运动共振可以直通他心吗? 批判性的重估

赵翥¹, 陈巍^{2*}, 汪寅^{3*}, 李岩松⁴

1. 云南师范大学心理学系, 昆明 650500;

2. 绍兴文理学院心理学系, 绍兴 312000;

3. Department of Psychology, Temple University, Philadelphia 19122, USA;

4. 南京大学社会学院心理学系, 江苏省社会与行为科学实验中心, 南京 210023

* 联系人, E-mail: anti-monist@163.com; slzwy@msn.com

2017-03-05 收稿, 2017-06-06 修回, 2017-06-07 接受, 2017-07-25 网络版发表

国家社会科学基金(16CZX015, 14BSH074)、国家自然科学基金(31600929, 81472163)和江苏省高校哲学社会科学重点研究基地重大项目(2015JDXM001)资助

摘要 伴随镜像神经元的发现, 读心问题在认知神经科学时代迎来了复兴. 基于镜像神经元的发现及其功能的系统探索, 运动共振理论试图论证: 观察者脑中表征该动作知觉信息的知觉表征系统和表征该动作的运动表征系统之间无需其他中介就能直接进行信息的交换. 由此, 镜像神经元活动产生的运动共振可以实现对他人动作的识别与理解, 从而实现执行者与观察者动作意图(或情绪体验)之间的直接匹配. 虽然该理论得到了来自无创脑刺激技术、失用症、布洛卡失语症以及自闭症领域内证据的支持, 但随着对运动共振可塑性及其发生学的认识不断深入, 来自联想假说的挑战已经威胁到运动共振的基础假设. 运动共振受到情境、社会与文化因素的影响, 而不是一自动化、直通的读他心方式. 来自实证的挑战与来自理论的困境显示, 运动共振并非理解动作的充要条件, 大脑中可能存在多条通路可以实现读心. 未来, 需要将运动共振放置于延展的镜像神经元系统背景中予以考察, 并借助颅内脑电记录等新技术来确认运动共振理论的核心假设是否成立.

关键词 镜像神经元, 动作理解, 运动共振, 直接匹配, 延展的镜像神经元系统

自从17世纪近代哲学之父笛卡尔将心灵与身体分成两个独立实体以来, 关于人类如何理解他人心灵(other minds)这个问题一直困扰着几代哲学家和科学家. 20世纪70年代末, 两位心理学家Premack和Woodruff^[1]提出了心理理论(theory of mind)的概念, 即对于肉眼无法直接观察到的其他个体的心理状态, 人们会用一套特殊的推理系统来解读. 这一概念框架加速了发展心理学中有关读心(mindreading)的一系列实验工作, 从而将理解他心从“扶手椅”上的哲学迷思转变成了心理学实验室中的科学问题, 并支持了“他心问题”中的理论论(theory theory)立场, 理论论认为, 人们在观察他人行为后会形成一些朴素

的理论, 而这些理论在将来会被用来推测他人的心理状态, 并且理论本身也会根据新获得的经验而不断修改. 例如, 当观察到一个人在运动后喝水, 会形成了“他喝水是因为运动后口渴”这样一个理论来解释看到的喝水行为. 之后当看到另外一个人在吞服药物时喝水, 会进一步修改之前的理论, 形成了“人们在运动后会因为口渴而喝水, 也会使用水来送服药物”这样一个理论用以解释喝水这个行为. 有关理解他心研究中的另一个重要理论叫模拟论(simulation theory), 它质疑了上述泛理论化的读心取向, 认为个体更多地使用了自己的心理状态来理解他人. 换句话说, 当个体观察到他人的某种行为时, 个体主要通过

引用格式: 赵翥, 陈巍, 汪寅, 等. 运动共振可以直通他心吗? 批判性的重估. 科学通报, 2017, 62: 3023–3039

Zhao Z, Chen W, Wang Y, et al. Can we have direct access to other minds by “motor resonance”? A critical reassessment (in Chinese). Chin Sci Bull, 2017, 62: 3023–3039, doi: 10.1360/N972017-00253

过在自己的大脑中模拟了他人的心理活动从而获取他人的心理状态。例如,当看到他人在运动后喝了一瓶水,个体先在脑中模拟自己在运动之后的一些心理状态(如“口渴”和“肌肉酸”)以及决策过程(如“拿水喝”和“坐在椅子上”),最后将“口渴想喝水”的心理意图投射给他人^[2]。

不过值得注意的是,无论是理论论还是模拟论,显然都默认了这样的一个前提:“我们无法直接通达(direct access)他人内心知道什么和想要什么,必须借助外在的言行和周围的环境信息间接地推测出他人的心理状态”^[3];即在看得见的(observable)行为与看不见的心理状态之间存在着一条鸿沟,而理论论和模拟论无非是在争执架设在鸿沟之上的桥梁是“朴素的理论”还是“模拟式的推测”而已。20世纪90年代中期,上述共识因为意大利帕尔马大学的神经科学家Rizzolatti带领的研究团队^[4,5]在豚尾猕猴(*Macaca nemestrina*)的运动皮层中发现的一种特殊的神经元而受到了严肃的挑战。这类神经元不仅在猕猴执行目标导向的动作(goal-directed action)(如伸手抓取一颗花生)时被激活,而且当猕猴静坐在那里观察实验人员做相似动作时也被激活。这类视觉运动神经元(visuomotor neurons)的活动具有跨通道属性,能够将动作的知觉信息投射到自身的运动系统中,后者会通过即时的、自动化的加工,产生一个对相同动作的运动编码,就像镜子可以对直接感知到的意象产生一个精确的拷贝。因此,它们也被称为镜像神经元(mirror neurons)。目前镜像神经元系统(mirror neuron system)被认为参与了人类社会生活的多个方面,包括理解他人的动作和意图、模仿他人的行为、产生与他人感同身受的共情(empathy)等^[6]。一些学者认为,镜像神经元的意义在于提供了一种理解他心的直接通达理论。这种理论的立场完全不同于理论论或模拟论,它否认可见的行为与不可见的心理状态之间存在着鸿沟,否认理解他心需要朴素的理论推论或者模拟自身的感受和决策。相反,它提出个体借助一种由镜像神经元活动产生的运动共振(motor resonance)或直接匹配(direct matching)就可以实现对他人动作的识别与理解^[7-9]。

然而,在镜像神经元系统的研究中,相当多的术语和概念存在模糊与混淆,并在不同文献中有不一致的定义^[10]。这导致近5年来有关镜像神经元系统在理解他心中扮演的角色不断受到质疑。运动共振作

为该领域的一个核心概念,研究者有必要对其内涵进行系统梳理与反思,并就围绕其展开的争论及证据进行批判性的重估,从而为厘清运动共振、镜像神经元与理解他心之间的关系提供启示。本文首先讨论这篇文章中所使用到的两个核心概念:运动共振与动作。

1 何谓运动共振

传统意义上,大脑皮层中负责运动的皮层与负责知觉的皮层是分开的。例如,初级运动皮层(primary motor cortex, M1)、运动前区(premotor cortex, PMC)与辅助运动区(supplementary motor area, SMA)都处在中央沟(central sulcus)的前部,属于大脑的额叶(frontal lobe);而加工视觉信息的区域几乎都分布在中央沟的后侧,如初级视觉加工皮层(primary visual cortex, V1)位于枕叶(occipital lobe)后方,两条负责加工视觉信息中“在哪里”和“是什么”的通道则分别位于顶叶(parietal lobe)和颞叶(temporal lobe)^[11]。但在20世纪下半叶,德国Max Planck心理研究所的Prinz^[12]提出的动作共同编码理论(common coding theory)挑战了这种对脑区功能泾渭分明的划分方式,认为某一动作的知觉表征与执行该动作的表征在大脑中是相同的。同样一个行为(如“拿钥匙开门”),无论个体自己执行或者观察他人执行,大脑都需要通过同一类表征来实施或解码该行为。镜像神经元被发现之后,共同编码有了实证。研究认为,镜像神经元系统之所以在感知动作的过程中激活,正是因为个体是通过自己的运动系统来识别和理解他人动作^[4,7]。这种自身运动系统在观察他人动作中产生激活的现象被称为“运动共振”^[8]。

1.1 共振发生的两种层次

运动共振既可以发生在同一个个体内(intrapersonal),也可以发生在个体间(interpersonal)^[8]。个体内共振指的是当观察一个动作时,观察者脑中表征该动作知觉信息的知觉表征系统和表征该动作的运动表征系统同时产生激活。在这一过程中,知觉系统的激活直接引发了运动系统的激活,而运动系统的激活则意味着个体获得了该知觉信息所对应的动作知识。而动作知识既可以指较为具体和低阶的视觉与运动学特征(kinematics)(例如,当人们观察到拿葡萄干的动作,就理解了这个动作包含伸出手臂,用两

指夹起葡萄干这些细节与过程),也可以指较为抽象和高阶的目标与意图(intention)(例如,拿葡萄干这个动作是以葡萄干为目标的一个抓的动作)。

个体内共振与镜像神经元研究中经常提及的另一个重要概念非常类似,即“直接匹配”(direct matching)假设^[13]。这个假设认为,个体知觉系统中的动作表征与运动系统中的动作表征之间无需其他脑区中介就能直接进行信息的交换^[14]。对比两者的定义可以发现,“直接匹配”与“个体内共振”都发生在同一加工阶段(也就是观察者的知觉系统和运动系统之间),并且两者都强调这两个系统之间无中介的交流。虽然两个概念极为相似,它们对于这一加工阶段所强调的层面却不尽相同:个体内共振指出了知觉系统与运动系统系统之间存在着沟通,直接匹配假设则强调了这种沟通实现的方式。从以上比较不难看出,两者的核心意义是相同的,因此下文将根据具体语境交替使用这两个概念。

个体间共振则是描述当两人处于同一情境中发生互动时,执行者的运动系统与观察者的运动系统都产生激活这一现象。例如,两个人一起吃饭,一个人给另外一个人倒茶,这时倒茶者和被倒茶者脑中负责倒茶这个动作的运动表征会被同时激活。这种共同的激活仅突出观察者使用了与执行者同样的运动表征去解码观察到的行为,但并不暗示知觉系统与运动系统之间的加工过程或内部机制^[8]。在这一区分下,值得注意的是,个体间共振与个体内共振并不是一种互斥的划分:个体间共振可以基于个体内共振而产生(也就是个体内共振一旦成立,个体间共振就必然成立),也可以通过其他方式得以实现(即不通过个体内共振,个体间共振依然可以实现)。例如,你的朋友在电话那头做家务(如倒茶)激活了运动皮层的某个区域;你虽然看不到他的行为,你的那部分运动皮层随后也被激活了(因为他告诉你他在干什么);但是这种个体间运动皮层的共同激活并不是从知觉系统直接传递过来的,而是经过其他认知功能加工(如语言)介导形成的,也就是说在知觉信息传递到运动皮层之前存在其他系统对信息进行中介处理。在这种情况下,个体之间虽然出现了个体间共振,但单独个体脑中并没有出现个体内共振,因为在知觉系统与运动系统之间的信息传递不是直接的。

在此需要特别说明,在下文使用运动共振这一概念时,特指这种既满足个体内共振,也满足个体间

共振的运动共振。因为只有这种共振形式才能满足镜像神经元研究所暗含的自动化^[15]与无中介^[16]两大特征。在这种运动共振之中,个体复用(reuse)自己执行动作时的相关知识直接获得他人动作的相关知识^[17]。换句话说,就是在观察者脑中激活了与执行动作者同样的运动表征^[18],并在这一过程中直接通达了他人的与这个动作有关的内心世界。

1.2 引起运动共振的对象

在运动共振的研究中,实验人员一般使用动作(action)作为外界刺激。动作这个词在日常生活中有着非常广泛的含义,由此引发的讨论也非常的丰富。对于动作定义的相关讨论,以下几点和本主题关系密切。

首先,个体如何界定动作的开始与结束。在日常生活中,一些动作比较容易去界定。例如,关闭闹钟这样一个动作,起始于闹钟开始鸣叫,结束于个体的手按压按键让声音停止。另一些动作则是持续而复杂的,并且其中的每一个环节都嵌入到多个环节之中,并没有明显的知觉信息用以指示整个过程的开始与结束。例如,一个人醒来,在准备穿衣的时候伸了个懒腰,然后又打了几个哈欠,最后把衣服穿好了。当我们想要分离出伸懒腰、穿衣服、打哈欠3个动作时,因为它们相互交织在了一起,能用以区分某一个动作开始和结束的知觉信息是不明确的。在实验的情境中,为了避免这个问题,在使用动作这个定义的时候都指一个短时并且在实验情境下被独立出的动作^[19]。例如,一个提示音或者身体的某个部位从初始位置移开作为动作开始的标志,将某物移到特定位置或者成功地将某个装置打开判定为动作的结束。

Rizzolatti等人^[15,20]对动作及其相关概念使用如下定义。移动(movement)指的是效应器(effector)的位移。例如,对初级运动皮层中手臂所对应的区域使用电刺激(electrical stimulation)或经颅磁刺激(transcranial magnetic stimulation, TMS)所引起的手臂移动。运动(motor act)则是由动作的执行主体发起的一系列的有组织、有目标导向的移动。如一个人伸出手臂抓东西。动作(action)则是一系列连续的运动并且最终实现某种意图。如一个人在伸出手臂,抓住物体,再喂到嘴里。在此文中沿用这一系列的定义和区分。

在镜像神经元系统的研究中,研究人员最关心

的是被试是否理解了他人动作所对应的心理状态。比较以上3个概念,移动的起点并不是由动作执行主体发起的,因此没有对应的心理状态,不应该引起共振。而运动和动作都是由个体发出的,这两者都能引起共振。如一个具有吃葡萄干意图的动作,从伸手抓一颗葡萄干,然后拿起葡萄干,最后放入嘴中整个过程能引发运动共振。其中的每一个运动(伸手、抓、收回手臂)单独出现时也能引发运动共振^[21]。这两者之中,动作有着更高的概括程度和更广泛的应用范围,动作所对应的意图也有比运动所对应的目标有更高的抽象程度。因此,对于引发运动共振的对象统一使用“动作”与“意图”这对概念,并且在接下来的文章中统一使用识别/理解动作来指代获得他人动作的知识这一过程。

1.3 运动共振的测量

目前关于运动共振的研究多种多样,使用的实验范式和记录脑部活动的指标也呈多元化。其中最为经典的研究角度还是通过各种脑成像技术记录观察者的运动皮层、皮质脊髓通道(pyramidal tract)或者肌肉的运动诱发电位(motor evoked potentials, MEP)来进行研究。

目前大量的研究显示,运动皮层广泛参与到了动作的感知过程中。腹侧运动前区(ventral premotor cortex)、顶下叶(inferior parietal lobule, IPL)、额下回尾侧(caudal part of inferior frontal gyrus)在观察动作与执行动作中都产生激活^[22-24],并且这种激活不仅限于观察手和口部的动作^[25]。这类研究很多,在这里仅列举一个具有代表性的例子。研究者首先用经颅磁刺激技术让被试的运动前区的神经元变得比常态兴奋一些,接下来让被试观看实验者抓物体。按照运动共振理论的预测,因为运动前区在正式实验前已经变得比较兴奋,这种预兴奋的状态加上观察时产生的激活,叠加之后的兴奋就能够传递并激活初级运动皮层,结果应该能记录到由初级运动皮层激活所引发的控制手部运动的肌肉产生抽动。实验的结果符合了这一预测,并且引起抽动的就是某几条和抓物体这个动作关系密切的肌肉。进一步研究显示,这种激活还会因被试观看不清实验者抓的动作而减弱^[26]。这种现象很可能与人际互动间发生的“变色龙”效应(the chameleon effect)有关。例如,在两人面对面对话时常常无意识模仿(mimicry)对方的手势

或姿态^[27,28]。通过以上证据,运动共振可以为个体在观察过程中脑区的激活和外显的行为提供简洁统一的解释。

2 运动共振与识别/理解动作的关系

根据运动共振的理论主张,个体是通过自己的运动系统来识别/理解他人的动作,据此可以预测当个体这些区域的激活受到影响时,其理解/识别动作的能力也将受到影响。

2.1 来自无创脑刺激技术的证据

最近的一个研究发现,通过抑制运动前区的激活可以影响识别/理解动作的能力。这个研究首先使用了持续性 θ 节律刺激(continuous theta-burst stimulation, cTBS)技术来处理被试的运动前区,经处理后的运动前区激活程度下降。紧接着让被试进行一个和识别/理解动作相关的任务,这个任务分为两个阶段。在第一阶段首先显示一张代表场景的图片(沙滩、晚餐、办公室等),接着放映一段手部动作(如舔、吸、吹)或嘴部动作(如写、切、抓)的视频。放映完成后将会显示一些物体,被试需要根据之前放映的内容进行选择。例如,出现沙滩的图片然后出现舔的视频,被试在最后的阶段应该选冰激凌;而出现办公物品的图片和舔的视频后被试应该选邮票。实验人员通过被试的选择来判断被试是否识别/理解了刚才放映的动作。研究发现,如果将运动前区中对应手部运动的区域的激活程度降低,将影响被试对手势或手部动作的理解;如果将运动前区中与嘴部动作对应的区域的激活程度降低,将影响对嘴部动作的理解^[29]。这种某一执行区域的激活程度与理解该区域所对应动作的准确性上的高度相关显示出运动共振在识别/理解动作中不可或缺的作用。

在另外一个类似的实验中,研究人员使用经颅磁刺激来降低被试运动共振区域的活性,然后对被试进行罗夏墨迹测试(Rorschach inkblot test)(一种投射测验,被试对于测试内容的解读取决于自身的心理状态),结果发现运动共振区域受到抑制让被试在解读模糊的知觉刺激时更少提到动作^[30]。

以上无创脑刺激的研究直接地支持了运动共振理论所做出的预测。除人为的影响运动共振区域的激活外,脑损伤病例也为研究者提供了丰富的证据。

2.2 来自失用症的证据

失用症(apraxia)是由脑损伤所引起的一种影响个体运动控制或执行能力的病症。患者能够明白动作的要求,也有意愿去完成动作,并且肌肉也能正常收缩。但是患者却无法做出正确的动作。早在镜像神经元发现之前就有研究显示手臂失用症病人在识别/理解手部动作时存在困难^[31]。在镜像神经元发现之后, Pazzaglia等人^[32]让具有失用症的脑损伤病人和没有失用症症状的脑损伤病人观察动作或手势,并判断正误。被试观察被正确执行的动作(弹吉他),用同一动作操作不合适的但语义相关物体(弹长笛),或语义不相关物体(弹扫帚)。结果发现,失用症病人动作判断的准确率低于非失用症病人。并且为避免失用症病人这一组在判断动作时准确率较低是因为这些病人在物体识别时存在障碍,从而导致对动作产生误判,研究者让被试进行了物体识别任务并排除了这一可能。该研究进一步使用脑成像技术绘制了被试的脑损伤区域,发现失用症病人在顶下叶和额下回存在损伤。该结果进一步证实了运动共振所发生的区域与识别/理解动作有着密切的关系。

2.3 来自布洛卡失语症的证据

除了肢体的动作,人类的语言也是一种由口、唇、舌、声带等部位共同配合完成的动作。在人脑的额下回尾侧存在着发声能力的运动中枢,即布洛卡区(Broca's area)。这一区域也对应着在猴子脑中发现镜像神经元的F5区^[6]。神经科学家早就知道布洛卡区受损会影响个体发声的能力,即布洛卡失语症。而根据言语运动知觉理论(motor theory of speech perception),个体在理解言语时其实理解的是与发声相关的动作(vocal tract gestures)^[33],因此可以预测布洛卡区受损的病人在理解语言时也会受到影响。研究发现,布洛卡区受损的病人在理解复杂句子时存在困难。他们对于句子的理解能力与正常人在嘈杂环境中类似,在理解过程中依靠部分的片段去推测句子其余的部分^[34,35]。近期的一项研究显示,运动系统对语言的加工不仅限于听觉,对以视觉刺激呈现的具有运动属性(可以抓或不可以抓)词汇也能根据其运动属性进行区分^[36]。

2.4 来自自闭症的证据

自闭症谱系障碍(autism spectrum disorder)是一

类在社会认知和社会互动多个方面存在缺陷的神经发育疾病,病人常常不能理解他人的行为和情绪,在模仿动作与非言语交流上也存在困难^[37]。Cattaneo等人^[38]让正常被试和自闭症被试分别观察从桌上拿食物放到嘴里吃和拿来放在肩膀旁的盒子里两种动作,正常被试的运动系统在动作的一开始就能够对两种动作进行区分,即在观察拿来吃的条件下嘴部有关的肌肉在伸手出去抓食物的阶段就已经开始准备。而自闭症被试的嘴部肌肉则缺少这一准备。这一结果显示出自闭症被试在识别/理解动作上存在缺陷。实验人员接着使用了同样的两个动作探究自闭症被试在执行动作时的情况,结果发现自闭症被试的嘴部肌肉在自己伸手出去抓的阶段同样没有反应。对比两个实验,自闭症被试在执行和观察中运动系统出现了类似的激活模式,并且都异于常人,这一结果符合了运动共振的理论预测。除此以外,目前还有多方面的证据显示自闭症患者的镜像神经元系统存在异常^[39,40],据此研究者们提出了碎镜理论(broken-mirror theory, BMT)来解释自闭症谱系障碍^[41,42]。

以上提到的这些证据,无论是人为无创脑刺激、脑损伤或是发育异常,都支持了某种执行功能的受损会影响感、知觉相应刺激的能力。运动共振为多种动作的识别/理解提供了一种全新的解释思路,并一致地支持了意大利科学家们最初的主张^[7]。与此同时,这些证据显示出运动共振是识别/理解动作的必要条件。

3 运动共振的特性

以上证据显示出运动共振在识别/理解动作中不可或缺的作用,根据运动共振所蕴含的理论假设,还可以进一步推论出运动共振系统具有以下一些特性。

3.1 运动共振区分动作与非动作

如前所述,引发运动共振的对象是动作,所以当观察到的对象不是动作的时候运动共振就不应该发生^[5],如几何图形的位移^[43]。最近的一个实验中,研究人员用高频经颅磁刺激技术(high-frequency repetitive transcranial stimulation, HF-rTMS)让被试的镜像神经元系统预先激活起来,然后分别观察有意图的动作和运动的物体,结果发现被试在观察动作过程中这种激活增加了,但观察运动的物体对这一激活则没有影响^[44]。这一经典的双分离结果支持了运动共振

能够对动作和非动作产生不同的反应。

3.2 运动共振区分不同的动作

运动共振假设了知觉系统和运动系统之间的“交流”是直接匹配的,因此动作的知觉表征与运动表征之间有着某种直接的对应关系。Gallese等人^[51]发现,这种对应既可以是精确的,也可以是较为松散的。这种精确对应的神经元被称为“严格一致性镜像神经元”(strictly congruent mirror neurons),它们只在观察到的动作和自己执行的动作一模一样时被激活(例如,这些神经元当被试用食指和拇指去抓物体时激活,也只会观察到使用食指和拇指去抓物体时产生激活)。

另外,那些对应关系比较松散的被称为“宽泛一致性镜像神经元”(broadly congruent mirror neurons),这些镜像神经元在执行某一动作时激活,但却能在观察多种类似的动作中产生激活(例如,看到实验人员用两个指头精确地去抓和使用整只手去抓时都产生激活)。甚至还有一部分镜像神经元,无论动作过程如何,只要是实现同一意图的动作都能诱发其反应(例如,用手抓和用嘴抓住同一物体都能引起它们激活)。总而言之,只要是一类动作,就能引起特定镜像神经元的激活^[7],即产生同样的运动共振。

3.3 运动共振区分可能与不可能的动作

根据运动共振的主张,识别/理解动作主要是通过自身的运动系统来得以实现,因此当观察到一些高难度或不可能的动作时,镜像神经系统就不应该被激活,因为这些动作个体自身没有合适的表征去模拟和共振^[20,45]。在一个实验中,研究人员使用了3类被试:人类、猴子与宠物犬。在实验的第一阶段使用人、猴、犬的咬(biting)的动作作为实验材料。虽然从视觉刺激上这3个画面明显不一样,但却引发了类似的镜像神经系统的激活。而第二组实验材料是一些交流性的动作,人类的唇语(speech reading)、猴子的咂嘴(lip-smacking)与犬吠(barking)。视觉皮层和颞上沟(superior temporal sulcus, STS)区域对三者都产生了反应。但是镜像神经元系统只对人类动作范围(repertoire)的唇语反应最强烈,对咂嘴反应微弱,对于犬吠则不反应^[46]。

以上这类证据进一步显示出运动共振不仅对于识别/理解动作至关重要,并且运动共振能够对动作

在多个维度上进行区分。丰富的证据为运动共振提供了强有力的支持,暗示了运动共振是识别/理解他人动作的充分必要条件。

3.4 运动共振的可塑性

人类的日常生活中经常需要学习新的动作。如果运动共振仅像之前提到的,在脑中并没有合适的动作表征去模拟就不发生,并且特定的运动共振只与特定的动作产生对应,那运动共振理论就很难解释人类在逐渐成长的过程中,需要不断学习和理解新动作,并且对他人动作的解释日趋准确和完善这一事实。

2005年,Ferrari等人^[47]的研究为解释这一难题提供了可能的方向,并进一步完善了运动共振理论。在实验的一开始,猴子的镜像神经元系统对实验者用手拿起葡萄有反应,但对用夹子夹起葡萄几乎不反应。实验者当时认为这是因为猴子不会使用工具,镜像神经元系统不能对使用工具起反应。当重复看到实验者使用工具后,在实验进行到后期时,有20%的神经元开始激活。这一现象显示出运动共振具有可塑性。

另外的研究也得到了类似的结果。Heyes团队^[48]的研究人员在实验的开始阶段记录到,被试观看钳子张开/闭合引起的共振效应明显少于观看手的张开/握拢。在之后的实验中,让被试在正式实验开始前先进行训练一段时间:例如,当看到机器钳子打开时,他们就张开自己的手;当看到机器钳子闭合时,他们就握拢自己的手,如此反复。在经过训练后,钳子运动所诱发的共振效应和手部诱发的效应一样强烈。这个结果表明,运动共振具有很强的可塑性,同时也解释了之前文献中为何有时非生物体(如机械臂)发出的动作能产生运动共振^[49,50],有时却不能^[51]。这可能是由于不同实验的被试对机械臂熟悉程度的差异造成的。

经验不仅有助于识别/理解动作,之后的研究发现动作与运动共振之间的对应关系也是可塑的^[52]。研究人员训练猴子使用钳子夹起物体,在实验中有两种钳子,一种钳子需要猴子握住用力挤压去夹取食物,另一种钳子需要猴子握住向外掰开去抓取食物。在一段时间的训练后,无论观察他人使用哪一种钳子,记录到的运动共振激活模式都是非常类似的。但这两种情况下,动作明显是不同的,只有意图是相

同的^[53]。因此,运动共振的可塑性为准确理解动作背后的意图提供了可能。

以上这些运动共振的可塑性都是在实验室条件下通过人为短期干预的结果,在一些更具有生态学效度的研究中,研究人员发现个体对于动作的熟悉程度和过去的相关经验能够影响运动共振的程度^[54~56]。例如,有舞蹈经验的被试在观察舞蹈的过程中共振更剧烈^[57]。被试对于某些动作更为丰富的知识体现在了对这些动作共振的程度上,进一步支持了运动共振具有可塑性的主张。

4 运动共振的先天与后天之争

虽然运动共振的可塑性解释了很多日常现象,但是最近的一些研究出乎意料地表明运动共振能发生在观察非动作的场景中,这就与运动共振的主张产生了不可调和的矛盾(第1.2节指出运动共振的对象应该是动作或运动)。其中一个实验同样来自Heyes^[58]的团队。该研究让被试在开始的学习阶段将某种手部动作和某种几何图形作为观察对象配对出现,在之后单独观察几何图形的过程中,镜像神经元系统出现了激活。这些在学习之前对手部动作反应的神经元,现在对非动作刺激也产生了反应。另一个研究也使用类似的思路,发现不仅几何图形能引发镜像神经元系统的激活,之前作为配对刺激的某种颜色,之后单独呈现同样能引起镜像神经元系统的激活^[59]。在以上提到的这两个实验中,引起运动共振的对象和动作本身并没有关系。如何通过自己的运动系统来理解几何图形或者颜色呢?这样的刺激对象既没有办法通过动作表征模拟,更没有意图,这些证据直接质疑了运动共振最为根基的部分。

这类研究最后汇聚成镜像神经元系统研究中不容忽视的一方,并催生出有关镜像神经元系统功能来源的两种对立假说:一种是基因假说(genetic hypothesis),这种理论认为遗传进化在镜像神经元系统的发展过程中起着特殊和决定的作用,大自然选择了运动共振是因为这种机制能更好地促进个体之间的理解和交流,最终促进物种的群体生活和繁衍;基于感觉和/或运动经验的学习仅起到促进的作用。另一种是联想假说(associative hypothesis),这种理论认为遗传、进化仅起到非特异性的背景作用,镜像神经元系统的特征匹配是依靠感觉运动学习而形成的^[60,61]。值得注意的是这两方所争论的焦点并非在

运动共振是否具有可塑性上。联想假说支持者提供的很多证据并不影响运动共振的支持者们主张镜像神经元系统是进化选择出来的特异性的系统。例如,边缘系统中的杏仁核在恐惧情绪的加工中是一个特异性的系统,同时也可以受到经验的影响^[62]。他们之间的争论是运动共振的起源问题,即镜像神经元系统是否是一个专门用以识别/理解动作的系统^[63]。

基因假说的支持者从两方面回应了联想假说。一类证据来自表情识别领域。早在镜像神经元发现以前,人们就认识到外显的表情和内在的情绪、感受存在着双向的联系^[64]。不仅出现某种情绪之后会产生相应的表情,通过自主的模仿表情也能产生对应的情绪感受^[65]。一些证据还显示病人因脑损伤失去了体验某种情绪的能力后,这些病人接下来在识别这种情绪时也将出现困难^[61]。虽然在镜像神经元被发现之前,人们对这些现象的内在发生机制并不清楚,但情绪与表情之间存在密切关系这一主张已经积累了很多种类的证据。

在镜像神经元被发现之后,研究者从运动共振的角度提出一个具身模拟(embodied simulation)或感觉运动模拟(sensorimotor simulation)的理论。这个理论认为,个体通过运动表征模拟他人的表情从而理解他人的情绪,即个体在加工他人的面部动作时是在阈限下重现了这些感觉运动的神经活动^[66]。因为理解他人表情和自己做表情使用了共同的神经机制,这一主张很好地解释了为何表情与其对应情绪具有双向联系。

在婴儿身上也观察到了通过这种机制理解面部动作的雏形^[67]。例如,Meltzoff和Moore^[68]给出生12~21 d的婴儿呈现吐舌(tongue protrusion)、张嘴与撅嘴(lip protrusion) 3种面部动作。他们发现婴儿在看到这些动作中的某一个后有更大的可能做出同样的动作。而另一项研究则表明,婴儿出生后仅36 h就拥有了模仿基本表情(如高兴、悲伤、惊讶等)的能力^[69]。因为婴儿在接受实验的时候还没有关于自己面部表情、动作的知觉经验,即他们只能看到别人的表情而看不到自己的表情^[70]。他们只能通过出生时就已经存在的机制来匹配所观察到的动作和自己执行的动作。Ferrari等人^[71,72]认为,镜像神经元系统就是其中的匹配机制,并且这些研究支持了运动共振是先天存在的。

用以回应联想学习的另一类证据来自一种新的

实验设计思路. 有研究者将经验对运动共振产生的影响在时间分辨率上进一步划分为不同阶段. 结果发现, 运动共振可以被分为初期(刺激出现250 ms以内)和后期两个阶段. 经验对镜像神经元系统激活的影响不能发生在初期阶段, 因此那些无法通过运动共振得以解释的激活可能是其他机制在后期对镜像神经元系统激活调控的结果^[73,74]. 因为在加工初期不受影响, 这类证据显示经验对运动共振的影响并不是任意、没有限制的, 支持了运动共振理论在识别/理解动作中所具有的自动化特性.

5 运动共振的中介依赖

经验除了在纵向维度存在于个人经历当中, 还横向分布于社会认知中的多个维度中. 目前大量的证据显示情境、社会与文化等中的多个因素能够对运动共振产生影响, 进一步支持了其他脑区对运动共振具有调控作用这一猜想. 虽然调控机制不一定影响运动共振中自动化的成分, 但是有可能危害到运动共振的直接性^[75]. 限于之前主要采用的脑成像研究技术, 研究者无法在记录脑部活动的时候同时获得良好的时间分辨率和空间分辨率, 目前并没有直接证据显示这一潜在调控因素如何作用于知觉系统和运动系统. 这里存在3种可能性: 从加工的时间维度上考虑, 这些潜在的调控因素如果发生在知觉过程早期, 无需注意的加工, 并且知觉系统的输出依然是较为初级的表征^[18], 那这种调控实际是一种动作识别的过程, 并不影响动作的知觉表征与运动表征通过直接匹配交流. 如果这些调控发生在运动共振出现之后^[73,74], 这些证据依然不危害运动共振的核心主张, 它们仅强调了运动共振与其他认知功能有着密切的联系. 但从加工的通道维度上考虑, 如果这种调控发生在知觉系统和运动系统之间, 这代表了知觉系统与运动系统之间存在着中介的处理过程^[76], 这将与运动共振的主张相矛盾. 无论如何, 调控机制的引入意味着承认运动共振中存在自上而下的加工, 这将迫使支持者们不得不进一步修改并完善运动共振理论.

5.1 情境、社会与文化对运动共振的影响

社会与文化塑造人类心理的多个方面, 目前有研究显示动作与社会、文化相连的一些抽象维度(如该动作是否道德)能够影响运动共振的程度^[77]. 例如,

在观察动作前启动(priming)被试的两种自我构念(self-construal)之一——来自个人主义社会的独立我(independent-self)或来自集体主义的相依我(interdependent-self)——能够影响之后运动共振发生的程度^[78]. 该研究团队之后利用同样的范式进一步探索了个体近期的人际互动经验^[79]和个体的权利感(power)对运动共振的影响^[80], 均得到了一致的结论. 多种社会与文化维度的因素能够影响运动共振发生的程度. 这里需要注意, 运动共振在这些条件下的快速改变与可塑性并不一样. 3.4部分中经验所造成的影响是持续的, 并且需要一定的学习过程. 近期经验(启动)在这里产生的影响是一种快速灵活的变换. 这种灵活的变换并不需要单独的学习, 更像是一个开关, 当遇到一种启动之后, 就在之后产生与之对应的反应. 这种“开关”暗示了之前运动共振在回应联想学习中所提到的, 其他系统对镜像神经元系统的调控^[73,74].

当进一步结合动作发生的情境来考虑识别/理解动作时, 具有这种调控机制就显得非常合理. 例如, 眼神接触(eye contact)是一种重要的社会信号; 一个人与你是否有眼神接触往往暗示着对方是否愿意与你交流. 一系列的研究表明, 眼神接触能极大地增强运动共振, 从而帮助双方在接下来的交流过程中更好地对各自的动作进行识别和理解^[81-83]. 再比如说, 不同的场景下交流的双方会做出不同事宜的动作: 当别人伸出手时, 你也会做出同样的动作来完成握手; 但是当别人递给你一个苹果, 你此时应该伸手接住这个苹果或者摇摇手拒绝这个苹果, 而不是做出同样的递苹果的动作. 目前有研究发现, 动作是否是社会性的(需要准备回应)的确会影响到运动共振的发生^[84]. 最后, 运动共振虽然能够解释变色龙效应发生的情况(1.3部分), 但个体并没有时时刻刻自动化地模仿我们看到的动作. 例如, 当老板在公司例会上双手叉腰训话时, 我们不会无意识地也把手叉在腰上. 这也许是因为运动共振的外显表现在很多时候是受到其他脑区抑制的, 其中内侧前额皮层(medial prefrontal cortex, mPFC)起了重要的调控作用^[27,85]. 前额叶受损的患者就常常出现不受控制, 不合时宜的模仿行为^[86].

综上所述, 运动共振可以受到动作所嵌入情境的影响^[87]. 来自解剖学的证据也支持了这种主张, 运动共振可能同时参与到了两条通路之中. 镜像神

经元系统既通过颞叶-顶叶-额叶通路使用知觉驱动的方式识别他人动作^[88]。也许可以通过间接的额叶-运动前区的路径基于情境预测动作^[89-92]。因此,运动共振中除了自下而上的加工,同时还存在自上而下的加工。

5.2 自下而上还是自上而下: 运动共振理论的困境

虽然运动共振的理论表面上接受我们在识别/理解动作时同时存在自上而下和自下而上的加工。例如, Gallese等人^[5]在一个经典的镜像神经元研究中根据实验中记录到的不同激活模式,区分了两类镜像神经元(详见3.2部分):“严格一致镜像神经元”和“宽泛一致镜像神经元”。从以上区分不难看出,引起镜像神经元系统激活的既可以是动作中较为具体和低阶的视觉与运动学信息,如动作的过程和细节;也可以是动作中较为抽象和高阶的心理活动的信息,如目标和意图。之后对于镜像神经元系统的研究基本继承了这一思路,其中的一些研究显示运动共振对动作的低阶信息敏感^[2,93]。也有一部分研究突出运动共振对高阶信息敏感^[53,94]。这种分类将会导致两方面的问题。

一方面是运动共振理论可以从自下而上加工的角度解释对动作低阶信息敏感的镜像神经元,对高阶信息敏感的镜像神经元如何工作却非常模糊。如果这些神经元对于动作的过程和细节不敏感,那这些神经元如何识别/理解动作的目标和意图呢?例如,最近的研究进一步表明,运动共振可以对非常抽象的动作意图产生反应,因为在没有外显动作的情况下研究人员也记录到了运动共振。在实验中,猴子执行一个动作或者观看实验人员做一个同样的动作。在实验中有两种提示音,分别代表猴子(或实验人员)将要去抓物体或不去抓物体。在去抓物体的条件下就如同其他类似实验,被试将观察到一个动作;但在被禁止去抓物体的条件下,无论是自己执行该命令还是观看实验人员执行该命令,在实验中都没有任何外显动作,仅是盯着目标物体。在被禁止去抓的条件下,一部分镜像神经元系统在猴子观察实验者不去做抓物体的情况下也激活了^[95]。这种激活所对应的不是外显的动作,研究人员将这一结果理解为:引起共振的不仅是他人要去做什么的意图,还有不去做什么的意图。但是研究者并无法单纯依靠运动表征说明“不去执行某一动作”和“没有动作”之间的

区别。

这种划分导致的另一方面问题是:在经典镜像神经元系统中,无论是腹侧运动前区、顶下叶或额下回尾侧,它们在某次观察中如何决定是对动作中较为高阶的层面反应,或是对动作较为低阶的层面反应。尤其是在高阶信息与低阶信息之间存在因果联系的情况下,理论上并不允许镜像神经元系统同时表征动作中较高阶和较低阶的信息^[96]。例如, Fogassi等人^[97]让猴子观察两类相似的动作(将食物拿到嘴边),一类动作是拿来吃,另外一类是拿来放在嘴边的盒子中。研究人员发现,镜像神经元系统能够依据动作的过程就对这两类动作的意图做出区分。并认为虽然两类动作非常相似,但是根据其意图不同在被试脑中启动了不同的动作链(motor chain)。基于运动共振最初的理论主张,个体是通过在自己的运动系统内模拟观察到的动作从而识别/理解动作^[98],因此识别/理解他人动作应该是自下而上的,对于动作的识别是先于动作意图的理解^[8]。然而在这里研究人员似乎在暗示猴子在动作的一开始就已经理解了动作的意图,否则猴子如何能够在理解动作的意图之前在一系列相似的动作链中选择该启动哪条动作链^[99]。

以上提到的两方面问题均可以借助引入其他脑区对镜像神经元系统具有调控作用得以解决。为了更好地理解运动共振在识别/理解动作中发挥的作用,需要研究者将关注点从额叶-顶叶回路(frontal-parietal circuit)所代表的经典镜像神经元系统中暂时的移开,在一个更为广阔的复杂系统下考虑大脑如何实现识别/理解动作这一功能^[100]。

6 运动共振与延展的镜像神经元系统

与这一思路相呼应,在整合该领域相关研究的基础上,必须要为反思上述争论提供一个“延展的镜像神经元系统”(extended mirror neuron system)假说(图1)。该假说认为,如果研究者想弄清楚镜像神经元系统所参与的认知能力,也要考虑到前扣带沟(anterior cingulate gyrus)、内侧前额皮层、颞上沟、躯体感觉皮层(somatosensory cortex)、颞中回(middle temporal gyrus)、脑岛(insula)、基底神经节(basal ganglia, BG)等区域^[101,102]。

这些区域在运动共振的整个过程中发挥着怎样的作用,它们如何组成一个完整的识别/理解动作的

图1 (a) 炭灰色区域为经典的额叶-顶叶回路; (b) 延展的镜像神经元系统. 图中各个脑区之间的线条代表这两个脑区之间存在双向的信息通路. 三束线条表示已经基本得到确认的通路, 双束线条表示基于过去的解剖学研究推测可能存在的通路

Figure1 (a) The classical frontal-parietal circuit of mirror neuron system (in charcoal); (b) the right panel displays the extended mirror neuron system. Those lines connect each brain regions display reciprocal neural pathways between them. The triple black lines are verified by current mirror neuron system researchs. The parallel black lines indicate the presumable pathways based on past anatomy researchs

系统, 这应该是未来的研究重点之一. 例如, 额上沟对于分析人类走动或生物体运动相关的刺激至关重要^[103]; 虽然这个区域自身并没有运动属性, 但它却是镜像神经元最为重要的知觉输入脑区 (sensory input)^[7]. 内侧前额皮层不仅参与了归因他人的心理状态, 也在观察自己的心理状态中产生了激活^[104]. 同时, 内侧前额皮层和额上沟还属于心智化 (mentalizing) 系统, 将这这两个区域纳入延展的镜像神经元系统意味着在识别/理解动作过程中有时需要使用到推理的能力. Brass等人^[105]制作了三段视频分别呈现给被试观看. 行动者在双手都拿满物品的情况下用自己的膝盖来开照明开关 (易于解释); 行动者双手仅拿着一个小且轻的物品的情况下用膝盖来开照明开关 (有点反常); 以及行动者双手没有拿任何东西的情况下用膝盖来开照明开关 (非常不合理). 被试的内侧前额皮层和额上沟在观察3种条件下出现了不同的激活程度, 但是经典镜像神经元系统中的额下回尾侧在这3种情况下激活并没有显著区别. 这一结果显示, 心智化系统和经典镜像神经元系统共同参与了识别/理解动作.

然而这一结果并没有办法回答心智化系统与经典镜像神经元系统各自在识别/理解动作中扮演着什么样的角色以及这两个系统之间的关系. 一项涵盖超过200个脑成像研究的元分析显示, 运动共振所属的经典的镜像神经元系统和心智化系统都参与了理解他人之中, 但是经典镜像神经元系统并没有参与心智化系统的加工过程, 心智化系统也没有参与经典镜

像元神经系统的加工中. 它们各自加工感、知觉系统中的一部分信息, 在功能上是相对独立的^[106].

在延展的镜像神经元系统中存在心智化系统的部分脑区似乎让人感觉困惑, 运动共振在多大程度上是识别/理解动作的必要条件呢? 文章的第2部分提到很多证据显示当运动共振受到影响时, 对动作识别/理解的能力也下降了, 并且这种执行某类动作与感知该类动作的对应关系体现在了多种脑损伤病例中. 但是一些证据显示失用症病人仍然可以理解动作^[107,108]. 在解剖学上, 人类的布洛卡区对应猕猴脑中发现镜像神经元的区域; 但在记录人类布洛卡区活动的实验中, 有的实验记录到了布洛卡区在观察动作时激活, 有的实验则记录到了布洛卡区在执行动作时激活, 同时记录到布洛卡区在观察和执行同一动作过程中都激活的实验并不多^[109]. 早在镜像神经元发现之前, 言语的运动知觉理论已经遭受众多批评^[110~112]. 虽然在镜像神经元被发现以后, 通过实证检验该理论的热情又高涨起来, 但新的证据并不能让过去那些对言语的运动知觉理论不利的证据消失^[109].

当前, 被运动共振支持者用以辩护运动共振是先天的重要证据——从模拟表情到理解情绪——也受到了质疑. 情绪与镜像神经元系统激活之间的关系目前尚不清楚^[113,114]. 例如, 莫比尔斯综合征 (Möbius syndrome) 患者无法虽然做出面部表情, 但他们在表情识别上并非一定存在缺陷. 一些莫比尔斯综合征患者能够很好地识别表情^[115]. 虽然一些实验显示他

们识别表情的能力弱于正常被试,但他们在实验中依旧识别出了一定比例的表情。这表明即使他们完全无法依靠模拟来获得面部动作的信息,他们还是可以通过其他的渠道来识别表情^[116]。这些研究为运动共振理论泛化到情绪感受领域拉响了警钟。有研究者尖锐地指出,目前并没有直接证据显示镜像神经元系统参与了个体在观察他人情绪表达中产生的情绪反应。现有的实验证据也不足以支持运动共振可以自下而上地模拟他人的感受^[117]。

7 运动共振理论的未来

自20世纪90年代受到广泛关注以来,镜像神经元引发了认知神经科学有关读心研究的热潮。回顾这些研究,研究者有理由相信镜像神经元启动的运动共振在理解/识别他人动作中扮演着重要角色,但是这种作用远没有最初的研究人员所认为的那么巨大。汇总目前的不利证据,可以将该领域亟需解决的核心问题从四方面加以呈现。

首先,运动共振理论的内部矛盾可能是由于动作与意图之间关系的不明确造成的。从理论上讲,Catmur^[118]认为,如果运动共振现象表明观察者运动程序的活动与动作执行者运动程序的活动的一致性是直接理解他人意图的充要条件,则必须满足如下4个前提:(i)看到一个动作仅激活观察者的一个相匹配的运动程序;(ii)这种运动程序必须与观察者自身意图之间形成一对一的映射;(iii)这种从运动程序到意图的映射在观察者和动作执行者身上必须是相同的;(iv)在激活运动程序时,相关的意图必须在脱离更高水平推理加工参与的情况下自动化地激活。在这些条件背后隐含了如下推论:(i)如果在观察者身上多于一个运动程序(或者非匹配的运动程序)被激活,那么他就把多重意图(或“错误”意图)归因给了动作执行者;(ii)和(iii)如果观察者的运动程序所对应的意图与动作执行者的运动程序所对应的意图并非相同的,且“错误”意图可以被归因;最后,无需满足条件(iv),那么镜像反应或许有助于意图理解,但却不可能等同于意图理解(除非运动程序的激活构成了意图理解,但这种主张意味着相关联的循环论证)。Catmur^[118]认为现在的研究,最多满足了条件(ii)和(iii)。第(iv)点随着颅内脑电记录(intracranial electroencephalography, iEEG)技术的出现^[118,119],也许很快就能得到答案。颅内脑电记录相

比之前的其他脑成像手段的优点在于精确的时间分辨率和更好的空间分辨率,这样就有可能让研究者直接观察到在运动系统与知觉系统之间是否有其他推理性的认知机制参与其中。

其次,镜像神经元支持者主张运动共振是直接通过模拟来识别/理解动作的^[115],并不需要其他认知机制参与^[16]。目前看来,这些主张把问题想的过于简单了。虽然有证据表明运动共振是识别/理解他人动作的必要条件(例如,镜像神经元系统功能异常会导致社会认知的多个方面受损)^[29,120],但是直接证据较少;并且脑损伤研究中同时存在支持和反对运动共振理论主张的病例^[41,121~123]。面对多方面质疑,运动共振可能不是识别/理解动作的必要条件。“延展的镜像神经元系统”这一概念的提出将运动共振镶嵌在了一个巨大、动态且复杂的系统当中,整个识别/理解他人动作所涉及的加工区域远超经典镜像神经元系统的额叶-顶叶回路。在识别/理解他人动作的过程中,的确有其他机制参与了进来,其中既有较为低级的联想学习,也有高级的元表征能力(meta-representational capabilities)。为了更好地表征个体如何理解他人的动作,应该建立一个多层次的模型来探究这一问题^[124]。

再次,运动共振中的先天与后天之争将持续下去。为解决该争论,基因假说和联想假说还需各自提供更多更强健(robust)的证据。刚出生的人类和其他灵长类是否具有模仿表情的能力成为了其中一个焦点争论。联想学习从两方面质疑了基因假说提供的证据。在研究婴儿具有模仿面部表情的研究中,仅有一部分成功重现了之前的研究结果。并且,在成功记录到婴儿具有模仿他人面部表情的研究中,大部分记录到的是当他人吐舌时婴儿也吐舌^[125]。不过,吐舌在新生个体身上很有可能是一种反射,而不是模仿^[126]。最近一个大规模纵向研究比较了婴儿在面对多种社会性刺激和非社会性刺激时所做出的反应,得到了阴性结果^[127],再次质疑了运动共振的先天存在^[128]。基因假说的支持者则认为,在那些无法验证婴儿具有模仿行为的研究中存在着实验设计和方法上的缺陷。具体来说,这些实验中研究人员为了避免不自主地模仿或者知觉-运动共振(perceptual-motor resonance),他们让婴儿含着奶嘴观察动作,这极大地限制了婴儿在观察中同步做出模仿的能力。另外,那些没能找到阳性结果的实验往往样本都较小(6~16

名被试不等,平均12人),样本量小让结果在统计上达到显著非常困难.模仿的倾向在本质上是一个既有文化差异也有个人差异的变量.日本和美国家庭在孩子养育方式上的不一致可能会在孩子模仿行为的出现频率上有所体现,个体之间的模仿倾向也是不一致的^[129].双方各执一词,都没有退让的迹象.虽然联想学习目前占据上风,但的确存在不支持联想学习的证据^[130].并且即使联想学习是正确的,也有诸多问题有待解决.例如,不同类型的经验是否都能产生相同的影响?这种影响能在多短时间内发生^[131]?在个体发展过程中运动共振是否存在“发展关键期”^[132]?在联想学习的理论框架下,依然存在着多种相互竞争的主张^[61,133,134].

最后,探索运动共振的可塑性能为整个领域带来新的思路.例如,联想学习机制能够化解镜像神经元系统同时对动作中较为低级和较为高级的信息起反应这一理论内部的矛盾^[61].但同时,联想学习可能会使运动共振对非动作产生反应^[58,59],很长一段时间内这将成为笼罩在他心直接通达理论上方的一

朵乌云.因为由几何图形和色彩引起的激活并不能通过运动系统的模拟得以解释,基于同样的逻辑,这些激活如果由动作引发也并不一定代表被试在模拟动作.面对联想学习研究者的有力回应,研究者不得不回到了这个领域最初的问题上发问:运动共振代表着什么.通过梳理不利的证据,研究者不难发现批评集中在运动共振代表了个体通过模拟动作从而识别/理解动作这一主张上.例如,同样的运动共振可以由不同的动作引起^[53]清晰地显示了镜像神经元系统的激活可能反映的是动作意图而不是动作的过程.但是如果仅主张运动共振反映了对动作意图的识别/理解,没有进一步主张这种识别/理解是通过模拟或运动共振实现的,那么该理论试图从认知神经科学上提供“直通”他心的路径就会出现逻辑链条上的严重缺陷.当然,这并不意味着我们重新退回到他心“黑箱”时代.毕竟,如同伟大的物理学家Max Planck在一次演讲中的评论:“一种活跃繁茂的理论不回避对它的破例,而是要研究它们,因为对进一步发展的刺激,从来都是来自矛盾而不是来自确证.”

参考文献

- 1 Premack D, Woodruff G. Does the chimpanzee have a theory of mind? *Behav Brain Sci*, 1978, 1: 515–526
- 2 Goldman A I. *Simulating Minds: The Philosophy, Psychology, and Neuroscience of Mindreading*. New York: Oxford University Press, 2006
- 3 Apperly I. *Mindreaders: The Cognitive Basis of “Theory of Mind”*. New York: Psychology Press, 2012
- 4 Rizzolatti G, Fadiga L, Matelli M, et al. Localization of grasp representations in humans by PET: 1. Observation versus execution. *Exp Brain Res*, 1996, 111: 246–252
- 5 Gallese V, Fadiga L, Fogassi L, et al. Action recognition in the premotor cortex. *Brain*, 1996, 119: 593–609
- 6 Iacoboni M. *Mirroring People: The New Science of How We Connect with Others*. New York: Picador, 2009
- 7 Rizzolatti G, Craighero L. The mirror-neuron system. *Annu Rev Neurosci*, 2004, 27: 169–192
- 8 Uithol S, van Rooij I, Bekkering H, et al. Understanding motor resonance. *Soc Neurosci*, 2011, 6: 388–397
- 9 Iacoboni M, Molnar-Szakacs I, Gallese V, et al. Grasping the intentions of others with one’s own mirror neuron system. *PLoS Biol*, 2005, 3: e79
- 10 Hickok G. Eight problems for the mirror neuron theory of action understanding in monkeys and humans. *J Cogn Neurosci*, 2009, 21: 1229–1243
- 11 Gazzaniga M S, Ivry R B, Mangun G R. *The Cognitive Neurosciences: The Biology of The Mind*. New York: W. W. Norton & Company, 2013
- 12 Prinz W. A common coding approach to perception and action. In: Neumann O, Prinz W, eds. *Relationships Between Perception and Action: Current Approaches*. Heidelberg: Springer, 1990. 167–201
- 13 Iacoboni M, Woods R P, Brass M, et al. Cortical mechanisms of human imitation. *Science*, 1999, 286: 2526–2528
- 14 Rizzolatti G, Fogassi L, Gallese V. Neurophysiological mechanisms underlying the understanding and imitation of action. *Nat Rev Neurosci*, 2001, 2: 661–670
- 15 Rizzolatti G, Fogassi L. The mirror mechanism: Recent findings and perspectives. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*, 2014, 369: 53–74
- 16 Goldman A, de Vignemont F. Is social cognition embodied? *Trends Cogn Sci*, 2009, 13: 154–159
- 17 Gallese V. Neuroscience and phenomenology. *Phenomenol Mind*, 2011, 1: 33–48
- 18 Catmur C. Understanding intentions from actions: Direct perception, inference, and the roles of mirror and mentalizing systems. *Conscious Cogn*, 2015, 36: 426–433

- 19 Prinz W, Beisert M, Herwig A. Action Science: Foundations of an Emerging Discipline. Cambridge: MIT Press, 2013
- 20 Rizzolatti G, Sinigaglia C. The functional role of the parieto-frontal mirror circuit: Interpretations and misinterpretations. *Nat Rev Neurosci*, 2010, 11: 264–274
- 21 Umiltà M A, Kohler E, Gallese V, et al. I know what you are doing: A neurophysiological study. *Neuron*, 2001, 31: 155–165
- 22 Caspers S, Zilles K, Laird A R, et al. A meta-analysis of action observation and imitation in the human brain. *NeuroImage*, 2010, 50: 1148–1167
- 23 Grosbras M H, Beaton S, Eickhoff S B. Brain regions involved in human movement perception: A quantitative voxel-based meta-analysis. *Hum Brain Mapp*, 2012, 33: 431–454
- 24 Molenberghs P, Cunnington R, Mattingley J B. Brain regions with mirror properties: A meta-analysis of 125 human fMRI studies. *Neurosci Biobehav Rev*, 2012, 36: 341–349
- 25 Dalla Volta R, Fasano F, Cerasa A, et al. Walking indoors, walking outdoors: An fMRI study. *Front Psychol*, 2015, 6: 1502
- 26 Fadiga L, Fogassi L, Pavesi G, et al. Motor facilitation during action observation: A magnetic stimulation study. *J Neurophysiol*, 1995, 73: 2608–2611
- 27 Wang Y, Hamilton A F. Social top-down response modulation (storm): A model of the control of mimicry in social interaction. *Front Hum Neurosci*, 2012, 6: 153
- 28 Wang Y, Zang Y Y, Chen W. From “chameleon effect” to “mirror neurons” and to “Echopraxia”: Human mimicry comes from social interaction (in Chinese). *Adv Psychol Sci*, 2011, 19: 916–924 [汪寅, 臧寅垠, 陈巍. 从“变色龙效应”到“镜像神经元”再到“模仿过多症”——作为社会交流产物的人类无意识模仿. *心理科学进展*, 2011, 19: 916–924]
- 29 Michael J, Sandberg K, Skewes J, et al. Continuous theta-burst stimulation demonstrates a causal role of premotor homunculus in action understanding. *Psychol Sci*, 2014, 25: 608–611
- 30 Ando A, Salatino A, Giromini L, et al. Embodied simulation and ambiguous stimuli: The role of the mirror neuron system. *Brain Res*, 2015, 1629: 135–142
- 31 Heilman K M, Rothi L J, Valenstein E. Two forms of ideomotor apraxia. *Neurology*, 1982, 32: 342–346
- 32 Pazzaglia M, Smania N, Corato E, et al. Neural underpinnings of gesture discrimination in patients with limb apraxia. *J Neurosci*, 2008, 28: 3030–3041
- 33 Liberman A M, Mattingly I G. The motor theory of speech perception revised. *Cognition*, 1985, 21: 1–36
- 34 Blackwell A, Bates E. Inducing agrammatic profiles in normals: Evidence for the selective vulnerability of morphology under cognitive resource limitation. *J Cogn Neurosci*, 1995, 7: 228–257
- 35 Dick F, Bates E, Wulfeck B, et al. Language deficits, localization, and grammar: Evidence for a distributive model of language breakdown in aphasic patients and neurologically intact individuals. *Psychol Rev*, 2001, 108: 759–788
- 36 Marino B F, Sirianni M, Volta R D, et al. Viewing photos and reading nouns of natural graspable objects similarly modulate motor responses. *Front Hum Neurosci*, 2014, 8: 968
- 37 American Psychiatric Association. Diagnostic and Statistical Manual of Mental Disorders. 5th ed. Arlington: American Psychiatric Publishing, 2013
- 38 Cattaneo L, Fabbri-Destro M, Boria S, et al. Impairment of actions chains in autism and its possible role in intention understanding. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2007, 104: 17825–17830
- 39 Chien H Y, Gau S S, Hsu Y C, et al. Altered cortical thickness and tract integrity of the mirror neuron system and associated social communication in autism spectrum disorder. *Autism Res*, 2015, 8: 694–708
- 40 Perkins T J, Bittar R G, McGillivray J A, et al. Increased premotor cortex activation in high functioning autism during action observation. *J Clin Neurosci*, 2015, 22: 664–669
- 41 Hamilton A F D C. Reflecting on the mirror neuron system in autism: A systematic review of current theories. *Dev Cogn Neurosci*, 2013, 3: 91–105
- 42 Pan W, Chen W, Wang Y, et al. The myth of broken mirror theory of autism: Origins, problems and prospects (in Chinese). *Adv Psychol Sci*, 2016, 24: 958–973 [潘威, 陈巍, 汪寅, 等. 自闭症碎镜理论之迷思: 缘起、问题与前景. *心理科学进展*, 2016, 24: 958–973]
- 43 Pineda J O A, Oberman L M. What goads cigarette smokers to smoke? Neural adaptation and the mirror neuron system. *Brain Res*, 2006, 1121: 128–135
- 44 Mehta U M, Waghmare A V, Thirthalli J, et al. Is the human mirror neuron system plastic? Evidence from a transcranial magnetic stimulation study. *Asian J Psychiatr*, 2015, 17: 71–77
- 45 Bisio A, Sciutti A, Nori F, et al. Motor contagion during human-human and human-robot interaction. *PLoS One*, 2014, 9: 28–35
- 46 Buccino G, Lui F, Canessa N, et al. Neural circuits involved in the recognition of actions performed by nonconspecifics: An fMRI study. *J Cogn Neurosci*, 2004, 16: 114–126
- 47 Ferrari P F, Rozzi S, Fogassi L. Mirror neurons responding to observation of actions made with tools in monkey ventral premotor cortex.

- J Cogn Neurosci, 2005, 17: 212–226
- 48 Press C, Gillmeister H, Heyes C. Sensorimotor experience enhances automatic imitation of robotic action. *Proc R Soc Lond B Biol Sci*, 2007, 274: 2509–2514
- 49 Gazzola V, Rizzolatti G, Wicker B, et al. The anthropomorphic brain: The mirror neuron system responds to human and robotic actions. *NeuroImage*, 2007, 35: 1674–1684
- 50 Sciutti A, Bisio A, Nori F, et al. Measuring human-robot interaction through motor resonance. *Int J Soc Robot*, 2012, 4: 223–234
- 51 Tai Y F, Scherfler C, Brooks D J, et al. The human premotor cortex is “mirror” only for biological actions. *Curr Biol*, 2004, 14: 117–120
- 52 Cattaneo L, Maule F, Barchiesi G, et al. The motor system resonates to the distal goal of observed actions: Testing the inverse pliers paradigm in an ecological setting. *Exp Brain Res*, 2013, 231: 37–49
- 53 Umiltà M A, Intskirveli I, Grammont F, et al. When pliers become fingers in the monkey motor system. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2008, 105: 2209–2213
- 54 Aglioti S M, Cesari P, Romani M, et al. Action anticipation and motor resonance in elite basketball players. *Nat Neurosci*, 2008, 11: 1109–1116
- 55 Percio C D, Infarinato F, Iacoboni M. Movement-related desynchronization of alpha rhythms is lower in athletes than non-athletes: A high-resolution EEG study. *Clin Neurophysiol*, 2010, 121: 482–491
- 56 Kim Y T, Seo J H, Song H J, et al. Neural correlates related to action observation in expert archers. *Behav Brain Res*, 2011, 223: 342–347
- 57 Calvo-Merino B, Grèzes J, Glaser D E, et al. Seeing or doing? Influence of visual and motor familiarity in action observation. *Curr Biol*, 2006, 16: 1905–1910
- 58 Press C, Catmur C, Cook R, et al. fMRI evidence of “mirror” responses to geometric shapes. *PLoS One*, 2012, 7: e51934
- 59 Landmann C, Landi S M, Grafton S T, et al. fMRI supports the sensorimotor theory of motor resonance. *PLoS One*, 2011, 6: e26859
- 60 Ferrari P F, Tramacere A, Simpson E A, et al. Mirror neurons through the lens of epigenetics. *Trends Cogn Sci*, 2013, 17: 450–457
- 61 Cook R, Bird G, Catmur C, et al. Mirror neurons: From origin to function. *Behav Brain Sci*, 2014, 37: 177–192
- 62 Ledoux J E. *Synaptic Self: How Our Brains Become Who We Are*. London: Penguin, 2003
- 63 Heyes C. Tinbergen on mirror neurons. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*, 2014, 369: 53–74
- 64 Strack F, Martin L L, Stepper S. Inhibiting and facilitating conditions of the human smile: Anonobtrusive test of the facial feedback hypothesis. *J Pers Soc Psychol*, 1988, 54: 768–777
- 65 Ekman P. *Emotions Revealed: Understanding Faces and Feelings*. London: Phoenix, 2004
- 66 Wood A, Rychlowska M, Korb S, et al. Fashioning the face: Sensorimotor simulation contributes to facial expression recognition. *Trends Cogn Sci*, 2016, 20: 227–240
- 67 Nagy E, Pilling K, Orvos H, et al. Imitation of tongue protrusion in human neonates: Specificity of the response in a large sample. *Dev Psychol*, 2013, 49: 1628–1638
- 68 Meltzoff A N, Moore M K. Imitation of facial and manual gestures by human neonates. *Science*, 1977, 198: 74–78
- 69 Field T M, Woodson R, Greenberg R, et al. Discrimination and imitation of facial expression by neonates. *Science*, 1982, 218: 179–181
- 70 Meltzoff A N, Decety J. What imitation tells us about social cognition: A rapprochement between developmental psychology and cognitive neuroscience. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*, 2003, 358: 491–500
- 71 Ferrari P F, Visalberghi E, Paukner A, et al. Neonatal imitation in rhesus macaques. *PLoS Biol*, 2006, 4: e302
- 72 Ferrari P F, Vanderwert R E, Paukner A, et al. Distinct EEG amplitude suppression to facial gestures as evidence for a mirror mechanism in newborn monkeys. *J Cogn Neurosci*, 2012, 24: 1165–1172
- 73 Barchiesi G, Cattaneo L. Early and late motor responses to action observation. *Soc Cogn Affect Neurosci*, 2013, 8: 711–719
- 74 Ubaldi S, Barchiesi G, Cattaneo L. Bottom-up and top-down visuomotor responses to action observation. *Cereb Cortex*, 2013, 25: 1032–1041
- 75 Liepelt R, Brass M. What is matched in direct matching? Intention attribution modulates motor priming. *J Exp Psychol Hum Percept Perform*, 2008, 34: 578–591
- 76 Caramazza A, Anzellotti S, Strnad L, et al. Embodied cognition and mirror neurons: A critical assessment. *Annu Rev Neurosci*, 2014, 37: 1–15
- 77 Liuzza M T, Candidi M, Sforza A L, et al. Harm avoiders suppress motor resonance to observed immoral actions. *Soc Cogn Affect Neurosci*, 2015, 10: 72–77
- 78 Obhi S S, Hogeveen J, Pascual-Leone A. Resonating with others: The effects of self-construal type on motor cortical output. *J Neurosci*, 2011, 31: 14531–14535
- 79 Hogeveen J, Obhi S S. Social interaction enhances motor resonance for observed human actions. *J Neurosci*, 2012, 32: 5984–5989

- 80 Hogeveen J, Inzlicht M, Obhi S S. Power changes how the brain responds to others. *J Exp Psychol Gen*, 2014, 143: 755–762
- 81 Prinsen J, Bernaerts S, Wang Y, et al. Direct eye contact enhances mirroring of others' movements: Atranscranial magnetic stimulation study. *Neuropsychologia*, 2017, 95: 111–118
- 82 Wang Y, Hamilton A F. Why does gaze enhance mimicry? Placing gaze-mimicry effects in relation to other gaze phenomena. *Q J Exp Psychol (Hove)*, 2013, 67: 747–762
- 83 Wang Y, Newport R, Hamilton A F. Eye contact enhances mimicry of intransitive hand movements. *Biol Lett*, 2011, 7: 7–10
- 84 Sartori L, Cavallo A, Buccioni G, et al. Corticospinal excitability is specifically modulated by the social dimension of observed actions. *Exp Brain Res*, 2011, 211: 557–568
- 85 Wang Y, Ramsey R, Hamilton A F. The control of mimicry by eye contact is mediated by medial prefrontal cortex. *J Neurosci*, 2011, 31: 12001–12010
- 86 Christov-Moore L, Iacoboni M. Self-other resonance, its control and prosocial inclinations: Brain-behavior relationships. *Hum Brain Mapp*, 2016, 37: 1544–1558
- 87 Amoruso L, Urgesi C. Contextual modulation of motor resonance during the observation of everyday actions. *Neuroimage*, 2016, 134: 74–84
- 88 Nelissen K, Borra E, Gerbella M, et al. Action observation circuits in the macaque monkey cortex. *J Neurosci*, 2011, 31: 3743–3756
- 89 Ferrari P F, Bonini L, Fogassi L. From monkey mirror neurons to primate behaviours: Possible “direct” and “indirect” pathways. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*, 2009, 364: 2311–2323
- 90 Borra E, Gerbella M, Rozzi S, et al. Anatomical evidence for the involvement of the macaque ventrolateral prefrontal area 12r in controlling goal-directed actions. *J Neurosci*, 2011, 31: 12351–12363
- 91 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*, 2011, 216: 43–65
- 92 Gerbella M, Borra E, Tonelli S, et al. Connectional heterogeneity of the ventral part of the macaque area 46. *Cereb Cortex*, 2012, s96
- 93 Wilson M, Knoblich G. The case for motor involvement in perceiving conspecifics. *Psychol Bull*, 2005, 131: 460–473
- 94 Kohler E, Keysers C, Umiltà M A, et al. Hearing sounds, understanding actions: Action representation in mirror neurons. *Science*, 2002, 297: 846–848
- 95 Bonini L, Maranesi M, Livi A, et al. Ventral premotor neurons encoding representations of action during self and others' inaction. *Curr Biol*, 2014, 24: 1611–1614
- 96 Csibra G. Action mirroring and action understanding: An alternative account. In: Haggard P, Rossetti Y, Kawato, eds. *Sensory Motor Foundations of Higher Cognition*. New York: Oxford University Press, 2008. 435–459
- 97 Fogassi L, Ferrari P F, Gesierich B, et al. Parietal lobe: From action organization to intention understanding. *Science*, 2005, 308: 662–667
- 98 Gallese V, Goldman A. Mirror neurons and the simulation theory of mind-reading. *Trends Cogn Sci*, 1998, 2: 493–501
- 99 Churchland P S. *Braintrust: What Neuroscience Tells Us About Morality*. Princeton: Princeton University Press, 2011
- 100 Sliwa J, Freiwald W A. A dedicated network for social interaction processing in the primate brain. *Science*, 2017, 356: 745–749
- 101 Pineda J A. Sensorimotor cortex as a critical component of an “extended” mirror neuron system: Does it solve the development, correspondence, and control problems in mirroring? *Behav Brain Funct*, 2008, 4: 47
- 102 Bonini L. The extended mirror neuron network anatomy, origin, and functions. *Neuroscientist*, 2017, 23: 56–67
- 103 Grossman E D, Battelli L, Pascualleone A. Repetitive TMS over posterior STS disrupts perception of biological motion. *Vision Res*, 2005, 45: 2847–2853
- 104 Mitchell J P, Banaji M R, Macrae C N. The link between social cognition and self-referential thought in the medial prefrontal cortex. *J Cogn Neurosci*, 2005, 17: 1306–1315
- 105 Brass M, Schmitt R M, Spengler S, et al. Investigating action understanding: Inferential processes versus action simulation. *Curr Biol*, 2007, 17: 2117–2121
- 106 Overwalle F V, Baetens K. Understanding others' actions and goals by mirror and mentalizing systems: A meta-analysis. *NeuroImage*, 2009, 48: 564–584
- 107 Halsband U, Schmitt J, Weyers M, et al. Recognition and imitation of pantomimed motor acts after unilateral parietal and premotor lesions: A perspective on apraxia. *Neuropsychologia*, 2001, 39: 200–216
- 108 Negri G A, Rumiati R I, Zadini A, et al. What is the role of motor simulation in action and object recognition? Evidence from apraxia. *Cogn Neuropsychol*, 2007, 24: 795–816
- 109 Hickok G. *The Myth of Mirror Neurons: The Real Neuroscience of Communication and Cognition*. New York: W. W. Norton & Company, 2014

- 110 Massaro D W, Cohen M M. Categorical or continuous speech perception: A new test. *Speech Commun*, 1983, 2: 15–35
- 111 Gracco V L, Abbs J H. Variant and invariant characteristics of speech movements. *Exp Brain Res*, 1986, 65: 156–166
- 112 Massaro D W, Stork D G. Speech recognition and sensory integration: A 240-year-old theorem helps explain how people and machines can integrate auditory and visual information to understand speech. *Am Sci*, 1998, 86: 236–244
- 113 Hill A T, Fitzgibbon B M, Arnold S L, et al. Modulation of putative mirror neuron activity by both positively and negatively valenced affective stimuli: ATMS study. *Behav Brain Res*, 2013, 249: 116–123
- 114 Fitzgibbon B M, Kirkovski M, Fornito A, et al. Emotion processing fails to modulate putative mirror neuron response to trained visuo-motor associations. *Neuropsychologia*, 2016, 84: 7–13
- 115 Rives Bogart K, Matsumoto D. Facial mimicry is not necessary to recognize emotion: Facial expression recognition by people with möbius syndrome. *Soc Neurosci*, 2010, 5: 241–251
- 116 Calder A J, Keane J, Cole J, et al. Facial expression recognition by people with Möbius syndrome. *Cogn Neuropsychol*, 2000, 17: 73–87
- 117 Lamm C, Majdandžić J. The role of shared neural activations, mirror neurons, and morality in empathy—a critical comment. *Neurosci Res*, 2015, 90: 15–24
- 118 Mukamel R, Fried I. Human intracranial recordings and cognitive neuroscience. *Annu Rev Psychol*, 2012, 63: 511–537
- 119 Li Y, Vanni-Mercier G, Isnard J, et al. The neural dynamics of reward value and risk coding in the human orbitofrontal cortex. *Brain*, 2016, 139: 1295–1309
- 120 Avenanti A, Candidi M, Urgesi C. Vicarious motor activation during action perception: Beyond correlational evidence. *Front Hum Neurosci*, 2013, 7: 185
- 121 Enticott P G, Kennedy H A, Rinehart N J, et al. Interpersonal motor resonance in autism spectrum disorder: Evidence against a global “mirror system” deficit. *Front Hum Neurosci*, 2013, 7: 218
- 122 Andrews S C, Enticott P G, Hoy K E, et al. No evidence for mirror system dysfunction in schizophrenia from a multimodal TMS/EEG study. *Psychiatry Res*, 2015, 228: 431–440
- 123 Sowden S, Koehne S, Catmur C, et al. Intact automatic imitation and typical spatial compatibility in autism spectrum disorder: Challenging the broken mirror theory. *Autism Res*, 2016, 9: 292–300
- 124 Casartelli L, Molteni M. Where there is a goal, there is a way: What, why and how the parieto-frontal mirror network can mediate imitative behaviours. *Neurosci Biobehav Rev*, 2014, 47: 177–193
- 125 Ray E, Heyes C. Imitation in infancy: The wealth of the stimulus. *Dev Sci*, 2011, 14: 92–105
- 126 Jones S S. The development of imitation in infancy. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*, 2009, 364: 2325–2335
- 127 Oostenbroek J, Suddendorf T, Nielsen M, et al. Comprehensive longitudinal study challenges the existence of neonatal imitation in humans. *Curr Biol*, 2016, 26: 1334–1338
- 128 Heyes C. Imitation: Not in our genes. *Curr Biol*, 2016, 26: R412–R414
- 129 Simpson E A, Murray L, Paukner A, et al. The mirror neuron system as revealed through neonatal imitation: Presence from birth, predictive power and evidence of plasticity. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*, 2014, 369: 20130289
- 130 Fitzgibbon B M, Fitzgerald P B, Enticott P G. An examination of the influence of visuomotor associations on interpersonal motor resonance. *Neuropsychologia*, 2014, 56: 439–446
- 131 Cannon E N, Yoo K H, Vanderwert R E, et al. Action experience, more than observation, influences mu rhythm desynchronization. *PLoS One*, 2014, 9: e92002
- 132 Ferrari P F, Rizzolatti G. Mirror neuron research: The past and the future. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*, 2014, 369: 20130169
- 133 Paulus M. How and why do infants imitate? An ideomotor approach to social and imitative learning in infancy (and beyond). *Psychon Bull Rev*, 2014, 21: 1139–1156
- 134 Keysers C, Gazzola V. Hebbian learning and predictive mirror neurons for actions, sensations and emotions. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*, 2014, 369: 20130175

Summary for “运动共振可以直通他心吗？批判性的重估”

Can we have direct access to other minds by “motor resonance”? A critical reassessment

ZHAO Zhu¹, CHEN Wei^{2*}, WANG Yin^{3*} & LI YanSong⁴

¹ Department of Psychology, Yunnan Normal University, Kunming 650500, China;

² Department of Psychology, Shaoxing University, Shaoxing 312000, China;

³ Department of Psychology, Temple University, Philadelphia 19122, USA;

⁴ The Research Center for Social and Behavioral Sciences of Jiangsu Province, Department of Psychology, School of Social and Behavioral Sciences, Nanjing University, Nanjing 210023, China

* Corresponding authors, E-mail: anti-monist@163.com; slzwy@msn.com

The serendipitous discovery of mirror neurons in cognitive neuroscience has recently revived interest in the old philosophical “problem of other minds”. The remarkable thing about the mirror neurons is that they fire not only when an individual is performing an action, but also when that individual passively observes a similar action performed by another individual. It is widely assumed that mirror neurons provide a “motor resonance” mechanism by which we can understand the actions of others by directly mapping the actions of other people onto our own motor system. This mechanism seems to bridge the gap between the self and the other, thus providing a direct access to other minds.

Here we systematically review the motor resonance theory, discuss its current problems and challenges, and provide suggestions for future research. We firstly introduce the framework of the theory with its definitions, scopes and methods. In particular, we clarify several ambiguous notions in the literature such as “intra- vs. inter-personal resonance” and “movement vs. action”. Then we outline empirical evidence in support of the theory from two bodies of research: Non-invasive neuro-stimulation (e.g. transcranial magnetic stimulation) and clinical studies with action understanding deficits (e.g. apraxia, Broca’s aphasia and autism). These studies suggest the motor resonance is the necessary and sufficient condition for direct access to other minds.

Next, we summarize major criticisms of motor resonance theory in recent years. Ever since mirror neurons were discovered, there has been a great debate on its functions and ontogeny. Recent studies question its “direct-mapping” property by showing that sensory representation of an observed action can be arbitrarily mapped to the motor representation of a different action after sensorimotor training. This suggests the motor resonance may merely be a byproduct of associative learning, rather than an evolutionary selected mechanism for action understanding. In contrast, the Genetic hypothesis suggests motor resonance provides a unique direct-mapping mechanism for direct access to other minds, thus functions as an adaptation for action understanding. This claim has been supported by neonate imitation research as well as evidence showing early stage activity (<250 ms) of mirror neurons cannot be modulated by short time sensorimotor training.

Other criticisms challenge the directness of motor resonance by showing that motor resonance can be modulated by multiple contextual, social and cultural factors. This implies the mirror neuron system may intricately interact with other brain regions during motor resonance. Therefore, some suggests action understanding should be examined in the framework of “extended mirror neuron system” which includes other functional routes (other than motor resonance) such as the mentalizing system.

We discuss three directions for future research. First, we believe most debates on motor resonance are “theoretical” instead of “empirical” issues. Theoretical dilemma such as “strict congruent vs. broadly congruent mirror neurons” cannot reconcile with the core “direct-mapping” mechanism; different levels of inference (e.g. low-level kinematics vs. high-level intention) should be separately theorized. More precise definitions and taxonomy in this field will allow for better assessments and hence a more fruitful empirical research. Second, the field could greatly benefit from investigating the “extended mirror neuron system”. These distributed networks interact with classical frontal-parietal circuit during motor resonance and facilitate overall understanding of other’s behavior. Future research is needed to elucidate the relationship between them. Finally, due to the technical limitations of current neuroimaging methods, it is challenging to obtain direct evidence that unequivocally proves or rejects motor resonance theory. We would encourage researchers to employ advanced technique with excellent spatial and temporal resolution (e.g. intracranial electroencephalography) to directly examine the processing sequence as well as the implicated brain regions during motor resonance.

mirror neurons, action understanding, motor resonance, direct matching, extended mirror neuron system

doi: 10.1360/N972017-00253