の取り込み・学習が可能なのではないかという意見もある（Whiten, 2013）。

7. 上記以外で見つかっている ミラーニューロン様のニューロン活動

これまで紹介してきたように，PFG-F5のミラーニューロンシステム以外でも，AIP，VIP，LIPなどの頭頂葉の領域，一次運動野，前補足運動野，帯状回皮質運動野などの運動領野でミラーニューロン様の活動が見つかっている（**図1**）。この他，背側運動前野でもミラーニューロンが記録されている（Cisekら, 2004 ; Tkachら, 2007）。CisekとKalaska（Cisekら, 2004）は，腕は直接見えず，腕の位置を示すカーソルを提示し，中心から周辺のターゲットに向かう到達運動課題と，他の実行者が同じ課題を行う時のカーソルの動きを観察する課題をサルに行わせ，背側運動前野のニューロン活動を記録した。すると，サルが自ら実行する場合と観察する場合でともに活動することが明らかになった。これらのニューロンは実行時も観察時も，到達運動に必要なターゲットが提示された後，運動開始までの遅延期間の間に，持続的な運動開始に先行する活動が見られており，運動の内的リハーサルに関わる活動であると主張されている（Cisekら, 2004）。これは，先に述べたような予測的な活動ともよく似ている。

今のところ，ヒトのミラーシステムにおいて，ミラーニューロンの単一神経活動は実際に記録されていない。ただ，帯状回皮質で痛み刺激に関するミラーニューロン様の活動や（Hutchisonら, 1999），補足運動野や海馬において動作の実行，観察時にともに活動するニューロン（Mukamelら, 2010）が報告されている。

8. ミラーニューロンの今後について

動物実験により明らかにされたミラーニューロンの活動を中心にその役割を検討した。ミラーニューロンシステムは，運動制御のネットワークにあり，身体表象との関わりからその詳細を検討すべきであろう。そうすることが，ヒトでいわれているミラーニューロンの機能とのつながりを明らかにすると考えられる。さらに，脳の複数の皮質領域でミラーニューロン様の活動が記録されており，特に前頭葉内側壁との関連は，重要であると考えられる。情動系と関わる島皮質や大脳内側面の帯状回皮質では，サルであっても何らかの共感に関わるニューロンが記録されると予測される。社会認知に関わるミラーニューロンシステムとメンタライジングのシステムとの相互の連関に関して今後研究を進める必要があると考える。

文　献

1）Battaglia-Mayer, A., Caminiti, R., Lacquaniti, F., et al. : Multiple levels of representation of reaching in the parieto-frontal network. Cereb Cortex, 13 : 1009-1022, 2003.

2）Blakemore, S.J., Bristow, D., Bird, G., et al. : Somatosensory activations during the observation of touch and a case of vision-touch synaesthesia. Brain, 128 : 1571-1583, 2005.

3）Blakemore, S.J., Wolpert, D.M., Frith, C.D. : Central cancellation of self-produced tickle sensation. Nat Neurosci, 1 : 635-640, 1998.

4）Bonini, L., Maranesi, M., Livi, A., et al. : Ventral premotor neurons encoding representations of action during self and others' inaction. Curr Biol, 24 : 1611-1614, 2014.

5）Caggiano, V., Fogassi, L., Rizzolatti, G., et al. : View-based encoding of actions in mirror neurons of area f5 in macaque premotor cortex. Curr Biol, 21 : 144-148, 2011.

6）Caggiano, V., Fogassi, L., Rizzolatti, G., et al. : Mirror neurons differentially encode the peripersonal and extrapersonal space of monkeys. Science, 324 : 403-406, 2009.

7）Casile, A. : Mirror neurons（and beyond）in the macaque brain : an overview of 20 years of research. Neurosci Lett, 540 : 3-14, 2013.

8）Chambon, V., Wenke, D., Fleming, S.M., et al. : An online neural substrate for sense of agency. Cereb Cortex, 23 : 1031-1037, 2013.

9）Cisek, P., Kalaska, J.F. : Neural correlates of mental rehearsal in dorsal premotor cortex. Nature, 431 : 993-996, 2004.

10）Crapse ,T.B., Sommer, M.A. : Corollary discharge

across the animal kingdom. Nat Rev Neurosci, 9 : 587-600, 2008.
11）David, N. : New frontiers in the neuroscience of the sense of agency. Front Hum Neurosci, 6 : 161, 2012.
12）David, N., Newen, A., Vogeley, K. : The "sense of agency" and its underlying cognitive and neural mechanisms. Conscious Cogn, 17 : 523-534, 2008.
13）de Araujo, M.F., Hori, E., Maior, R.S., et al. : Neuronal activity of the anterior cingulate cortex during an observation-based decision making task in monkeys. Behav Brain Res, 230 : 48-61, 2012.
14）di Pellegrino, G., Fadiga, L., Fogassi, L., et al. : Understanding motor events : a neurophysiological study. Exp Brain Res, 91 : 176-180, 1992.
15）Dushanova, J., Donoghue, J. : Neurons in primary motor cortex engaged during action observation. Eur J Neurosci, 31 : 386-398, 2010.
16）Fadiga, L., Fogassi, L., Pavesi, G., et al. : Motor facilitation during action observation : a magnetic stimulation study. J Neurophysiol, 73 : 2608-2611, 1995.
17）Fattori, P., Breveglieri, R., Raos, V., et al. : Vision for action in the macaque medial posterior parietal cortex. J Neurosci, 32 : 3221-3234, 2012.
18）Felician, O., Romaiguere, P. : Your body and mine : a neuropsychological perspective. Neurophysiol Clin, 38 : 183-187, 2008.
19）Ferrari, P.F., Kohler, E., Fogassi, L., et al. : The ability to follow eye gaze and its emergence during development in macaque monkeys. Proc Natl Acad Sci U S A, 97 : 13997-14002, 2000.
20）Fogassi, L., Ferrari, P.F., Gesierich, B., et al. : Parietal lobe : from action organization to intention understanding. Science, 308 : 662-667, 2005.
21）Gallagher, S. : Philosophical conceptions of the self : implications for cognitive science. Trends in Cognitive Sciences, 4 : 14, 2000.
22）Gallese, V., Fadiga, L., Fogassi, L., et al. : Action recognition in the premotor cortex. Brain, 119 : 593-609, 1996.
23）Galletti, C., Battaglini, P.P., Fattori, P. : Parietal neurons encoding spatial locations in craniotopic coordinates. Exp Brain Res, 96 : 221-229, 1993.
24）Galletti, C., Kutz, D.F., Gamberini, M., et al. : Role of the medial parieto-occipital cortex in the control of reaching and grasping movements. Exp Brain Res, 153 : 158-170, 2003.
25）Gerbella, M., Belmalih, A., Borra, E., et al. : Cortical connections of the anterior（F5a）subdivision of the macaque ventral premotor area F5. Brain Struct Funct, 216 : 43-65, 2011.
26）Head, H., Holmes, G. : Sensory Disturbance from Cerebral Lesions. Brain, 34 : 102-254, 1911.
27）Hickok, G., Sinigaglia, C. : Clarifying the role of the mirror system. Neuroscience Letters, 540 : 62-66, 2013.
28）Hutchison, W.D., Davis, K.D., Lozano, A.M., et al. : Pain-related neurons in the human cingulate cortex. Nat Neurosci, 2 : 403-405, 1999.
29）乾　敏郎 :【ミラーニューロン】ヒトのミラーニューロンシステム. BRAIN and NERVE, 66 : 647-653, 2014.
30）Ishida, H., Nakajima, K., Inase, M., et al. : Shared Mapping of Own and Others' Bodies in Visuotactile Bimodal Area of Monkey Parietal Cortex. J Cogn Neurosci, 22 : 83-96, 2010.
31）Jellema, T., Baker, C.I., Wicker, B., et al. : Neural representation for the perception of the intentionality of actions. Brain Cogn, 44 : 280-302, 2000.
32）加藤元一郎, 加藤　隆 :【ミラーニューロン】臨床におけるミラーニューロン　特に心的側面について. BRAIN and NERVE, 66 : 665-672, 2014.
33）Kilner, J.M. : More than one pathway to action understanding. Trends Cogn Sci, 15 : 352-357, 2011.
34）Kohler, E., Keysers, C., Umilta, M.A., et al. : Hearing sounds, understanding actions : action representation in mirror neurons. Science, 297 : 846-848, 2002.
35）Kumashiro, M., Ishibashi, H., Itakura, S., et al. : Bidirectional communication between a Japanese monkey and a human though eye gaze and pointing. Curr Psychol Cogn, 21 : 3-32, 2002.
36）Luppino, G., Murata, A., Govoni, P., et al. : Largely segregated parietofrontal connections linking rostral intraparietal cortex（areas AIP and VIP）and the ventral premotor cortex（areas F5 and

F4）. Exp Brain Res, 128 : 181-187, 1999.
37）Maeda, K., Ishida, H., Nakajima, K., et al. : Functional Properties of Parietal Hand Manipulation-related Neurons and Mirror Neurons Responding to Vision of Own Hand Action. J Cogn Neurosci, 27 : 560-572, 2015.
38）Maranesi, M., Livi, A., Fogassi, L., et al. : Mirror neuron activation prior to action observation in a predictable context. J Neurosci, 34 : 14827-14832, 2014.
39）Miall, R.C. : Connecting mirror neurons and forward models. Neuroreport, 14 : 2135-2137, 2003.
40）Mukamel, R., Ekstrom, A.D., Kaplan, J., et al. : Single-neuron responses in humans during execution and observation of actions. Curr Biol, 20 : 750-756, 2010.
41）Murata, A., Ishida, H. : Representation of bodily self in the multimodal parieto-premotor network. In : Representation and Brain（ed Funahashi, S.）. Springer, 2007, pp.151-176.
42）村田　哲, 前田和孝 :【社会脳-Social Brain】神経科学　ニホンザルの神経生理　社会的行動発現のための感覚運動制御システム. Clinical Neuroscience, 33 : 151-154, 2015.
43）明和政子 : なぜ「まね」をするのか. 河出書房新社, 東京, 2004.
44）Oztop, E., Kawato, M., Arbib, M. : Mirror neurons and imitation : A computationally guided review. Neural Netw, 19 : 254-271, 2006.
45）Oztop, E., Kawato, M., Arbib, M.A. : Mirror neurons : Functions, mechanisms and models. Neuroscience Letters, 540 : 43-55, 2013.
46）Prather, J.F., Peters, S., Nowicki, S., et al. : Precise auditory-vocal mirroring in neurons for learned vocal communication. Nature, 451 : 305-310, 2008.
47）Ramachandran, V.S., Rogers-Ramachandran, D. : Denial of disabilities in anosognosia. Nature, 382 : 501, 1996.
48）Raos, V., Umilta, M.A., Gallese, V., et al. : Functional properties of grasping-related neurons in the dorsal premotor area F2 of the macaque monkey. J Neurophysiol, 92 : 1990-2002, 2004.
49）Rizzolatti, G., Cattaneo, L., Fabbri-Destro, M., et al. : Cortical mechanisms underlying the organization of goal-directed actions and mirror neuron-based action understanding. Physiol Rev, 94 : 655-706, 2014.
50）Rizzolatti, G., Craighero, L. : The mirror-neuron system. Annu Rev Neurosci, 27 : 169-192, 2004.
51）Rizzolatti, G., Sinigaglia, C. : The functional role of the parieto-frontal mirror circuit : interpretations and misinterpretations. Nat Rev Neurosci, 11 : 264-274, 2010.
52）Rochat, M.J., Caruana, F., Jezzini, A., et al. : Responses of mirror neurons in area F5 to hand and tool grasping observation. Exp Brain Res, 204 : 605-616, 2010.
53）Roy, A., Shepherd, S.V., Platt, M.L. : Reversible inactivation of pSTS suppresses social gaze following in the macaque（Macaca mulatta）. Soc Cogn Affect Neurosci, 9 : 209-217, 2014.
54）Schutz-Bosbach, S., Mancini, B., Aglioti, S.M., et al. : Self and other in the human motor system. Curr Biol, 16 : 1830-1834, 2006.
55）Shepherd, S.V., Klein, J.T., Deaner, R.O., et al. : Mirroring of attention by neurons in macaque parietal cortex. Proc Natl Acad Sci U S A, 106 : 9489-9494, 2009.
56）Spunt, R.P., Satpute, A.B., Lieberman, M.D. : Identifying the what, why, and how of an observed action : an fMRI study of mentalizing and mechanizing during action observation. J Cogn Neurosci, 23 : 63-74, 2011.
57）Tkach, D., Reimer, J., Hatsopoulos, N.G. : Congruent activity during action and action observation in motor cortex. J Neurosci, 27 : 13241-13250, 2007.
58）Tsakiris, M., Longo, M.R., Haggard, P. : Having a body versus moving your body : neural signatures of agency and body-ownership. Neuropsychologia, 48 : 2740-2749, 2010.
59）Umilta, M.A., Kohler, E., Gallese, V., et al. : I know what you are doing : a neurophysiological study. Neuron, 31 : 155-165, 2001.
60）Vanderwert, R.E., Fox, N.A., Ferrari, P.F. : The mirror mechanism and mu rhythm in social development. Neuroscience Letters, 540 : 15-20, 2013.
61）Vigneswaran, G., Philipp, R., Lemon, R.N., et al. :

M1 corticospinal mirror neurons and their role in movement suppression during action observation. Curr Biol, 23 : 236-243, 2013.
62）Whiten, A. : Monkeys, apes, imitation and mirror neurons. Cortex, 49 : 2941-2943, 2013.
63）Yamazaki, Y., Yokochi, H., Tanaka, M., et al. : Potential role of monkey inferior parietal neurons coding action semantic equivalences as precursors of parts of speech. Soc Neurosci, 5 : 105-117, 2010.
64）Yoshida, K., Saito, N., Iriki, A., et al. : Representation of others' action by neurons in monkey medial frontal cortex. Curr Biol, 21 : 249-253, 2011.