

他者の感覚・情動を推測する脳メカニズム

石田裕昭 (公益財団法人東京都医学総合研究所)

Brain mechanisms for prediction of other's perception and emotion

Hiroaki Ishida (*Tokyo Metropolitan Institute of Medical Science*)

(2016年1月30日受稿, 2016年5月6日受理)

Mirror neurons in the ventral premotor cortex (area F5) and inferior parietal cortex (area PFG) in the macaque monkey brain has provided the physiological evidence for direct matching of the intrinsic motor representations of the self and the visual image of the actions of others. The existence of mirror neurons implies that the brain has mechanisms reflecting shared self and other action representations. This may further imply that the neural basis self-body representations may also incorporate components that are shared with other—body representations. It is likely that such a mechanism is also involved in predicting other's touch sensations and emotions. However, the neural basis of shared body representations has remained unclear. Here, we propose a neural basis of body representation of the self and of others in both human and non-human primates. We review a series of behavioral and physiological findings which together paint a picture that the systems underlying such shared representations require integration of conscious exteroception and interoception subserved by a cortical sensory-motor network involving fronto-parieto-inner perisylvian circuits (the ventral premotor [PMv]—the ventral intraparietal area [VIP]/inferior parietal area [PFG]—secondary somatosensory cortex [SII]/insular cortex [IC]).

Key words: body representation, parietal cortex, secondary somatosensory cortex, insular cortex, ventral premotor cortex, mirror neuron, grooming, macaque monkeys

生体が他者に対して適応的に振る舞うためには、相手の動作意図や情動を理解する社会的認知機能が欠かせない。ミラーニューロンはこうした認知機能の神経基盤であると主張されている。ミラーニューロンの活動はマカクザルの腹側運動前野、下頭頂小葉から見出され、自分の手の動作と他者の動作の視覚像の両方に応答する。このことから他者の動作意図の予測に関わると主張されてきた。手の動作に関わるミラーニューロンがどのように他者の情動の推測に関わるかを示した実証的な証拠はないが、腹側運動前野、下頭頂小葉と双方向性の神経連絡を持つ二次体性感覚野 (SII野) と島皮質が他者の情動の推測に重要な役割を果たしていると考えられる (Figure 1)。本稿では、第23回日本感情心理学学会大会企画シンポジウム「感情の脳

科学」での発表内容に基づき、マカクザルを用いた神経解剖学研究と電気生理学研究を中心に、腹側運動前野-SII-島皮質-下頭頂小葉の神経ネットワークが関わる社会的脳機能について紹介する。

1. ミラーニューロンの性質と機能

私たちは、相手のしぐさを通じその意図を理解できる。こうした非言語コミュニケーションの神経基盤として、ミラーニューロン (mirror neuron) が知られている。ミラーニューロンはマカクザルの前頭連合野・高次運動領域に属する腹側運動前野 (ventral premotor cortex ; PMvあるいはarea F5とも呼ぶ) から記録された (Figure 1)。従来、F5野のニューロンは、手指や口の運動の色々なパターンに選択的に応答することから、手や口を使う目標志向的な運動プログラムの生成に関与すると主張されてきた (Gentilucci, Fogassi, Luppino, Matelli, Camarda, & Rizzolatti, 1989; Murata, Fadiga, Fogassi, Gallese,

Correspondence concerning this article should be sent to: Hiroaki Ishida, Frontal Lobe Function Project, Tokyo Metropolitan Institute of Medical Science, 2-1-6 Kamikitazawa, Setagaya-ku, Tokyo, 156-8506, Japan (e-mail: ishida-hr@igakuken.or.jp)

腹側運動前野

- 1) ミラーニューロン
- 2) 自他の動作の認識

PFG/VIP 野

- 1) 視覚と体性感覚の統合
- 2) 自他の身体部位の共有認知

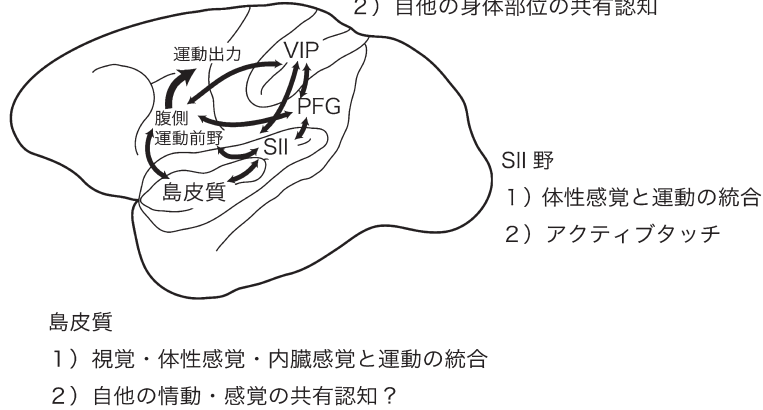


Figure 1. マカクザルの脳。自他の身体表象に関わる神経ネットワークと脳機能をまとめた。各領域は双方向性の神経結合を持つ

Raos, & Rizzolatti, 1997; Rizzolatti et al., 1987; Umiltà, Brochier, Spinks, & Lemon, 2007)。一方、F5野の特定の領域から記録される運動関連ニューロンのうち約2割は、サルが手や口で餌を摘む時に加えて（把持運動）、同様の動作を他者が遂行する場面をサルが観察した時（行為観察）にも発火した（Gallese, Fadiga, Fogassi, & Rizzolatti, 1996; Rizzolatti et al., 2014; Rizzolatti, Fadiga, Gallese, & Fogassi, 1996)。Rizzolattiらはこれらをミラーニューロンと命名し、他者の動作を観察している時に、他者の脳内に立ち上がっている運動プログラムを自己の脳内で再現する、つまり他者の脳の内部の状態を推測する脳メカニズムの基盤であると主張した（Rizzolatti & Craighero, 2004; Rizzolatti & Sinigaglia, 2010)。さらにミラーニューロンは、他者の運動の途中が見えなくても目標（掴むターゲット）がわかっている動作には応答する性質を持ち（Umiltà, Kohler, Gallese, Fogassi, Fadiga, Keysers, & Rizzolatti, 2001）、視覚だけでなく動作に伴う音（ピーナッツを割る音）にも応答する（Kohler, Keysers, Umiltà, Fogassi, Gallese, & Rizzolatti, 2002)。こうした結果に基づいてミラーニューロンは、特に他者の行為の意図理解に関わると主張されている。その後の研究で、F5野以外にも頭頂連合野に属する下頭頂小葉（inferior parietal area; PFG野）からもミラーニューロンが記録されている（Bonini, Rozzi, Serventi, Simone, Ferrari, & Fogassi, 2010; Fogassi, Ferrari, Geserich, Rozzi, Chersi, & Rizzolatti, 2005)。

運動制御に基づいたミラーニューロンの機能仮説は拡張され、動作意図に加えて他者の情動や感覚の推測（いわゆる共感）にまでミラーニューロンが関わると主張された（Gallese & Sinigaglia, 2010, 2011)。しか

し、そもそも手指や口の運動制御に関わるニューロンがどのように共感に関わるのかを示した実証的な証拠はなかった。腹側運動前野に視覚と運動情報を統合するミラーニューロンが発見されたように、視覚と体性感覚など異なる種類の感覚情報を統合する脳領域や感覚と情動情報を統合する脳領域には、他者の触覚や情動の推測に関わる神経基盤が存在する可能性がある。

2. 他者の体性感覚を予測する脳機能

頭頂連合野は、一次体性感覚野から体性感覚情報、後頭葉から視覚情報が入力され統合される多種感覚領域である。ヒトでは脳梗塞や脳出血による頭頂連合野の損傷によって、自分の身体の一部を自分のものと認められなくなったり、他人の身体と取り違えてしまったりすることから、頭頂連合野は自己身体の手触りや感覚や意識に関わると示唆される。最近になって健常者の中にも自己と他者の触覚を混同してしまう例がかなりの割合で見つかることがわかってきた。「ミラータッチ共感覚（mirror-touch synesthesia）」と呼ばれるこの共感覚を持つ人は、対面している他者の身体が触れられているのを見ているだけで、実際に自分の体が触られているわけではないにもかかわらず、自分も鏡像関係になった側の同じ身体部位にそこにはないはずの触覚を感じてしまう（Blakemore, Bristow, Bird, Frith, & Ward, 2005)。Blakemoreらはある1人のミラータッチ共感覚者と複数の非共感覚者に、人の顔と首が触られている映像、物が触られている映像を見せ、そのときの神経活動を機能的磁気共鳴画像法（fMRI）を用い脳内の血流変化を計測することで比較した。ミラータッチ共感覚者が人の身体が触られている映像を見ているときの一次体性感覚野の活動は、非共感覚者のそ

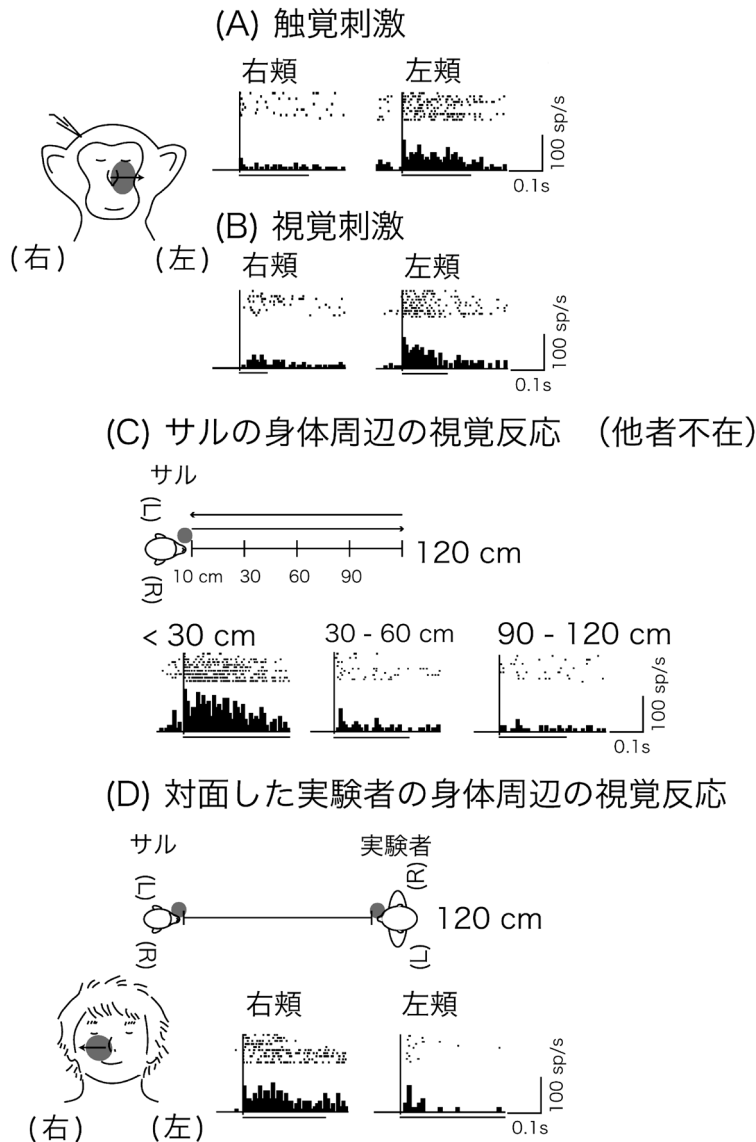


Figure 2. 自他の身体知覚に関わるミラーニューロン。(A) 触覚と (B) 視覚刺激に応答した頭頂間溝底部 (VIP野) ニューロン。(C) 他者がいない場合は、自己 (サル) の身体周辺の空間に視覚刺激が接近した時に応答した。(D) 他者の身体の有表現。このニューロンの場合は、自他間で鏡像対応した

れよりも大きかったが、興味深いことに、非共感者でも人の体が触られているのを見ているだけで、この一次体性感覚野の活動が上がるのがわかった。これはミラータッチ共感者かどうかにかかわらず、他者の体への接触という視覚情報が、体性感覚野でも何らかのかたちで処理されている可能性を示している。我々は、マカクサル脳のPFG野と頭頂間溝底部 (ventral intraparietal area; VIP野) から単一ニューロンの活動を記録し (Figure 1), サル頭頂葉連合野のニューロンが他者の身体部位に与えられた触覚刺激を自己 (サル) が観察したときにも反応することを発

見した (Ishida, Nakajima, Inase, & Murata, 2010)。

頭頂連合野のVIP野には視覚と触覚情報を単一ニューロンレベルで統合する多種感覚ニューロンが存在する。この種のニューロンは、顔、手、腕、胴などの特定の身体部位に視覚と触覚の両方の受容野を持ち、その身体部位に触れた時に体性感覚の反応を示し、またその身体部位の周辺に視覚刺激を提示しても反応する。VIP野とその近接領域には、こうした多種感覚ニューロンが集合し自己身体が表象されている。さらにVIP野のニューロンの機能的役割についてAvillacらは、身体に接近してくる物体の視覚情

報から、身体接触までの時間と身体への衝突の強度を予測し、衝突回避の運動プログラミング生成に関わると主張した (Avillac, Denève, Olivier, Pouget, & Duhamel, 2005)。そこで我々は、この領域のニューロンが他者の身体の部位に物体が接近したり、第三者に触られたりするところをサルが観察した時に反応するかどうか調べた (Ishida, Nakajima, Inase, & Murata, 2010)。

まず、実験者がサルの身体部位に触ったり、身体周辺の空間 (50cm以内) に視覚刺激を提示したりして、VIP野のニューロンが視覚と体性感覚に反応する多種感覚ニューロンかどうか調べた。その後、実験者がサルに対面するように腰掛け、実験者の身体を本人が触ったり、第三者に触ったり、あるいはそのすぐ近くに視覚刺激を提示したりして同じニューロンの反応を調べた。Figure 2にVIP野から記録した多種感覚ニューロンの反応を示した。このニューロンはサルの左頬への触覚刺激と視覚刺激に反応した (Figure 2A, B)。したがって、単一ニューロンのレベルで触覚と視覚情報が統合される、多種感覚ニューロンである。加えて、サルの目前に他者が居ないときは、サルの身体周辺 (Figure 1Cサルの頬から30cm未満) に呈示された視覚刺激にのみ反応した。興味深いことに、サルと他者 (実験者) が120cm離れて対面したときは、他者の右頬を第三者が触るところをサルが観察したときに反応した (Figure 2D)。この視覚反応は、自他間で同じ身体部位に刺激を加えなければ起こらず、自他の身体間で鏡像的な対応関係 (サルの左頬と実験者の右頬) を表現している (Figure 1A, B and D)。VIP野は、頭頂葉のミラーニューロンが発見されたPFG野と解剖学的結合が知られているので、他者の動作認識のもとになる他者身体についての情報はVIP野がもとになっている可能性がある。また、触覚モダリティのミラーニューロンの存在を初めて示した結果であり、ヒト脳において観察されたミラータッチ共感覚のような他者の触覚の推測に関わる脳機能を解明するうえで重要な発見である。

3. 他者の情動を予測する脳機能

不安な気持ちや体の痛みは、他者にそっと手を添えられると和らぐことがある。このとき安心や心地よさを感じているは撫でられた側だけではない。手を添え、撫でる側も手の動作を通じ相手と同様に安心感や心地よさを共有している。

他者の経験している肌触りや安らぎに共感するヒトの認知能力に関わる神経基盤を実証した研究はこれまでにないが、触る・撫でるという手の動きから生じる感覚と情動を統合する機能は、二次体性感覚野 (SII野) と島皮質が重要である (Figure 1)。手の動作によって互恵の関係に基づいた社会的情動が生じる例と

してサルでは、毛繕い (グルーミング) がある。マカクザルのグルーミングは、サルは手指を器用に動かし毛を掻き分け、サルに寄生したサルシラミの卵を精密に摘み取り、タンパク源としてそれを食べる。サルは、自己グルーミングと個体間で行われる社会的グルーミングを行う。前者が自身の衛生を保ち、同時にタンパク質を摂取するための行動であり自己の手の届く範囲の身体部位 (腕や足) において行われる。一方、後者は自己の目や手の届かない身体部位 (背中、顔、腹) に寄生したサルシラミを他者に取り除いてもらい、他者はグルーミングを提供した結果タンパク質を摂取できる個体間の互恵的行動である。さらにグルーミングを受けた個体は、心拍が低下することが明らかとなっていることから、安心感や心地よさを得ていると示唆される (Grandi & Ishida, 2015; Schino, Scucchi, Maestriperieri, & Turillazzi, 1988; Spruijt, van Hooff, & Gispen, 1992)。以上の点から社会的グルーミングは、互恵性に基づき他者との親和的な関係を築くためのコミュニケーション手段として機能していると示唆される。我々は、グルーミングは手の動きに基づいて他者の感覚、情動を推測する脳メカニズムを解明するための糸口となると考えた (Ishida, Forna, Grandi, Umiltà, & Gallese, 2013)。

そこで、まず触る・撫でるという手の動きから生じる感覚と情動を統合する機能について明らかとするために、マカクザルのSII野のニューロン活動を記録した。SII野は高次体性感覚野で、ヒト脳ではSII野の損傷によって手指の運動には障害がでないにもかかわらず、物体を触覚だけで認識する能力が障害される (触覚失認)。マカクザルの脳を用いた神経解剖学的研究は、SII野は前頭葉の腹側運動前野、頭頂葉のVIP・PFG野と双方向性の神経連絡を持つことが明らかとなっている (Figure 1)。したがって、SII野は手指の運動制御に関わる腹側運動前野との連携によって、手の動作によって生まれる触覚認識 (アクティブタッチ) に関わる可能性が示唆される。

SII野の手指操作に関連する体性感覚運動ニューロンの性質を調べる目的で、餌取り課題を遂行中のマカクザルのSII野から単一ニューロンの活動を記録した。記録したSII野のニューロン ($n=277$) のうち14%は、手指操作時に反応し (Figure 3A)、触覚刺激を受動的に手に加えられたときには反応しなかった。Figure 3Aのニューロン (a) は、「精密把持」、「手指探索」、「サイドグリップ」の動作のタイプにかかわらず反応し、ニューロン (b) は、「手指探索」に選択的に反応した。(a)、(b) どちらの例でも、触覚刺激には応答しなかったため、これらのニューロンは体性感覚ニューロンではなく、運動関連ニューロンである。手指課題中に強い反応を示した23ニューロンにおいて、3タイプの手指動作に対するニューロン

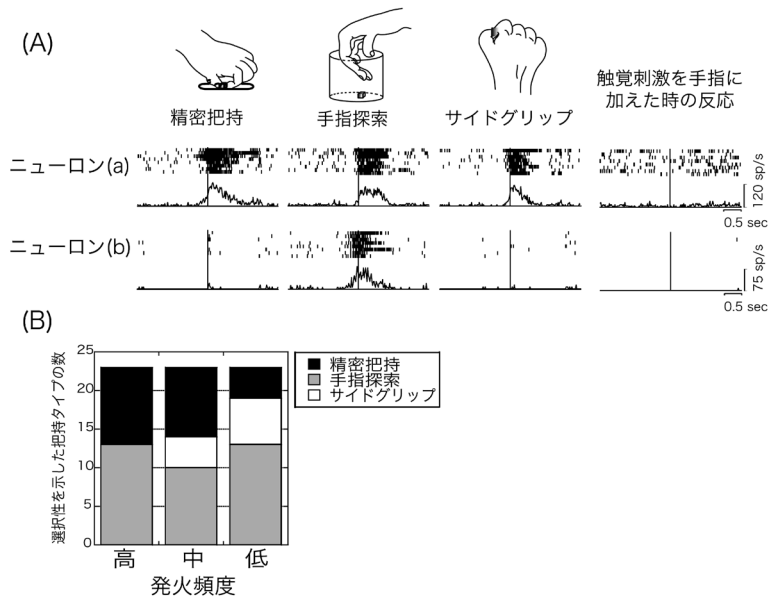


Figure 3. (A) 二次体性感覚野 (SII野) のアクティブタッチに関わるニューロン応答。手指動作の種類：精密把持，サルが人差し指と親指で餌を摘み出す動作 (Figure 3A左)；手指操作，カップから餌を探し出す探索動作 (Figure 3A中央)；サイドグリップ，親指の腹と人差し指の側方で餌を挟むように取る動作 (Figure 3A右)。(B) 二次体性感覚野 (SII野) の運動関連ニューロンが示す把持タイプの選択性。同一ニューロンについて，3タイプ (精密把持，手指探索，サイドグリップ) をテストし，ニューロンの発火頻度 (高，中，低) ごとに分類した。発火頻度が高かった把持のタイプは，精密把持と手指操作であった

の応答を比較し，最も強い反応を示した手指動作のタイプを高選択性とし，最も低い反応を示したタイプを低選択性，残りを中選択性として3タイプの手指動作に対するニューロン選択性を調べた (Figure 3B)。その結果，SII野の運動関連ニューロンは，人差し指と親指で餌を摘み出す動作 (精密把持) とカップから餌を探し出す探索動作 (手指探索) に選択的に反応することが分かった (Ishida, Fornia, Grandi, Umiltà, & Gallese, 2013)。

SII野はミラーニューロンとの関わりも示唆されている。Keysersら (2004) は，fMRIを用いた実験で，自分の足に触られるときに加えて，他者の足が触られるのを観察した時にもSII野が活動することを明らかにした (Keysers, Wicker, Gazzola, Fogassi, & Gallese, 2004)。また先述のミラータッチ共感覚の研究でも他者の身体に触れるところを観察したときにSII野の活動が示されている (Blakemore, Bristow, Bird, Frith, & Ward, 2005; Holle, Banissy, & Ward, 2013)。以上の議論から，撫でる手の動作から相手の触覚を推測する脳メカニズムには腹側運動前野とSII野，VIP・PFG野のネットワークが関わっていると示唆される。

一方，自己の手の動作によって生じる相手の情動反応を推測する脳メカニズムには，腹側運動前野とSII野，島皮質のネットワークが重要である。島皮質

はSII野と隣接する脳領域で，特殊感覚 (視覚，聴覚，平衡感覚，嗅覚，味覚) と全身の体性感覚に加えて，内蔵感覚 (空腹・満腹感，口渴感，尿意・便意，悪心，内臓痛) を含めた全感覚の統合に関わっている。また島皮質は大脳辺縁系に属し，扁桃体や腹側線条体，眼窩前頭皮質とネットワークを形成し，快・不快の情動価や報酬に基づく意思決定に関わる。さらにヒトでは他者の情動を推測するとき島皮質が活動することが示唆されている。Wickerら (2003) は卵が腐った臭いを自己が嗅いだときと，同じ不快な臭いを他者が嗅いでいる場面を観察したときの両方で島皮質が活動することを明らかとした (Wicker, Keysers, Plailly, Royet, Gallese, & Rizzolatti, 2003)。一方，自己が優しく撫でられ心地良さを感じていたときと，他者が同様に撫でられている場面を観察したときにも島皮質が活動することが示されている (Morrison, Löken, & Olausson, 2010; Olausson et al., 2002)。

SII野の運動関連ニューロンが選択性を示した手指動作の組み合わせを見てみると，毛をかき分ける手指探索からサルシラミを摘む精密把持に至る一連の動作は，サルの行うグルーミング動作と類似する。SII野で運動関連ニューロンを記録した領域と強い神経連絡を持つ島皮質の後方領域にて，自己がグルーミングを受けているときと，他者がグルーミングを受けているところを観察したときに反応するニューロンを

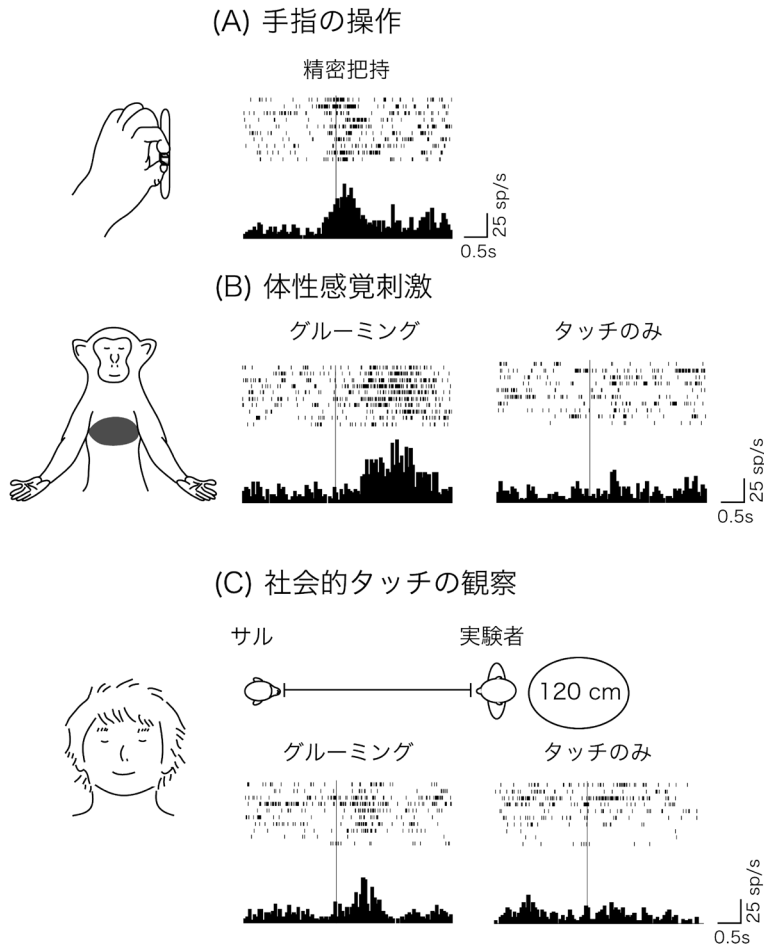


Figure 4. 島皮質のグルーミングに反応する単一ニューロン。(A) サルが精密把持で餌を取る動作に反応した。同じニューロンは (B) グルーミングに選択的に反応し, (C) 対面した他者がグルーミングを受ける場面をサルが観察したときにも反応した

記録した。Figure 4に示したニューロンは、サルが精密把持で餌を取る動作をした時に選択的に反応した (Figure 4A)。さらに、同一のニューロンは、実験者がサルの胸の毛にグルーミングをしたときに選択的に反応したが、同一部位の皮膚に触った時には反応しなかった (Figure 4B)。興味深いことに、このニューロンは、サルと対面した実験者の頭髪を第三者がグルーミングするところをサルが観察したときにも反応した。ところが、同じ部位を単純に触る動作をサルが観察したときには反応がなかった。これは予備的な結果であるが、このタイプのニューロンが腹側運動前野、SII野と連携し、他者の情動を推測する脳メカニズムに関与している可能性がある。

4. 脳の中の自己と他者身体の共存

本稿では、自己と他者の脳内表現は、自己身体の表象に基づくことを議論した。マカクザルにおいて

は、他者動作に対して反応する腹側運動前野のミラーニューロンは、自己が運動するときに獲得した視覚運動情報を利用して、相手の運動情報について推測する機能を持つと考えられている。一方、頭頂葉・島皮質のミラーニューロンは、自己身体の視覚情報に加えて、体性感覚情報・内臓感覚情報を統合した「身体表象」を利用し、自己と同様の身体構造を持つ他者の体性感覚や情動を推測するのではないだろうか。腹側運動前野-SII野-島皮質-下頭頂小葉が形成する神経ネットワークが自己の身体表象に基づき、他者の動作意図、感覚、情動を推測する脳メカニズムに関与することが示唆される (Figure 1)。

引用文献

Avillac, M., Denève, S., Olivier, E., Pouget, A., & Duhamel, J.-R. (2005). Reference frames for rep

- resenting visual and tactile locations in parietal cortex. *Nature Neuroscience*, **8**, 941–949.
- Blakemore, S. J., Bristow, D., Bird, G., Frith, C., & Ward, J. (2005). Somatosensory activations during the observation of touch and a case of vision-touch synaesthesia. *Brain: a Journal of Neurology*, **128**, 1571–1583.
- Bonini, L., Rozzi, S., Serventi, F. U., Simone, L., Ferrari, P. F., & Fogassi, L. (2010). Ventral premotor and inferior parietal cortices make distinct contribution to action organization and intention understanding. *Cerebral Cortex*, **20**, 1372–1385.
- Fogassi, L., Ferrari, P. F., Gesierich, B., Rozzi, S., Chersi, F., & Rizzolatti, G. (2005). Parietal lobe: From action organization to intention understanding. *Science*, **308**, 662–667.
- Gallese, V., Fadiga, L., Fogassi, L., & Rizzolatti, G. (1996). Action recognition in the premotor cortex. *Brain: a Journal of Neurology*, **119**, 593–609.
- Gallese, V., & Sinigaglia, C. (2010). The bodily self as power for action. *Neuropsychologia*, **48**, 746–755.
- Gallese, V., & Sinigaglia, C. (2011). What is so special about embodied simulation? *Trends in Cognitive Sciences*, **15**, 512–519.
- Gentilucci, M., Fogassi, L., Luppino, G., Matelli, M., Camarda, R., & Rizzolatti, G. (1989). Somatotopic representation in inferior area 6 of the macaque monkey. *Brain. Behavior and Evolution*, **33**, 118–121.
- Grandi, L. C., & Ishida, H. (2015). The physiological effect of human grooming on the heart rate and the heart rate variability of laboratory non-human primates: A pilot study in male rhesus monkeys. *Frontiers in Veterinary Science*, **2**, 50.
- Holle, H., Banissy, M. J., & Ward, J. (2013). Functional and structural brain differences associated with mirror-touch synaesthesia. *NeuroImage*, **83**, 1041–1050.
- Ishida, H., Forna, L., Grandi, L. C., Umiltà, M. A., & Gallese, V. (2013). Somato-motor haptic processing in posterior inner perisylvian region (SII/pIC) of the macaque monkey. *PloS One*, **8**, e69931.
- Ishida, H., Nakajima, K., Inase, M., & Murata, A. (2010). Shared mapping of own and others' bodies in visuotactile bimodal area of monkey parietal cortex. *Journal of Cognitive Neuroscience*, **22**, 83–96.
- Keysers, C., Wicker, B., Gazzola, V., Fogassi, L., & Gallese, V. (2004). A Touching Sight: SII/PV Activation during the observation and experience of touch. *Neuron*, **42**, 335–346.
- Kohler, E., Keysers, C., Umiltà, M. A., Fogassi, L., Gallese, V., & Rizzolatti, G. (2002). Hearing sounds, understanding actions: Action representation in mirror neurons. *Science*, **297**, 846–848.
- Morrison, I., Löken, L. S., & Olausson, H. (2010). The skin as a social organ. *Experimental Brain Research*, **204**, 305–314.
- Murata, A., Fadiga, L., Fogassi, L., Gallese, V., Raos, V., & Rizzolatti, G. (1997). Object representation in the ventral premotor cortex (area F5) of the monkey. *Journal of Neurophysiology*, **78**, 2226–2230.
- Olausson, H., Lamarre, Y., Backlund, H., Backlund, H., Morin, C., et al. (2002). Unmyelinated tactile afferents signal touch and project to insular cortex. *Nature Publishing Group*, **5**, 900–904.
- Rizzolatti, G., Cattaneo, L., Fabbri-Destro, M., & Rozzi, S. (2014). Cortical mechanisms underlying the organization of goal—Directed actions and mirror neuron-based action Understanding. *Physiological Reviews*, **94**, 655–706.
- Rizzolatti, G., & Craighero, L. (2004). THE MIRROR—NEURON SYSTEM. *Annual Review of Neuroscience*, **27**, 169–192.
- Rizzolatti, G., Fadiga, L., Gallese, V., & Fogassi, L. (1996). Premotor cortex and the recognition of motor actions. *Cognitive Brain Research*, **3**, 131–141.
- Rizzolatti, G., Gentilucci, M., Fogassi, L., Luppino, G., Matelli, M., & Ponzoni-Maggi, S. (1987). Neurons related to goal-directed motor acts in inferior area 6 of the macaque monkey. *Experimental Brain Research*, **67**, 220–224.
- Rizzolatti, G., & Sinigaglia, C. (2010). The functional role of the parieto-frontal mirror circuit: Interpretations and misinterpretations. *Nature Reviews Neuroscience*, **11**, 264–274.
- Schino, G., Scucchi, S., Maestripieri, D., & Turillazzi, P. G. (1988). Allogrooming as a tension-reduction mechanism: A behavioral approach. *American Journal of Primatology*, **16**, 43–50.
- Spuijlt, B. M., van Hooff, J. A., & Gispen, W. H. (1992). Ethology and neurobiology of grooming behavior. *Physiological Reviews*, **72**, 825–852.
- Umiltà, M. A., Brochier, T., Spinks, R. L., & Lemon, R. N. (2007). Simultaneous recording of macaque premotor and primary motor cortex neuronal populations reveals different functional contributions to visuomotor grasp. *Journal of Neurophysiology*, **98**, 488–501.
- Umiltà, M. A., Kohler, E., Gallese, V., Fogassi, L., Fadiga, L., Keysers, C., & Rizzolatti, G. (2001). I know what you are doing a neurophysiological study. *Neuron*, **31**, 155–165.
- Wicker, B., Keysers, C., Plailly, J., Royet, J. P., Gallese, V., & Rizzolatti, G. (2003). Both of us disgusted in my insula: The common neural basis of seeing and feeling disgust. *Neuron*, **40**, 655–664.