

感同身受： 鏡像神經元

在我們的腦中，有一群可以反映外在世界的特別細胞，使我們能夠理解別人的行為及企圖、彼此溝通，並讓我們能透過學習而將生存技能傳承下去。

撰文 里佐拉蒂 (Giacomo Rizzolatti)，佛格西 (Leonardo Fogassi)

迦列賽 (Vittorio Gallese)

翻譯 潘震澤

約翰看著正在摘花的瑪莉，他曉得瑪莉在做什麼（把花摘起來），也曉得她為什麼要那麼做；因為瑪莉對著他笑，他認為瑪莉會把那朵花當禮物送給他。這個簡單的場景只有短短幾秒鐘，但約翰幾乎瞬間就曉得發生了什麼事，他究竟是怎麼辦到的？為什麼他可以毫不費力就了解瑪莉的舉動及意圖？

10年前，大多數神經科學家及心理學家認為：這種對他人舉動與意圖（尤其是後者）的了解，來自快速推理，其過程與解開邏輯問題沒什麼不同。也就是說，約翰腦中某些複雜的認知裝置，仔細分析了感官傳入的訊息，比對先前儲存在腦中的類似經驗後，讓約翰曉得瑪莉打算做什麼，以及為什麼那樣做。

雖說在某些情況下，上述複雜的推理過程確實可能發生，尤其是某人的行為特別難以解讀時；但一般而言，我們可以輕鬆且快速掌握簡單的行為，顯示還有更直截了當的解釋。1990年代初，我們在義大利帕瑪大學的研究團隊（當時還有另一位研究者法迪嘎）偶然間找到了解答。我們發現猴子在進行簡單的目標導向行為時，好比伸手去抓一塊水果，腦中有群意想不到的神經元會活化起來；讓人意外之處在於：實驗猴在觀看別人進行相同舉動時，腦中同一批

由某人所做的動作，可造成另一個人腦部的活化，活化部位就在負責執行相同動作的腦區。因此，後者打從內心深處就能了解前者在做什麼，因為鏡像機制讓他的腦子裡也經驗了同樣的動作。



神經元也會活化起來。由於這批新發現的神經元似乎讓觀看者在腦中直接反映出他人的行為，因此我們稱之為「鏡像神經元」(mirror neuron)。

腦中的神經元網絡，一般相信是儲存特定記憶的所在；而鏡像神經元組則顯然儲存了特定行為模式的編碼。這種特性不單讓我們可以想都不用想，就能執行基本的動作，同時也讓我們在看到別人進行同樣的動作時，

係。為了這個目的，我們記錄了獼猴腦中個別神經元的活性；同時，我們實驗室擁有各式各樣的刺激，可用在猴子身上。當猴子執行不同的動作時（譬如伸手去抓玩具或食物），我們就能夠觀察牠們腦中特定的神經元組同步活化情形。

從這樣的實驗中，我們開始注意到一些奇怪的現象：當我們之中有人伸手去抓食物時，猴子腦中的一組神經

元也活化了，就跟牠們自己伸手去抓食物時一模一樣。一開始，我們懷疑這個現象是由一些平常的因素造成，好比說猴子在觀察我們的行為時，也進行了未受注意的動作。但當我們想辦法排除了這種可能性以及其他因素（好比猴子預期會有食物的供應）之後，我們才體認到這種與觀測行為相連的神經放電活性，是行為本身在腦中的真實呈現，與這項行為的執行者是誰並無關聯。

大腦左右半球的重要區域，包括腦皮質的運動前區及頂葉。如果把整個鏡像神經元系統都給破壞，將造成實驗猴的認知功能出現廣泛缺失，想要釐清少了這些神經元會有什麼特定的影響，就成了不可能的任務。

於是，我們採取了不同的策略。為了確定鏡像神經元在了解某種行為上扮演一角，而不只是單純記錄視覺影像，我們試圖在猴子並未真正看到某個動作就曉得該動作的意義時，評估這些神經元的反應。我們的想法是：如果鏡像神經元真的與理解有關，那麼其活性就應該反映了該動作的意義，而不只是視覺表徵而已。於是，我們進行了兩個系列的實驗。

鏡像神經元讓我們在看到別人的動作時，在腦中重現相同動作，就像是自己做的。

不用細想就能夠心領神會。約翰在瞬間就理解瑪莉的舉動，是因為該動作不只發生在他眼前，實際上也同時出現在他腦中。值得一提的是，傳統探究現象學的哲學家早就提出：對於某些事，人必須要親身體驗，才可能真正了解。對神經科學家而言，鏡像神經元系統的發現，為該想法提供了實質基礎，也明顯改變了我們對人類理解方式的認知。

瞬間認知

我們剛開始注意到鏡像神經元，並不是為了找尋證據來支持或駁斥哪個哲學觀點；我們當時是在研究大腦的運動皮質，特別是掌管手及口部動作的F5區，想要了解其中神經元的放電型態，與執行特定動作的編碼關

係。生物學的研究裡，若想要了解某個基因、蛋白質或一群細胞的功能，最直截了當的方式，通常是將其從體內去除，然後觀察個體的健康或行為出現哪些缺失。不過，想要判定鏡像神經元所扮演的角色，這種方法卻行不通，因為我們發現這種神經元遍佈

接著，我們推測：如果鏡像神經元真的與了解動作有關，那麼就算猴子沒有親眼看到動作發生，但有充份的線索讓牠們在腦中重現該動作，這些神經元應該也會活化起來才是。於是，我們先讓猴子觀看某個實驗人員伸手去抓一塊食物；然後，把一塊屏幕放在猴子面前，不讓猴子看到實驗人員去抓食物的動作，而只能猜想後續的動作。我們發現，猴子光憑想像屏幕背後發生了什麼事，就有半數以上的F5鏡像神經元活化了。

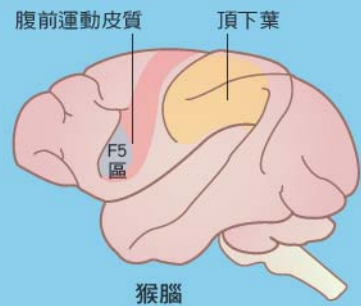
因此從這些實驗證實，鏡像神經元的活動有助於理解動作行為；就算這

心靈交會

- 人與猴子腦中都有一些神經元組，在個體進行某些動作以及觀看別人進行相同動作時，都會產生反應。
- 這種「鏡像神經元」對於別人的動作、意圖或情緒，提供了直接的內在經驗，因此也讓觀看者得以理解。
- 模擬乃至於學習他人動作的能力，也可能有鏡像神經元的參與；因此，鏡像機制變成了人腦與人腦之間溝通的橋樑，以及提供不同層面的聯繫。

體認別人的動作

本文作者以猴子為實驗對象，在猴腦運動區發現了某些神經元子群（右圖）；這些神經元的活化似乎在腦中重現了動作。這種「鏡像神經元」的活化，可讓人對別人的行為產生發自內心的體認。由於這些神經元的反應也代表了觀看者對動作目的有所理解，因此本文作者得出結論：鏡像機制的主要作用之一，是了解動作。鏡像神經元參與了對行為者最終意圖的理解，這點可從其反應中看出：相同的抓取動作，在不同的意圖之下，會引起不同的鏡像神經元反應。



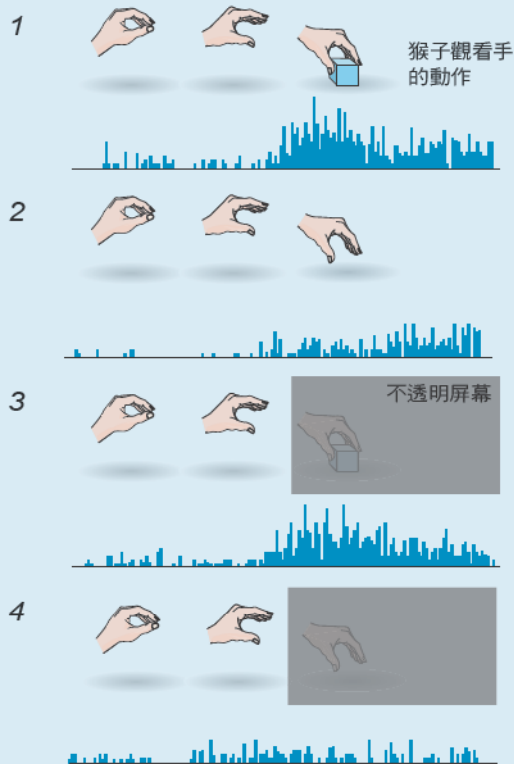
理解動作

由初期測試發現，猴腦F5運動前區（與手及口的動作有關）當中某個神經元，在猴子抓起盤子裡的葡萄乾時，變得極為興奮（1）；而在猴子觀看實驗人員伸手抓起葡萄乾時，該神經元也出現強烈的反應（2）。



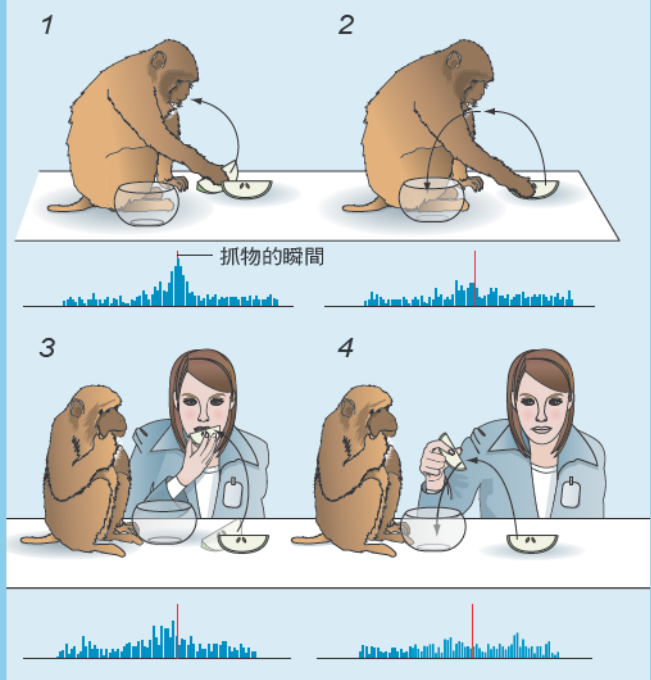
分辨目的

猴子觀看實驗人員伸手抓物時，腦中F5區的某個神經元出現顯著興奮（1）；當實驗人員只移動手、卻無物可抓時，該神經元卻沒有反應（2）。若猴子曉得有物件擺在不透明屏幕後頭，看到實驗人員進行目標導向的抓物動作時，即使沒有實際看到動作完成，該神經元仍會興奮（3）；若猴子曉得屏幕後並無物件，該神經元就沒有什麼反應（4）。



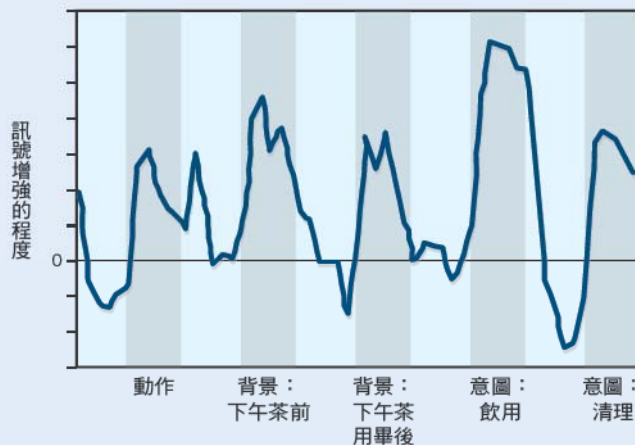
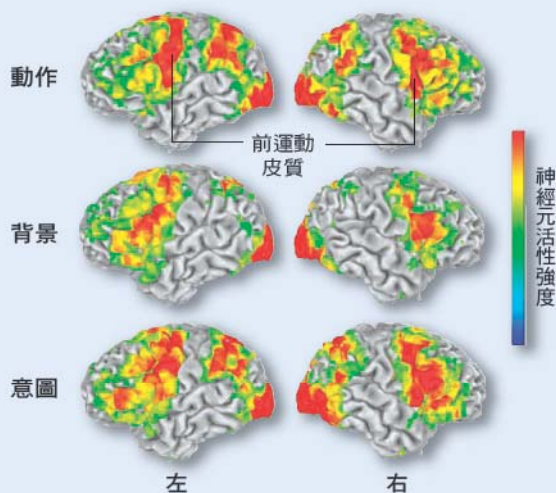
分辨意圖

某個位於猴腦頂下葉的神經元，在猴子抓起一塊水果放進口中時，出現強烈的興奮（1）；但在猴子抓起食物放進容器時，反應微弱（2）。當這隻猴子觀看實驗人員進行抓食動作時，該鏡像神經元也出現強烈興奮（3）；反之，對單純的抓放動作則沒什麼反應（4）。在所有的例子裡，神經元的反應與抓取行為有關，顯示該神經元一開始的反應就暗藏了對於動作意圖的理解。



我知道你要做什麼

對人類社交行為而言，了解他人意圖是最基本的要求；而某個測試意圖辨識能力的實驗顯示，鏡像神經元似乎賦予了人類這項能力。志願受試者觀看一些影片（下圖），內容包括在沒有背景下兩種相似的拿杯子動作、兩個沒有動作的場景，以及配合了場景的動作，而透露出動作的意圖。例如下午茶的擺設，顯示拿起杯子是為了飲用；用餐已畢的場景，則是為了清理而收拾杯子。位於左右大腦前運動皮質的鏡像神經元（右圖），對於具有清楚意圖的動作反應最強烈。同時，鏡像神經元也能夠分辨可能的意圖：對於飲水這種基本的生物功能，要比清理這種後天學習的動作，反應來得更強烈（右下圖）。



種理解根據的是非視覺的訊息（例如聲音或是想像），鏡像神經元仍然產生活化，傳達該動作的意義。

從猴子腦中得出這些發現後，我們自然而然想到：人腦中是否也有這種鏡像神經元系統的存在。經由一系列的實驗，使用了各種偵測大腦運動皮質活性的技術，我們最早得出堅實的證據，證明事實的確如此。譬如，當受試者看到實驗人員抓起某個物體，或是進行某些無意義的上肢動作時，受試者腦中控制手臂及手部肌肉進行相同動作的神經也出現了活化，顯示掌管運動的腦區有鏡像神經元的反應。進一步使用腦電圖（EEG）等方

法從體外測定神經活性的研究，也支持人類擁有鏡像神經元系統的想法。只不過這些方法都不能讓我們在受試者觀察動作行為時，辨認他們腦中確切的活化位置。因此，我們使用腦部直接造影的技術，來探討這個問題。

這些實驗是在義大利米蘭的拉菲爾醫院進行，我們使用正子斷層掃描（PET），在志願受試者觀看以不同方式抓物的動作時，觀察其腦中神經元的活性；然後再讓他們觀看靜物，以做為對照實驗。在這項實驗中，觀看別人執行動作，大腦皮質中有三塊重要的區域活化了起來：其中之一是顳上溝，已知其中的神經元在看到身

體部位移動時會有所反應；另外兩個區域是頂下葉及額下回，分別與猴腦的頂下葉及腹前運動皮質（包括F5在內）對應，也就是我們先前記錄到鏡像神經元的腦區。

這些令人鼓舞的結果，顯示人腦當中也有鏡像機制在運作，但卻未能完全揭露其影響範圍。譬如說，如果鏡像神經元讓人經由實際的體驗，而對觀察行為產生直接的理解，那我們感到好奇的是：這種舉動的最終目的，有多少也屬於「理解」的一部份？

有意為之

回到先前約翰與瑪莉的例子；我們

說，約翰曉得瑪莉正在摘花並準備把花送給他。在此例中，瑪莉的笑容提供約翰因果關係的線索，讓約翰曉得瑪莉想做什麼；這點對於了解瑪莉的行為舉足輕重，因為把花送給約翰，是瑪莉整個行為動作的完結。

當我們自己進行這種行為時，實際上是在執行一連串的動作，其順序由我們的意圖所決定；把花摘起送到自己鼻尖嗅聞所包含的連串動作，與摘起花來送給別人的一組動作，並不完全相同。因此，我們的研究團隊便想看看，鏡像神經元是否能分辨動作相似、但目的不同的行為，而對行為的意圖有所了解。

為了回答這個問題，我們再度用上猴子，在不同情況下，記錄猴腦頂葉神經元的活性。其中一組實驗，猴子的任務是抓起一塊食物，送進嘴裡；接下來的實驗，則是要猴子抓起同樣物件，放進某個容器裡。有趣的是，在猴子進行抓物這部份的動作時，我們所記錄到的多數神經元放電型態，會因動作目的不同而有所差異。這個證據顯示，運動系統是以神經鏈的方式組成，每條神經鏈負責了特定意圖的動作。接下來我們的問題是：這種機制是否也有助於解釋我們如何了解他人的意圖。

於是，我們讓猴子觀看實驗人員進行牠曾做過的動作，來測試與抓物有關的同一批神經元的鏡像特性（參見53頁〈體認別人的動作〉）。結果是：每一次試驗，根據實驗人員的動作是將食物放進嘴裡或容器，猴子腦中大多數鏡像神經元的活化情形會有所不同。同時，猴腦神經元的放電型態，與猴子自己執行該行為時的表現完全相符；也就是說，猴子本身進行抓食動作而非放置動作時，出現強烈反應的神經元，在猴子觀看實驗人員

進行相同行為時，也有同樣的表現。

因此，以目標為導向的行為動作組成，與了解他人意圖的能力之間，似乎具有精確的聯繫。當猴子觀看某個具有特定相關背景的動作時，只要看到完整動作中的抓物部份，就活化了形成連串動作、且代表特定意圖的鏡像神經元。因此，這些猴子在看到某個動作剛開始時，會活化哪一系列的神經元，由好幾個因素決定，像是動作的目標為何、動作在什麼情況下發生，以及曉得動作的執行者之前做過什麼事情等。

好供人用餐或是用餐已畢等待收拾，而分辨出伸手抓杯的動作，是要送到嘴邊飲用，還是在進行清理。結果顯示，受試者不單能夠分辨上述動作，同時其鏡像神經元系統對於動作的意圖也有強烈反應。當受試者觀察到與「飲用」或「清理」相關的手部動作時，其鏡像神經元系統出現不同的活化；而且在這兩種場景下，鏡像神經元的活性，都比看到沒有相關場景的手拿杯子動作，或是單純只是觀看場景的擺設，來得更強烈。（參閱左頁〈我知道你要做什麼〉）

目的不同的相同動作，引發的鏡像神經元型態也不同，顯見它與了解意圖有關。

接著我們想知道，人類是否也使用類似的機制來讀取他人意圖。我們與美國加州大學洛杉磯分校的艾可邦尼等人合作，利用功能性磁共振造影（fMRI）技術，在志願受試者身上進行實驗。參與這些實驗的受試者接受了三種錄影片段的刺激。頭一組影像是在空無一物的背景中，一隻手以兩種不同的方式抓住一只杯子。第二組包括了兩個場景，裡頭都有一些盤子及餐具；其中一個場景的擺設，像是準備好讓人享用一頓下午茶；另外一個場景，則好似用餐已畢，正待收拾。第三組刺激，則是在上述兩個場景之一，有隻伸出來的手抓住杯子。

我們想要確認的是：人類的鏡像神經元是否能從不同的場景，像是準備

由於人類及猴子都屬於社會動物，因此不難想見，這項取決於鏡像神經元的機制所具有的生存優勢：這項機制把單純的動作行為，與更龐大的動作語意網絡相連，讓我們不必使用複雜的認知裝置，就能迅速且直接了解他人行為。只不過，在社交場合，了解他人情緒也是同等重要的事；事實上，情緒通常是預告動作意圖的重要線索之一。因此，我們與其他的研究團隊也想要探討：除了讓我們曉得別人的行為意圖之外，鏡像神經元系統是否也讓我們了解他人的感覺。

連結與學習

人類對情緒的了解，如同對動作的理解一樣，顯然有不只一種方式。看

關於作者

里佐拉蒂、佛格西及迦列賽都任教於義大利帕瑪大學；里佐拉蒂是該校神經科學系主任，佛格西及迦列賽則都是副教授。1990年代初，他們針對猴子及人類腦中運動系統的研究，首度揭露了具有鏡像特質的神經元存在。之後，他們就持續研究猴子及人類的這些鏡像神經元，以及運動系統在一般認知上扮演的角色。他們經常與歐美許多研究團隊合作，現在，這些團隊也都開始研究鏡像神經元系統對人類及其他動物的影響範圍及功能。

到別人鬧情緒，會引發我們對該種感官訊息的認知細節，最後並得出合理的結論，曉得別人有什麼感覺。然而，這種感覺訊息也可能直接投射到產生動作的構造，而使得觀看者也產生相同的情緒經驗。這兩種辨識情緒的方式極為不同：在前一種，觀看者可以推論出情緒的存在，但本身卻沒有感受；在後一種，則有親身的認知，因為鏡像機制在觀看者身上引發了相同的情緒狀態。因此，當有人用「你的痛苦我感同身受」來表達理解與同情時，他們大概不曉得這種說法可是正確無比。

範例之一是厭惡的情緒；這種基本反應的表現，對一個物種的成員而言具有重要的生存價值。厭惡的最原始形式，代表了個體嚐到或聞到某種壞味道，那很可能代表有危險存在。這回我們與法國的神經科學家合作，再

度使用 fMRI 為研究工具，結果發現，當某人聞到難聞氣味而經歷厭惡的感覺，以及看到別人臉上出現厭惡的表情時，都活化了同一神經構造（前腦島）當中的相同位置（參見下方〈情緒之鏡〉）。這樣的結果顯示：當受試者本身經驗某種情緒，以及看到別人經驗同樣情緒時，前腦島當中的鏡像神經元都產生了活化。換言之，觀察者與被觀察者共享的某種神經機制，讓他們得以有直接的經驗交流。

英國倫敦大學學院的辛格及同事發現，在經驗並觀察與疼痛相關的情緒時，也會發生類似的情況。在他們的實驗中，受試者先從置於手上的電極感受到疼痛的刺激，然後看到電極放在試驗同伴手上並發出疼痛刺激的跡象。在這兩種情況下，受試者腦中的前腦島以及前扣帶皮質，都有相同位置出現活化。

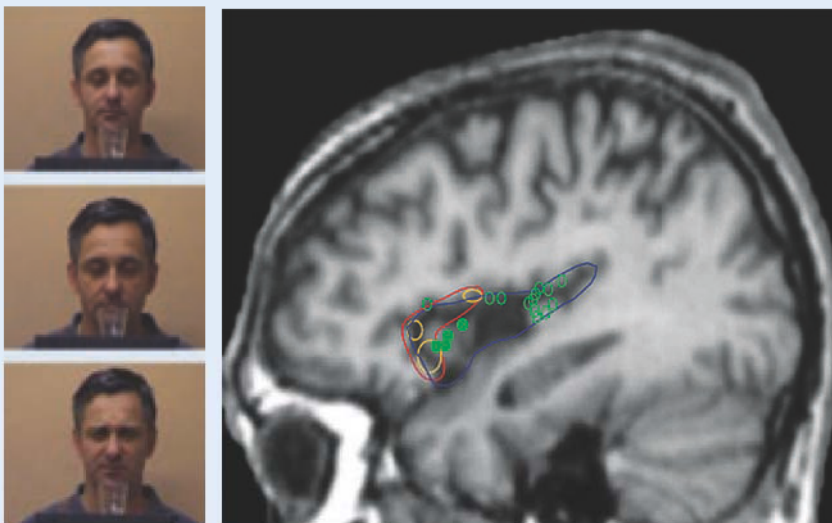
整個來說，這樣的結果強烈顯示，人類可能經由直接投射的機制，活化引起本能動作反應的腦區，來理解情緒（至少是強烈的負面情緒）。當然，這種理解情緒的鏡像機制，不可能解釋所有我們對人際關係的認知，但這至少是頭一回，我們有個可用的神經基礎來了解某些人際關係，如此也才能進一步了解更複雜的人際行為。譬如說，鏡像機制也許是讓我們對他人感同身受的基礎；這種鏡像系統的缺失，也可能導致同理心的缺乏，就好比在自閉症兒童身上所看到的情況（參見58頁〈破鏡理論：解讀自閉症〉）。

包括筆者在內的許多實驗室都持續探討這些問題，不只是因為問題本身有趣，也因為其潛在的醫療應用。譬如說，若某個動作的鏡像神經元模組，有部份是由於經驗而刻印在腦中，那麼理論上，若一個人因中風等問題而導致行動不便，經由強化未受損壞的動作模組，將可能使病情有所改善。事實上，晚近的證據顯示，鏡像機制在學習新技能上也扮演一角。

在英文裡，ape（猿）這個字常用來代表「模仿」之意，但對人類以外的靈長類動物而言，模仿並不是牠們特別發達的技能。猴子很少模仿，而包括黑猩猩及大猩猩在內的大猿，模仿力也有限。相反的，就人類來說，在學習以及傳遞技能、語言和文化上，模仿是一個非常重要的途徑。比起靈長類近親來，人類的這項進步，是不是因為演化出鏡像神經元系統的神經構造而造成的？對此假說，艾可邦尼及其團隊提出了第一個證據：他們使用 fMRI 來監測正在觀察並模仿手指動作的受試者；這兩項活動都活化了鏡像神經元系統的額下回這塊腦區，如果手指動作帶有特別目的時，

情緒之鏡

當志願受試者聞到噁心難聞的氣味，而引發厭惡的感覺，或是讓他們看一段別人表現出厭惡感的影片（左圖），都活化了相近的腦區。在下圖的腦部切面中，由經驗厭惡感所活化的神經元群，以紅線標示；由觀看他人的厭惡表情所活化的神經元，則以黃線圈起。（藍線標出整個研究的區域，綠線標示的是前一次實驗所研究的腦區。）這些重疊的神經元群，可能代表了人類同理心的實質神經機制所在，可讓我們能夠了解他人的情緒。





模仿要求的是重現他人做過的動作，這是一項人類特有的能力；如果鏡像神經元是構成這項能力的基礎，那麼鏡像系統就可能是傳授及學習新技能的一座橋樑。

神經元活化情形還特別明顯。

然而，在上述的所有實驗裡，受試者模仿的都是簡單動作，並且經過多次練習；如果說我們要靠模仿來學習全新且複雜的動作時，鏡像神經元又扮演了什麼角色呢？為了回答這個問題，本校的布新諾與德國的研究人員合作，先讓受試者觀察有經驗的吉他手彈奏和弦，再讓他們模仿彈奏，同時並利用fMRI來研究。當受試者觀看熟手彈奏時，其頂葉及額葉的鏡像神經元系統會活化起來；當他們自己模仿彈奏和弦時，同樣的區域變得更為活化。有趣的是，在觀察熟手彈奏後、受試者自己嘗試模仿彈奏吉他和弦時，腦中另外有個稱做前額葉46區的部位會活化起來，這是傳統上認為與動作籌劃及工作記憶有關的腦區；因此，受試者在整合一些基本動作，來模仿某項行為時，該腦區可能扮演了樞紐的角色。

模仿的許多層面，長久以來就讓神經科學家困惑不已，好比說下面這個基本的問題：我們的腦子如何接收視覺的資訊，將其轉譯成動作的語言，

然後重現出觀察到的動作。如果鏡像神經元系統在這個轉換過程中扮演了連接的角色，那麼這個系統除了幫助我們理解別人的動作、意圖以及情緒之外，還可能演化成為一項重要的組成，使得人類能夠經由觀察而習得複雜的認知技能。

目前，科學家還不清楚，究竟鏡像神經元系統屬靈長類所獨有，還是其他動物身上也找得到。我們的研究團隊正在大鼠身上測試，想看看這種動物是否也具有鏡像神經元的反應。這種腦中的鏡像機制，有可能是演化晚期發展出來的能力，如此才能夠解釋，為什麼人類會比猴子擁有更廣泛的鏡像反應。不過，由於剛出生的嬰兒及仔猴就能夠模仿伸出舌頭一類的簡單動作，因此，針對看到的行為建

立鏡像模組的能力，可能是天生的。又由於缺乏情緒感受的鏡像能力似乎是自閉症患者的重要特徵，因此我們也在自閉症孩童身上做研究，看看他們是否表現出可讓人察覺的運動缺失，那是鏡像神經元系統功能不彰的常見問題。

自我們發表第一篇有關鏡像神經元的報告至今，只過了10年的時間，有許多問題還沒有答案，好比說鏡像神經元對於語言這種複雜的人類認知技能可能扮演的角色。人類的鏡像神經元系統確實包括布羅卡區在內，那可是大腦皮質最基本且重要的語言中樞。如果事實確如某些語言學家所言，人際溝通最早是從臉部表情及手部動作開始，那麼鏡像神經元很有可能在語言的演化上扮演了重要角色。事實上，鏡像機制解決了「對等了解」與「直接了解」這兩個在人際溝通上的基本問題。對等了解要求的是：訊息的收發雙方對於訊息的含意有相同體認。直接了解則代表人與人之間不需要什麼事先協議（好比說針對任意選取的符號），就能夠彼此了解；因為這種一致性原本就存在收發雙方的神經結構當中。因此，這種內在鏡像讓約翰和瑪莉不需要開口，就能夠心領神會，也讓人類得以在許多層面彼此溝通。 SA

潘震澤 目前任教於美國奧克蘭大學生物系，專長為生理學。著有《生活無處不科學》、《科學讀書人》，近期譯有《夢的新解析》、《基因煉獄》和《人體生理學》。

延伸閱讀

1. Action Recognition in the Premotor Cortex. Vittorio Gallese, Luciano Fadiga, Leonardo Fogassi and Giacomo Rizzolatti in *Brain*, Vol. 119, No. 2, pages 593–609; April 1996.
2. A Unifying View of the Basis of Social Cognition. V. Gallese, C. Keysers and G. Rizzolatti in *Trends in Cognitive Sciences*, Vol. 8, pages 396–403; 2004.
3. Grasping the Intentions of Others with One's Own Mirror Neuron System. Marco Iacoboni et al. in *PLoS Biology*, Vol. 3, Issue 3, pages 529–535; March 2005.
4. Parietal Lobe: From Action Organization to Intention Understanding. Leonardo Fogassi et al. in *Science*, Vol. 302, pages 662–667; April 29, 2005.