

# Neurons of imitation

## 模倣のニューロン

Ofer Tchernichovski and Josh Wallman

鳴鳥類には、自分が歌ったときと他の鳥の同じような歌を聴いたときとで驚くほど似た活動を示すニューロン群が存在する。自分や相手の動作を映し出す、鏡のようなニューロンの活動は、模倣にかかわっていると考えられる。

Nature Vol.451(249-250)/17 January 2008

鳴鳥類（鳴禽類）は歌まねのチャンピオンである。例えばナイチンゲールは、数回聴いただけの歌（さえずり）を少なくとも60種類覚えることができる<sup>1</sup>。幼鳥は、まねをして種に固有の歌を覚える。こうした模倣の能力は社会的にも重要であり、縄張りをもつ鳴鳥が、侵入してきた他の個体の歌によく似た歌を返して警告することがよくある<sup>2</sup>。では、このような模倣能力やコミュニケーション能力にはどのようなニューロンが介在しているのだろうか。Nature 2008年1月17日号 p. 306でPratherたち<sup>3</sup>は、鳴鳥がある歌を聴くときにも、それに似た歌を返すときにも活動する脳内ニューロン群を見つけたことを報告している。

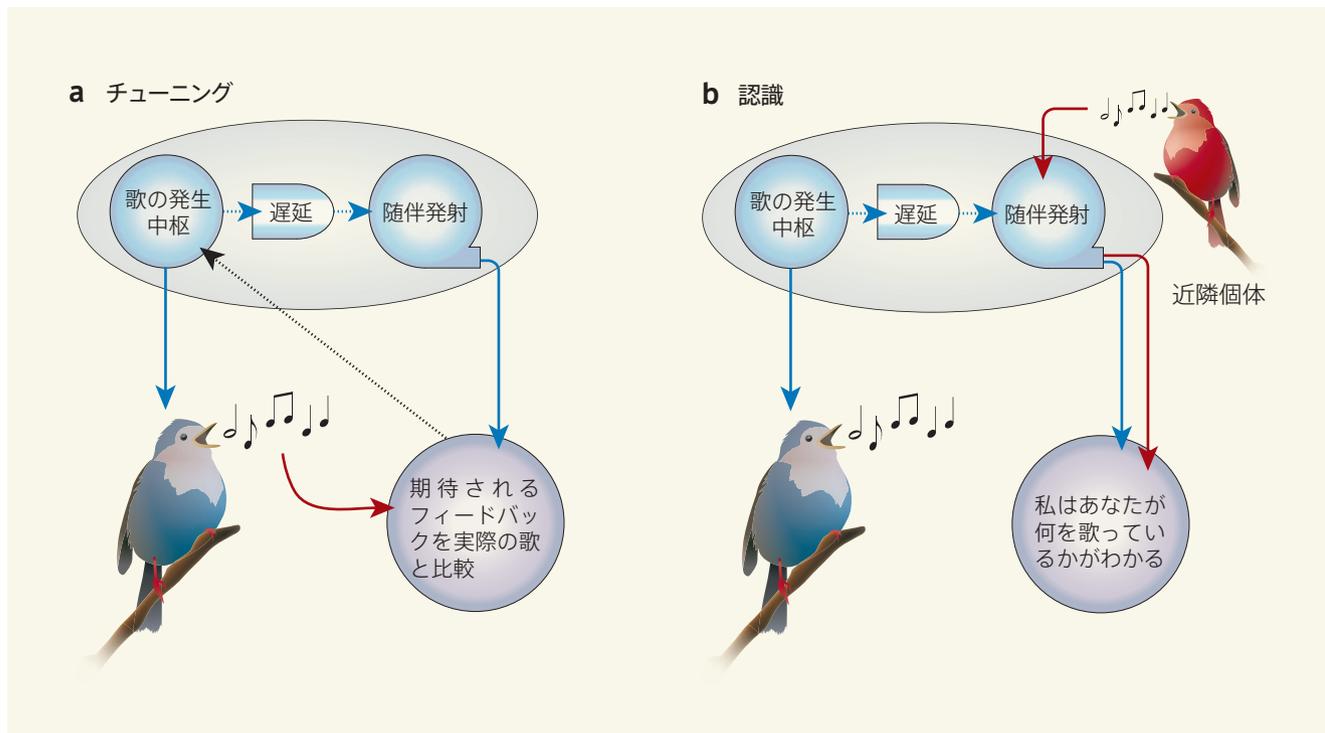
こうした特性から、これらのニューロンはサル的大脑で見つかった「ミラーニューロン」を連想させる。ミラーニューロンは、ある動作を認識した場合と、その動作を実際に行った場合とで同じような応答を示す鏡のようなニューロンであり、その発見は、模倣と共感という本質的に異なる現象を解明するための鍵となるのではないかと大いに話題をよんだ。ミラーニューロンは、サル自身が親指と人差し指で小さい物をつまむ動作を行っているときと、他のサルやヒトがそれと同じ動作をするのを見ているときに活動する<sup>4</sup>が、同じ動作をしてみせても目的が達成されない場合（物をつまんだふりをした場合）には活動しない。

ミラーニューロンにとって、実際に行った動作と観察した動作が等価なものであることから、これらのニューロンは、模倣という謎に包まれた学習様式の

一端を担っているのではないかと考えられる。ヒトはどのようにして、特定の視覚効果に対応する筋収縮のパターンを知るのだろうか。心理学者のWilliam Jamesは、赤ん坊は自分の手足のランダムな動きと目で見える手足のようすとを相関させることで、運動出力と視覚入力との関連づけを形成し、他人がどうやって同じような手足の動きをしているかまで推測できるようになると考えた。しかし、他人の表情をまねるために鏡の前で何時間も過ごす必要はない<sup>5</sup>。フランス人の子どもであれイタリア人の子どもであれ、自分自身をわざわざ観察しなくても、年長者に特有の顔のしぐさを習得することができる。ミラーニューロンは、受け取った感覚情報と生み出されるしぐさをつなぐ役目をしているのかもしれない。

しかもミラーニューロンは、複雑な感覚刺激の知覚と記憶を促進している可能性もある<sup>6</sup>。例えば、ダンスでよく似たステップを次々と踏むには、手足の動きにみられる小さな変化すべてを思い出しながらやるよりも、手足を動かすために脳が伝える指令の段階で記憶にコード化してしまうほうが、簡単なのではないと思われる。ミラーニューロンのこうした機能は、模倣を促進するその能力と無関係ではないだろう。実際、映画などでカーチェイスを見ているとき、無意識のうちにハンドル操作やブレーキを踏む動作を少しばかりしてしまうのは誰も覚えがあることだ。

ミラーニューロンがこうした応答を示すことから、心理学者たちは、これらのニューロンは他人の心の動きを推し量り、ひいては社会的コミュニケーション



や思いやりの発達に必須なものだと考えるようになった<sup>7</sup>。そして、ミラーニューロンの高次機能が重要視されるようになったのである。Pratherたちが鳴鳥で見つけたミラーニューロンも、そうした機能を持っている可能性はあるが、どうやら、運動技能の獲得や学習において、もっとありきたりな役割を果たしているようだ。

今回鳴鳥で見つけたミラーニューロンに想定される機能は、すべて歌を歌うことに関係している。これらのニューロンは、脳内の高次発声中枢（HVC）とよばれる、歌を生み出す神経核領域に存在している。HVCにある他のニューロンと同様に、ミラーニューロンは特異的な歌に応答し、神経インパルスのタイミングが高度に定型化した形を示す。不思議なことに、これらのミラーニューロンは鳥が歌っているときには聴覚入力に対して「耳を塞いで」おり、このことから、これらのニューロンの応答は、聴く状態と運動活動を反映する状態を切り替えているとみられる。

HVCは前運動領域なので、発声に先立ち、神経インパルスすなわち神経の興奮はここで生じると考えられ、一方でミラーニューロンの聴覚応答は発声より遅れて生じると思われる。しかしPratherたち<sup>3</sup>は、HVCのミラーニューロンからの神経インパルスのタイミングは、鳥が歌っているときと聴いているときで同じであることを見つけた。このように運動シグナル

が著しい遅延を示すということは、ミラーニューロンが「随伴発射」シグナルを送っていることを意味している。つまり、運動出力（歌を歌うこと）が、聴覚入力（歌を耳で聴くこと）と簡単に比較できるような形でコード化された神経表現になっていると考えられる。こうした随伴発射によりミラーニューロンは、外向きの運動出力と内向きの感覚入力とを比較するという情報処理のときに脳の抱える主要な問題（動作と感覚の不調和）に対して、2つの解決策を示している。つまり、運動出力とその結果生じる感覚のフィードバックとの間に等しい関係を築き、また、両者の間に生じる遅延を補正しているのである<sup>8</sup>。

この随伴発射はどんな働きをしていると考えたらよいのだろうか。Pratherたちは、ミラーニューロンから伸びる突起（軸索）の行き先を調べて1つの手がかりを得た。HVCには2つの出力があるのだ。1つは歌を歌う運動系経路を下って発声器官へ向かうもの、もう1つは、歌の学習に必要なだが歌を歌うには必要でない前脳経路（AFP）である。すべてのミラーニューロンがAFPへ投射（軸索を伸ばしてシナプスを形成）し、次に歌の学習中にAFPが歌のパターンに変動可能性を導入することで、運動発声系の訓練が行われる<sup>9</sup>。

AFPへの随伴発射には、いくつかの機能があると考えられる。第一に、聴くことへの応答と歌うことへ

## c 模倣

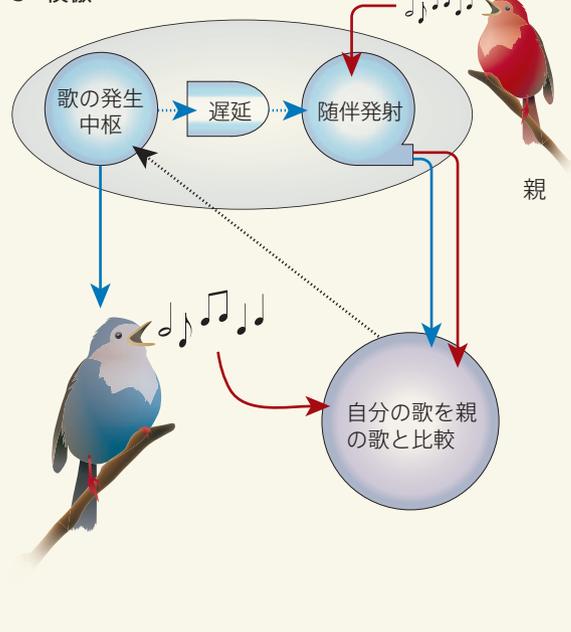


図1 歌うことと聴くことをつなぐニューロン。Prather たち<sup>3</sup>が見つけたニューロンは、3つの感覚運動過程に関与していると考えられる。a, 歌パターンの遅延した随伴発射は、鳥自身の歌の聴覚フィードバックと同時比較され、チューニングが可能となる。b, 近隣個体の歌への(ミラーニューロンにおける)聴覚応答は、歌っている最中に生じる随伴発射の記憶と比較されていると考えられる。これによって、鳥は近隣個体による模倣を認知できるのかもしれない。c, 歌っているときの随伴発射は、親の歌に対するミラーニューロンの応答記憶と比較されると考えられる。次にエラーが歌発生中枢へフィードバックされ、歌っている最中の聴覚入力からの手引きに加えて、歌の発達に際した音声学習の手引きとなっているのかもしれない(1番下の矢印)。

の応答を同期させることによって、その歌のチューニングを可能にする(図1a)。歌っている最中には、歌の発生中枢からの随伴発射は、自分の歌う歌からの聴覚フィードバックで比較されることになる。こうした「オンライン」での比較によって、チューニングが可能になっていると思われる<sup>10</sup>。第二に、近隣個体の歌を聴いてそれを模倣しているとき、ミラーニューロンは随伴発射のものと同様のパターンをAFPへ送っていると考えられる(図1b)。その後AFPがその歌を認識して、近隣個体を効果的に特定できる仕組みになっている可能性がある。

第三に、ミラーニューロンは鳥が親の歌を段階的にまねて覚える過程に必要なのかもしれない(図1c)。幼鳥は、自分が歌っているときの随伴発射と、親の歌に対するミラーニューロンの応答の記憶とを比較することで、比較を簡略化し、歌まねが段階を追って容易にうまくなるようにしているのかもしれない。この機能に関係している可能性が高いのは、歌を学習する数週間間に多くのHVCニューロンが他のニューロンに置き換わる現象である<sup>11</sup>。Prather たちが見つけたミラーニューロンは、置き換わらずに歌の発達過程を通じて安定している細胞群に属する。この安定性のおかげで、歌が変化していく一方で随伴発射シグナルを信頼できる状態に維持できていると考えられる。したがってこれらのニューロンは、感

覚運動が収束して発声の模倣を促進する中枢において、何らかの役割を果たしていることが示唆される<sup>8</sup>。

Prather たちの画期的な知見<sup>3</sup>によって、学習している歌の構造がしだいにできあがって学習対象の元の歌に似ていくときに、感覚運動の鏡のようなニューロンの活動の発生を追跡できる可能性が出てきた。さらには、1つの動作を実行した場合にもその動作を見たり聴いたりした場合にも、1つのニューロンが同じように応答できる仕組みの謎は、最初に発生する応答や、2つの応答が収束して1つの共通した神経表現に至る過程を調べることによって、解明できるのかもしれない。■

Ofer Tchernichovski & Josh Wallman、ニューヨーク市立大学(米)

- Hultsch, H. & Todt, D. *J. Comp. Phys. A* **165**, 197-203 (1989).
- Beecher, M. D., Campbell, S. E., Burt, J. M., Hill, C. E. & Nordby, J. C. *Anim. Behav.* **59**, 21-27 (2000).
- Prather, J. F., Peters, S., Nowicki, S. & Mooney, R. *Nature* **451**, 305-310 (2008).
- Rizzolatti, G., Fadiga, L., Gallese, L. & Fogassi, L. *Brain Res. Cogn. Brain Res.* **3**, 131-141 (1996).
- Meltzoff, A. N. & Prinz, W. *The Imitative Mind: Development, Evolution, and Brain Bases* (Cambridge Univ. Press, 2002).
- Craighero, L., Metta, G., Sandini, G. & Fadiga, L. *Prog. Brain Res.* **164**, 39-59 (2007).
- Gazzola, V., Aziz-Zadeh, L. & Keysers, C. *Curr. Biol.* **16**, 1824-1829 (2006).
- Troyer, T. W. & Doupe, A. J. *J. Neurophysiol.* **84**, 1224-1239 (2000).
- Olveczky, B., Andalman, A. S. & Fee, M. S. *PLoS Biol.* **3**, e153 (2005).
- Tumer, E. C. & Brainard, M. S. *Nature* **450**, 1240-1244 (2007).
- Scharff, C., Kirn, J. R., Grossman, M., Macklis, J. D. & Nottebohm, F. *Neuron* **25**, 481-492 (2000).