

Porozumenie motorickým akciám – hypotéza kontinua

Igor Farkaš, Michal Malý, Kristína Rebrová

Centrum pre kognitívnu vedu, KAI FMFI Univerzity Komenského
Mlynská dolina, 84248 Bratislava
{farkas,michal.maly,kristina.rebrova}@fmph.uniba.sk

Abstrakt*

Jednou z dôležitých základných kognitívnych schopností človeka (a niektorých druhov zvierat) je porozumenie pozorovaným motorickým akciám. Súčasné teórie porozumenia akciám možno rozdeliť do dvoch skupín, ktoré sa líšia pohľadom na úlohu zrkadliacich neurónov, objavených v mozgu opíc i človeka. Vizuálna hypotéza predpokladá porozumenie akciám na základe čisto perceptuálnej analýzy, zatiaľ čo hypotéza priameho párovania predpokladá vznik motorickej rezonancie v mozgu pozorovateľa. V príspevku ponúkame kompromisnú hypotézu o porozumení akciám ako o kontinuu, kde hĺbka porozumenia závisí od miery/presnosti mapovania pozorovanej akcie na motorický repertoár pozorovateľa. Nad touto schopnosťou sa zamýšľame aj v širšom kontexte senzomotorickej interakcie a tvorbe ukotvených významov.

1 Úvod

Človek je výrazne sociálna bytosť, a tak sociálne interakcie a porozumenie dianiú naokolo majú preňho veľký význam (Gallese, Keysers a Rizzolatti, 2004). Kvôli komplexnosti okolitého sveta je ťažké hovoriť vo všeobecnosti, čo porozumenie ako také znamená pre človeka. Porozumenie sa týka nielen jazyka, ale aj objektov, udalostí, situácií, a fakticky ľubovoľných statických alebo sekvenčných podnetov, ako napr. motorické akcie, ktoré sú ekologicky relevantné. My sa zameriame na porozumenie fyzickým motorickým akciám, ktoré je vlastné nielen človeku, ale aj iným živočíchom, a ktoré v prípade človeka pravdepodobne umožňuje porozumieť aj abstraktnejším akciám. V tomto kontexte neexistuje konsenzus, lebo táto otázka úzko súvisí s tradičným sporom v kognitívnej vede, ktorý sa týka vzťahu medzi porozumením v rámci senzomotorického sveta človeka a abstraktnejšími procesmi súvisiacimi s vyššou kogníciou. Názory sa líšia aj v tom, čo sa vlastne deje v mozgu človeka pri pozorovaní

motorickej akcie, resp. do akej miery je to záležitosť spracovania len perceptuálnej informácie.

2 Zrkadliace neuróny

Záujem o štúdium sociálne orientovaných schopností človeka výrazne vzrástol po tom, čo boli objavené neurálne štruktúry, ktoré sa na týchto schopnostiach pravdepodobne podieľajú, a to systém zrkadliacich neurónov (mirror neuron system). Tie boli objavené najskôr u opíc a len nedávno aj u človeka. Funkcie tohto systému majú zjavne spoločné znaky, no identifikované boli aj rozdiely. Stručne si ich spomenieme.

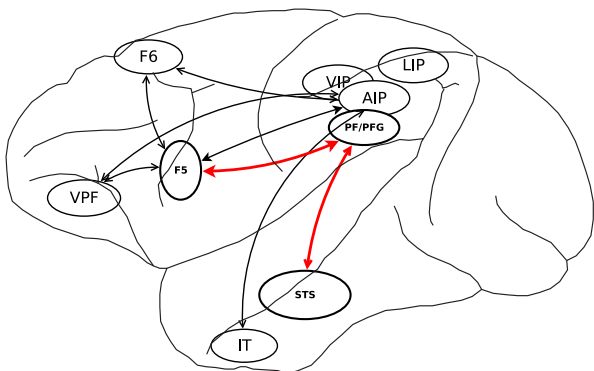
2.1 Zrkadliace neuróny u opíc

Zrkadliace neuróny boli pôvodne objavené vo ventrálnej premotorickej kôre (oblasť F5) u opíc rodu *Macaca Nemestrina* (Pellegrino a spol., 1992). Táto oblasť obsahuje neuróny, ktoré sú aktívne pri konkrétnych pohyboch ruky a úst (ako napr. uchopenie predmetu, držanie alebo trhanie). Mnoho z týchto neurónov reaguje iba na veľmi špecifické typy akcií (napr. jemné uchopenie predmetu) a niektoré z nich sú aktivované vizuálnymi podnetmi (Rizzolatti a spol., 1988). Pellegrino a spol. (1992) uviedli, že niektoré neuróny v tejto oblasti páľili nielen keď opica vykonávala nejakú akciu, ale aj keď pozorovala experimentátora ako vykonáva rovnakú akciu za predpokladu, že objekt na ktorý sa vzťahovala bol na scéne a akcia prebehla celá (napr. keď sa experimentátor natiahol za kúskom jedla a nakoniec ho uchopil). Zrkadliace neuróny nepáľili pri vykonávaní nezmyselných akcií, napríklad pri mávaní rukami, alebo pri prezentácii samostatného objektu (dokonca ani keď to bolo jedlo). Vlastnosti zrkadliacich neurónov a experimenty potvrdzujúce ich existenciu boli detailne opísané v prácach Gallese a spol. (1996) a Rizzolatti a spol. (1996).

Na základe prvých zistení sa zrkadliace neuróny dávali do súvisu len s rozpoznávaním akcií. Táto funkcia bola pripísaná takzvanému parietálno-frontálnemu observačno-exekučnému mozgovému okruhu, ktorý obsahuje oblasti F5 (premotorická kôra), PFG v prednej

* Tento príspevok bol podporený grantmi VEGA 2/0439/11, 1/0602/10 a KEGA K-09-016-00.

časti dolného temenného lalôčika (inferior parietal lobule, IPL) medzi oblasťami PF and PG, a v prednej medzitemennej oblasti (anterior intraparietal area, AIP), pozri Obr. 1. Druhé dve vymenované oblasti sú spojené s oblasťou F5, no tiež prijímajú vizuálnu informáciu vyššej úrovne z oblastí nachádzajúcich sa v hornej spánkovej brázde (superior temporal sulcus, STS) a dolnom spánkovom laloku (inferior temporal lobe, IT). V STS sú, podobne ako v F5, zakódované biologické pohyby, no keďže táto oblasť nereaguje na motorické podnety, nemožno ju (ani oblasť IT) považovať za pravú súčasť parietálno-frontálneho systému zrkadliacich neurónov.



Obr. 1. Schematická ilustrácia relevantných oblastí v mozgu makaka.

Zrkadliace neuróny boli neskôr objavené aj v iných častiach mozgu makakov, napríklad v bočnej medzitemennej oblasti (lateral intraparietal area, LIP), ktorá sa podieľa na zdieľanej pozornosti (joint attention, Shepherd a spol., 2009) a tiež v prednej medzitemennej oblasti (ventral intraparietal area, VIP). Neuróny vo VIP kódujú taktilné a vizuálne stimuly v osobnom priestore zvieratá. Táto oblasť pravdepodobne reprezentuje motorické akcie, ktoré sa vťahujú na telo, nie na objekt ako u F5 (Ishida a spol., 2010). Napriek prvotným predpokladom, že zrkadliaca aktivita sa viaže len na premotorickú kôru boli zrkadliace neuróny objavené aj v primárnej motorickej kôre (M1) a chrbtových premotorických oblastiach (PMD) (Tkach et al., 2007). Z vyššie uvedených, relatívne nových objavov vyplýva, že funkcia zrkadliacich neurónov nespočíva len v asociovaní pozorovania a vykonávania, ale v rôznych asociačných úlohách špecifických pre oblasť, v ktorej sa nachádzajú.

2.2 Zrkadliace neuróny u človeka

Aj keď dôkaz o existencii zrkadliacich neurónov u človeka bol podaný len nedávno, neurálne predpoklady pre ich existenciu vznikli už pred pol storočím. Cohen-Seat a spol. (1954) a Gastaut a Bert (1954) pozorovali, že

ku desynchronizácii μ -rytmu v EEG signáli (frekvenčné pásmo α vln), ktorý je typický pre stav motorického pokoja, dochádza nielen vtedy, keď proband vykonáva nejakú akciu, ale aj keď akciu pozoruje. Oberman a Ramachandran (2007) tieto výsledky potvrdili a zistili, že túto motorickú odozvu vyvoláva u človeka pohľad nielen na iného človeka, ale aj na robotické rameno. Nepriama empirická podpora pre existenciu zrkadliacich neurónov u človeka zahŕňa štúdie na báze EEG alebo zobrazovacích metód MEG a TMS (Rizzolatti a Craighero, 2004). Na základe týchto štúdií centrum ľudského systému zrkadliacich neurónov pozostáva z prednej časti IPL, dolnej časti predústredného závitú a dolnej časti dolného čelového závitú (inferior frontal gyrus, IFG).

Prvým dôkazom existencie zrkadliacich neurónov na báze priameho merania aktivity neurónov (single-cell recording) bola nedávna štúdia (Mukamel a spol., 2010), ktorej subjektami bolo 21 pacientov s farmakologicky neliečiteľnou epilepsiou. Keďže išlo primárne o iný výskum, boli merané oblasti mozgu vybrané len z lekárskeho hľadiska, preto neobsahovali kritické oblasti záujmu, ako napríklad Brocovu oblasť, ktorá je možným homológom oblasti F5 u opíc (viď nižšie). Napriek tomu sa kolektívu podarilo namerať u niektorých neurónov rovnakú aktiváciu pri vykonávaní akcií rukami a emočných gest, ako pri ich sledovaní. Medzi oblasťami, v ktorých sa tento jav prejavil najviac patrili stredná časť čelového laloka (suplementárna motorická oblasť) a, čo ja zaujímavé, aj stredná časť temenného laloka. Podľa Mukamela a kolegov by mohla aktivita v tejto oblasti počas pozorovania akcie zodpovedať sa reaktiváciu pamäťových stôp uložených pri jej vykonávaní. Výsledky tejto štúdie potvrdzujú, že funkcia zrkadliacich neurónov závisí na oblasti, v ktorej sa nachádzajú.

Na rozdiel od opíc, zrkadliace neuróny u ľudí reagujú na široké spektrum podnetov, či už sú to nesmerované bezvýznamné pohyby rúk (Fadiga a spol., 1995) alebo akcie vykonávané rôznymi neľudskými efektormi, ako je robotické rameno či samotný nástroj (napr. kliešte), aj bez prítomnosti cieľového objektu (Peeters a spol., 2009). Ide tu teda o všeobecnejší a abstraktnejší mechanizmus, ktorý pravdepodobne zastrešuje oveľa viac kognitívnych funkcií než v prípade opíc.

3 Úloha zrkadliacich neurónov

Zrkadliace neuróny podľa Rizzolattiho a Arbiba (1998) hrajú dôležitú úlohu v dvoch základných kognitívnych schopnostiach, a to porozumení akciám a imitácii.

Opíšeme neurálny základ a hlavné teórie o úlohe zrkadliacich neurónov v týchto dvoch dôležitých schopnostiach a tiež stručne spomenieme niektoré ďalšie funkcie, najmä kódovanie cieľa, empatiu a jazyk.

Zatiaľ čo empatia a jazyk patria už k vyšším funkciám, porozumenie akciám, cieľu akcie a imitácia majú vzájomný súvis, ktorý si objasníme. Mohli by sme povedať, že Imitácia = porozumenie akcii + cieľu. Pre vysvetlenie porozumenia akcii môžeme použiť definíciu Gallese a spol. (1996), podľa ktorej je to „schopnosť rozpoznať, že iný subjekt vykonáva akciu, odlíšiť ju od iných akcií a reagovať vhodne na základe tejto informácie.“ Hurley (2008) vysvetľuje, že skutočná imitácia nevyžaduje len správne kopírovanie pohybov (ktoré predstavujú len *prostriedok* na dosiahnutie niečoho), ale aj správne okopírovanie *cieľov* (čiže to, čo chceme dosiahnuť). Skutočná imitácia sa vyskytuje u ľudí a (ako sa nedávno ukázalo) tiež u niektorých „vyšších“ živočíchov, ako sú vtáky a opice (pekný prehľad možno nájsť v Iacoboni, 2009). V kontexte porozumenia cieľu akcie je zaujímavé to, že existujú zrkadliace neuróny (Rizzolatti a Sinigaglia, 2010), ktoré kódujú cieľ pozorovanej motorickej akcie bez ohľadu na spôsob jej vykonania alebo okolnosti, v ktorom je akcia pozorovaná. Nie je teda nutné striktné spárovanie pozorovanej akcie s akciou z repertoáru pozorovateľa. Intuíciou za touto teóriou je to, že existujú dva typy zrkadliacich neurónov, podľa kongruencie (zhody) s pozorovanou akciou. *Striktne kongruentné* zrkadliace neuróny reagujú len na určitý typ motorickej akcie, napríklad len na určitý druh uchopenia. Na druhej strane, *široko kongruentné* neuróny reagujú na celé spektrum motorických akcií, ktoré majú ten istý cieľ (napr. preniesť jedlo do úst, nezávisle od spôsobu uchopenia). Existenciu neurónov, reagujúcich len na cieľ akcie, nie spôsob jej vykonania, potvrdzujú nedávne štúdie u opíc (Umiltà a spol., 2008) a s ľudskými subjektmi s chýbajúcou hornou končatinou (Gazzola a spol., 2007).

3.1 Porozumenie akciám – opozičné hypotézy

V kontexte porozumenia akciám boli navrhnuté dve hlavné hypotézy – klasická *vizuálna hypotéza* (visual hypothesis) a *hypotéza priameho párovania* (direct-matching hypothesis) – ktoré predstavujú výrazne kontrastujúce pohľady na lokalizáciu funkcie a tok informácie v mozgu (Rizzolatti a spol., 2001). Podľa vizuálnej hypotézy funguje porozumenie akcii čisto na báze vizuálnej analýzy rôznych častí scény bez potreby motorickej rezonancie. Hypotéza priameho párovania, naopak, prikladá motorickej rezonancii – čiastočnej aktivácii motorickej oblasti (F5) vizuálnymi stimulmi – centrálny význam. Aktivita zrkadliacich neurónov podľa tejto hypotézy predstavuje priame mapovanie pozorovanej akcie na motorickú skúsenosť pozorovateľa, ktorý na jej základe porozumie tomu, čo vidí.

Kritici teórie priameho párovania (Heyes, 2010; Hickok, 2008) a súčasne zástancovia vizuálnej hypotézy

tvrdia, že zrkadliace neuróny hrajú pri porozumení len marginálnu alebo dokonca žiadnu úlohu. Ich aktivácia je podľa nich len mimovoľným sprievodným javom. Jedným z hlavných argumentov proti motorickej teórii porozumenia bola námietka (Hickok, 2008), že takáto hypotéza nie je v súlade s disociáciami pacientov s poruchami motoriky (Mahon a Caramazza, 2005). Čisto motorická teória porozumenia tiež nevysvetľuje to, akým spôsobom rozoznávame akcie, ktoré nevieme vykonávať. Hickok uvádza príklad so saxofonistom: v prípade, že sledujeme niekoho hrať na saxofón, vieme, čo vykonáva aj bez toho, aby sme sami na saxofóne museli vedieť hrať. V snahe učiniť zadosť zástancom vizuálnej hypotézy, Rizzolatti a Sinigaglia (2010) navrhujú rozlišovať medzi dvoma typmi porozumenia akciám: motorickým a nemotorickým porozumením, pričom to nemotorické zahŕňa iba sémantickú znalosť a poskytuje tak pozorovateľovi len hrubú informáciu o pozorovanej motorickej akcii. V tomto zmysle hlboké porozumenie hre na saxofón môže nastať len v prípade, ak sám pozorovateľ má skúsenosť s hrou na takomto nástroji.

Obe spomínané hypotézy sú konzistentné s kontrastujúcimi pohľadmi (vtelené alebo nevtelené, embodied verus disembodied) na organizáciu konceptuálnych reprezentácií v mozgu v závislosti od úlohy senzomotorických systémov.

Vtelené teórie tvrdia, že obsah nejakého konceptu sa dá redukovať na senzomotorické prvky, zatiaľ čo nevtelené teórie sú proti. Odlišnosť sa odrzkadľuje aj v lokalizácii ťažiska spracovania neurálnej informácie. V prípade vizuálnej hypotézy je to vo ventrálnej dráhe, v prípade hypotézy priameho párovania v dorzálnnej dráhe a frontálnej kôre (viz časť 4.1)

4 Porozumenie akciám – hypotéza kontinua

Kritici hypotézy priameho párovania (Hickok a Hauser, 2010) často hovoria o porozumení aj v prípadoch, kedy by sme mohli tento jav označiť skôr ako *rozpoznanie*. V prípade nášho príkladu so saxofonistom pozorovateľovi stačí, aby činnosť ktorú vidí pomenoval, rozpoznať. My zastávame názor, že je dôležité tieto schopnosti rozlišovať. Pod pojmom „rozpoznanie“ chápeme jednoduchú klasifikáciu/kategorizáciu objektov, udalostí alebo akcií, zatiaľ čo „porozumenie“ si vyžaduje hlbší „vhlád“ do problematiky a teda implikuje účasť motorickej kôry a vnútornej simulácie. Navrhujeme, aby nebol rozdiel medzi rozpoznaním a porozumením chápaný binárne, teda rozumie/nerozumie, rozlišuje/nerozlišuje, ale ako spojitý fenomén. V takomto prípade môžeme schopnosť rozpoznať nejakú akciu chápať ako jeden bod na „osi porozumenia“, ktorý sa nachádza relatívne blízko pri jej začiatku, teda bude kedy pozorovateľ nevie ani len pomenovať čo vidí alebo

rozlíšiť, že vôbec nejakú akciu pozoruje. Rozpoznanie teda chápeme ako povrchné (plytké) porozumenie. Nakoľko je však porozumenie schopnosť gradovaná, striktná deliaca čiara medzi porozumením a rozpoznaním neexistuje.¹

Hĺbka porozumenia rastie s familiaritou subjektu s pozorovanou akciou. Ako zdôrazňujú Rizzolatti a Sinigaglia (2010), o dôležitej úlohe zrkadliacich neurónov hovorí aj existencia široko kongruentných neurónov, reagujúcich na rôzne typy pohybov, napríklad uchopení (Umiltà a spol., 2008), ktoré vedú k rovnakému cieľu. Takéto neuróny reprezentujú nielen samotnú činnosť, ale aj jej cieľ (napr. uchopenie jedla s cieľom zjesť ho). Široko kongruentné zrkadliace neuróny sa môžu tiež podieľať na širšom rozpoznaní akcie, ktorá nemusí byť vo svojej súčasnej podobe v repertoári pozorovateľa, ale podobá sa a zdieľa účel jemu známym akciám. V prípade, že akcia je v repertoári pozorovateľa predpokladáme, že takýto pozorovateľ bude mať lepšiu, kvalitnejšiu informáciu o pozorovanej akcii než iný. Príkladom môže byť sledovanie futbalového zápasu dvoma fanúšikmi, z ktorých jeden hrával aktívne súťažné futbal, zatiaľ čo druhý len sporadicky. Pri pozieraní pohybov futbalistu len ten prvý dokáže predikovať, či futbalista bude skórovať alebo nie (samozrejme, ak situácia je dostatočne detailná a nie príliš rýchla). Druhý sa môže vo svojej predikcii myliť, za čo môže nepresnosť v mapovaní na jeho repertoár. Podobný príklad by sa dal nájsť podstate ľubovoľnom pohybovom športe, tanci alebo iných pohyboch, ktoré sa človek dokáže naučiť. Predikciu našej hypotézy je, že hlboké porozumenie si vyžaduje vlastnú skúsenosť, čo sa napríklad využíva v niektorých povolaniach (výborný tréner býval sám futbalistom, člen tanečnickej komisie sám tancoval), kde táto skúsenosť umožňuje aj lepšie inštruovať trénovaný subjekt.

Hypotézu priameho párovania v kontexte gradovaného porozumenia môžeme otestovať navrhovaným behaviorálnym experimentom. Majme dve skupiny probandov, ktoré sa učia rozpoznávať jednoduchý, ale im nový a neznámy pohyb (napríklad rukami). Prvá skupina túto činnosť naozaj vykonáva a druhá iba pozoruje na videu so slovným komentárom. Naš predpoklad znie, že po skončení učenia bude prvá skupina oveľa schopnejšia pri vyhodnocovaní pozorovania tejto akcie. Táto skutočnosť sa dá overiť tak, že okrem rozlíšenia novej akcie od iných akcií odpovedajú probandi aj na doplňujúce otázky, napríklad

„bolo by možné takýmto pohybom uchopiť...?“ a podobne.

V definícii porozumenia akciám, spomenutej v časti 3 (Gallese a spol., 1996) zdôrazníme časť o tom, že subjekt musí byť schopný na pozorovanú akciu „vhodne reagovať“, čiže musí mať nejakú vnútornú reprezentáciu pozorovanej akcie. Je možné externe overiť existenciu tejto reprezentácie podľa jeho správania: Správna reakcia by mala byť pre agenta prínosom, a teda ju môžeme vopred očakávať a analyzovať. Treba podotknúť, že reakcia môže byť „nehodná“, aj ak agent verí, že koná správne. Skutočný výsledok jeho reakcie sa môže líšiť od toho, čo očakával, pretože samotný výkon môže byť ovplyvnený externými alebo internými faktormi (náhoda, únava), ale aj preto, že v skutočnosti pozorovanej akcii neporozumel dostatočne (a teda konal inak, ako by sa oplatilo). Vhodnosť reakcie však závisí od hĺbky porozumenia (je s ňou korelovaná).

4.1 Lokalizácia funkcie v mozgu

Naša pozícia má oveľa bližšie v hypotéze priameho párovania, než k vizuálnej hypotéze, no odlišuje sa od nej v tom, že tento fenomén porozumenia nechápeme dichotomicky, ale ako kontinuum. Z pohľadu dvoch dráh vizuálneho spracovania informácie, dorzálnej dráhy „kde“ a ventrálnej dráhy „čo“ umiestňuje vizuálna hypotéza porozumenie akciám do oblasti STS, ktorá sa ťahne spánkovým lalokom a leží medzi ventrálnou a dorzálnou dráhou, zatiaľ čo hypotéza priameho párovania kladie dôraz na dorzálnu dráhu, ktorej súčasťou sú aj premotorické oblasti obsahujúce zrkadliace neuróny. Hickok a Hauser (2010) uvádzajú, že k porozumeniu akcie dochádza už v STS, ktorú mylne považujú za súčasť ventrálnej dráhy. Tú dávajú do kontrastu s dorzálnou dráhou a hypotézou priameho párovania, ktorú chcú vyvrátiť. Podľa našej hypotézy kontinua dochádza k porozumeniu akciám v oboch neurálnych dráhach, ktoré spolu v konečnom dôsledku kooperujú. Napriek tomu, že STS nie je pravou súčasťou parietálno-frontálneho observačno-exekučného okruhu, táto oblasť je nutná pre jeho fungovanie, pretože doňho posiela vizuálnu informáciu, teda ju nemožno z tejto teórie vylúčiť.

V našej hypotéze si uvedomujeme, že porozumenie pozorovanej akcii nemusí vždy zhrňať motorickú rezonanciu, hlavne nie v jeho slabšej podobe. Celý proces spracovania vizuálnej informácie o pozorovanej akcii prebieha v oboch dráhach. Vizuálny vnem je najprv spracovaný v STS a následne projektovaný do parietálno-frontálneho observačno-exekučného okruhu, kde spúšťa aktivitu zrkadliacich neurónov. V prípade, že nedôjde k takejto odozve, je systém odkázaný len na vizuálnu analýzu v STS. V opačnom prípade je porozumenie

¹ V širšom kontexte sympatizujeme s kontinuálnym pohľadom na myseľ a spektrum mentálnych procesov, v rámci ktorým je porozumenie akciám príkladom (Spivey, 2007).

obohatené o motorickú rezonanciu a zvyšuje sa jeho hĺbka. Keďže STS sa nepodieľa len na rozpoznávaní akcií ale aj objektov, je možné, že v prípade saxofonistu predchádza rozpoznaniu činnosti rozpoznanie objektu a samotné pomenovanie pozorovanej činnosti sa odvíja od jednoduchšieho rozpoznania objektu.

Naša pozícia je v blízkom vzťahu s nedávnym návrhom Tessitoreho a kolegov (2010), že akékoľvek rozpoznávanie pozorovaného správania zahŕňa motorickú informáciu, či už ide o rozpoznanie alebo porozumenie. Motorická rezonancia nielen zabezpečuje motorické porozumenie, ale aj zjednodušuje a uľahčuje spracovanie vizuálnych vnemov v STS. Napriek tomu, že súhlasíme s pozíciou, ktorá vyzdvihuje úlohu motorických oblastí v sociálne orientovanom správaní, taktó podporujúcou teórie mentálnej simulácie, netvrdíme, že sa motorika musí zapájať v každom prípade. Ako vieme z rôznych disociačných štúdií (Mahon a Caramazza, 2005), rozpoznávanie akcií funguje aj v prípade, že motorická rezonancia nenastane a nastat' nemôže (napr. keď je motorika poškodená). Ako sme však zdôraznili, treba si uvedomiť, že vždy ide o určitý stupeň porozumenia, ktorý sa nedá brať absolútne.

4.2 Disociácia medzi percepciou a motorikou

Náš pohľad je v súlade s bohatými znalosťami z neuropsychológie, ktoré ukazujú, že procesy zabezpečujúce rozpoznanie a vykonanie akcie sú oddelené (Mahon a Caramazza, 2005), čo by svedčilo proti hypotéze priameho párovania. Prvým faktom, uvádzaným v Mahon a Caramazza (2005) sú pozorovania, že pacienti s poruchou v používaní objektov (apraxia) sú stále schopní vizuálne rozpoznať predvádzané akcie. A obrátene, pacienti s poruchou v rozpoznávaní akcií s použitím objektov (pantomimická agnózia) sú stále schopní tieto akcie vykonať. Toto svedčí o tom, že vnímanie a vykonávanie akcií nie sú úplne spojené (na úrovni správneho rozpoznania akcie), hoci istá závislosť tu musí byť. Tento fakt neprotirečí našej hypotéze, kde rozpoznanie akcie využíva aj zadné oblasti mozgu (STS).

Druhým faktom, uvedeným v Mahon a Caramazza (2005), je testovanie porozumenia akciám a objektom v spojitosti s celistvosťou a použiteľnosťou konceptuálnych poznatkov pri pacientoch s rôznymi druhmi senzoričných alebo motorických porúch. Predpokladom tu je, že konceptuálna znalosť sa nedá redukovať na čisto senzomotorické znalosti. Tvrdíme, že porucha senzomotorickej simulácie (ktorá je podľa vtelených teórií nevyhnutná na porozumenie akciám) nespôsobuje úplné vymazanie konceptuálnych vedomostí – správne reakcie respondentov v experimente môžu byť dosiahnuté čisto na základe rozpoznania vizuálnych príznakov akcie alebo objektu.

5 Porozumenie v širšom kontexte

Rozlišovanie medzi porozumením akciám a rozpoznávaním akcií je konzistentné s reprezentáciou významu, ak naň hľadíme z perspektívy kognitívnej sémantiky. Existuje niekoľko rôznych (druhov) entít, ktoré subjekty môžu pozorovať a pochopiť (čiže aktivovať reprezentáciu významu pozorovanej entity): akcie, (statické) objekty, situácie a koncepty.

Na rozdiel od jednoduchého rozpoznania objektu, porozumenie objektu zahŕňa extrakciu afordancií objektu (Gibson, 1977), ktoré sa odohráva v parietálno-motorických oblastiach (v prípade blízkeho objektu k tomu prispievajú kanonické neuróny²). Pripúšťame, že porozumenie objektu (čiže prístup ku konceptuálnym informáciám o objekte a ich spracovanie za účelom vyriešenia úlohy) sa môže odhrať aj bez účasti motorických oblastí (napr. v prípade ich poškodenia, ako ukázali Mahon a Caramazza, 2005). To môže byť rozdiel medzi porozumením objektu a porozumením akciám – len porozumenie akciám vyžaduje existenciu motorickej simulácie. Možno tiež predpokladať, že porozumenie situácii rovnako vyžaduje extrakciu afordancií v danej situácii a ich mentálnu simuláciu (čiže „čo by som mohol v takejto situácii urobiť“). Porozumenie konceptom môže byť tiež založené na senzomotorickej skúsenosti, ktorá zabezpečuje ich ukotvenie. Iné, abstraktné koncepty, aj keď nevyvolávajú priame senzomotorické spomienky, môžu byť založené na iných, perceptuálne ukotvených konceptoch (Barsalou a Wiemer-Hastings, 2005).

Naše tvrdenie, že hlboké porozumenie akciám vyžaduje motorickú simuláciu, je konzistentné s teóriou ukotvenej kognície (Barsalou, 1999). Vo všeobecnosti, fenomén pochopenia (či už objektu, udalosti, akcie) je proces, ktorý začína v spánkovej časti mozgovej kôry (pretože na jeho začiatku musí byť vnem), ale rýchlo sa rozšíri do frontálnych oblastí (a späť), čím sa uskutočňuje mentálna simulácia. V širšom kontexte, porozumenie niečomu vo všeobecnosti sa odohráva najmä vo frontálnych oblastiach. V prípade vnímaného objektu v blízkosti agenta je pochopenie obohatené o aktiváciu kanonických neurónov. V prípade situácie môže príslušná mentálna simulácia zahŕňať možné varianty agentovej reakcie predtým, než sa agent pre nejakú akciu rozhodne.

Myšlienka mentálnej simulácie, ktorá zahŕňa frontálne oblasti, nie je obmedzená na porozumenie správaniu, ale dá sa rozšíriť aj na jazykové porozumenie ukotvené v zmyslovej skúsenosti a akciách.

² Kanonické neuróny pália nielen keď subjekt vykonáva nejakú akciu s objektom, ale aj keď len vníma daný objekt vo svojej blízkosti. Tieto neuróny reprezentujú afordancie objektu, na rozdiel od zrkadliacich neurónov nepália pri pozorovaní akcie s daným objektom.

6 Úloha oblasti STS

Úloha oblasti STS v prípadoch porozumenia akciám a/alebo ich rozpoznania, ktorými sme sa zaoberali v tomto článku, nebola ešte plne docenená. Neuróny v STS nemajú vlastnosť zrkadlenia, napriek tomu malý zlomok z nich poskytuje vysoko abstraktné reprezentácie, nezávislé od pohľadu pozorovateľa, čo by mohlo zjednodušiť napojenie na motorické reprezentácie (Perrett a spol., 1991). Tieto bunky kódujú informácie v rámci, ktorý je nezávislý od pohľadu pozorovateľa, ale závisí len od objektu (Olson, 2003).

Viacero výpočtových modelov (pozri prehľad vo Farkaš, Malý, Rebrová, 2011) využilo existenciu tejto reprezentácie nezávislej od pohľadu agenta ako dôležitý predpoklad, ktorý im pomohol zjednodušiť zrkadlenie – zrakový vstup použitý pre vykonávané aj pozorované akcie mohol byť v oboch prípadoch nezávislý od agenta.

Hypotéza je, že bunky, ktoré sú citlivé na pohľad na objekt z viacerých strán, fungujú tak, že využijú a skombinujú vstupy z viacerých buniek z tej istej anatomickej oblasti, ktoré sú citlivé na konkrétny pohľad alebo pohľady na tento objekt alebo akciu. Takýto prístup je prijateľný aj z hľadiska výpočtového modelovania a bol veľakrát navrhnutý na základe fyziologických faktov (Perrett a spol., 1991; Hasselmo a spol., 1989). Analýza časovej štruktúry odoziev tento prístup podporuje, keďže bunky, ktoré sú citlivé na konkrétny pohľad odpovedajú s trochu menšou latenciou, ako bunky, ktoré sú nezávislé na pohľade (Perrett a spol., 1991).

Je zaujímavé, že citlivosť na zorný uhol (stupeň invariantnosti) nie je striktná (citlivý/necitlivý) ale spojitá. Niektoré bunky pália v širšom intervale zorných uhlov, a teda slúžia ako medzistupeň v hierarchickom spracovaní. Zdá sa, že je to podobná situácia, ako pri kongruentných zrkadliacich neurónoch vo frontálnom kôre. Z hľadiska učenia, premenlivý stupeň špecializácie určuje stupeň zovšeobecnenia vstupnej informácie. V doméne rozpoznávania vzorov je to všadepřítomný jav.

Na druhej strane, použitie predpokladu invariantnej reprezentácie bolo spochybnené Tessitorem a kolegami (2010), ktorí tvrdili, že do procesu interpretácie vizuálneho vstupu musia byť zahrnuté aj motorické oblasti, ktoré aktívne prispievajú k rozpoznaniu akcií a ich porozumeniu, a nie sú teda len pasívnymi prijímateľmi predspracovanej informácie. Svoje tvrdenie podporili simuláciou kategorizácie akcií uchopenia, kde „informácia zo zrkadliacich neurónov prispela k spracovaniu vizuálnych vstupov a zlepšila výsledky rozpoznávania akcií v porovnaní so spracovaním založeným čisto na vizuálnych vstupoch“ (Tessitore a spol., 2010). Tento fakt je podporený aj neuroanatomickými poznatkami, pretože sa vie, že oblasť

F5 je obojsmerne napojená na oblasť PF, a cez PF na STS (Matelli a Lupino, 2001).

Čo teda treba objasniť je to, ako prebieha proces spracovania v STS, ktorý poskytuje reprezentácie nezávislé od pohľadu pozorovateľa: Či ide o jednoduché spracovanie zdola nahor vo ventrálnej dráhe (asi využívajúc informáciu z oblastí MT/MST), alebo je potrebné do procesu zahrnúť aj motorickú informáciu. Tvrдили sme, že STS sa zúčastňuje na robustnom rozpoznávaní akcií, ktoré samo o sebe nevyžaduje podľa našich predpokladov motorickú zložku. Ľudia sú vskutku schopní rozpoznať široké spektrum biologických (aj nebiologických) akcií napriek tomu, že niektoré z nich nevedia namapovať na svoj motorický repertoár. Rozpoznanie akcií, ako ho definujeme my, možno docieľiť jednoduchých pozorovaním a analýzou postupnosti vzorov. Naviac sa zdá, že neuróny STS, ktoré kódujú zameranie na cieľ (oblasť TEa) poskytujú vizuálnemu systému bohaté pochopenie sveta, ktoré zahŕňa kauzalitu a zámery (ak je prítomný kontext; van Rooij a spol., 2008) bez toho, že by bolo nutné zapojiť frontálne oblasti (Perrett a spol., 1991).

Na druhej strane tvrdíme, že pochopenie akcií vyžaduje „vžiť sa do kože konajúceho“. Pochopenie akcií je spojitý fenomén, kde stupeň porozumenia závisí od zbehlosti pozorovateľa v danej akcii. Dalo by sa namietat, že takýto pohľad je najviac relevantný pre neobvyklé akcie, ktoré vyžadujú určitý tréning a teda nie sú bežne v ľudskom repertoári. To je pravda, ale je to zároveň konzistentné s tým, že (hlboké) porozumenie akciám sa týka buď „obyčajných“ akcií, spoločných pre všetkých ľudí, alebo špecifických akcií, porozumenie ktorým vyžaduje zvláštny tréning pozorovateľa. V súlade s našou definíciou vieme teda rozpoznať široké spektrum akcií, bez toho, aby sme im museli rozumieť – týka sa to akcií, ktoré nie sú v našom repertoári. Vieme napríklad rozpoznať, že orol krúži na oblohe, nerozumieme však presne tomu, aké to je, lietať ako orol v oblakoch.

7 Záver

Zhrnuli sme známe poznatky o zrkadliacich neurónoch a ich vlastnostiach. Analyzovali sme tiež kontrastujúce pohľady na vznik a úlohu zrkadliacich neurónov v rozpoznaní akcií a porozumení akciám. Navrhli sme hypotézu kontinua, podľa ktorej je porozumenie akciám spojitá a rastie s tým, čím viac je pozorovateľ zbehlý v pozorovanej akcii. Naša hypotéza zjednocuje protichodné názory a poskytuje konzistentný pohľad na niektoré zdanlivé protirečenia v známych faktoch. Taktiež sme vyjadrili presvedčenie, že úloha oblasti STS v kontexte porozumenia akciám sa nezdá byť dostatočne docenená, a preto si zrejme bude vyžadovať ďalší výskum.

Literatúra

- Barsalou L. (1999): Perceptual symbol systems. *Behavioral and Brain Sciences*, 22(04):577–660.
- Barsalou L., K. Wiemer-Hastings (2005). *Situating abstract concepts*, 129–163. Cambridge University Press.
- Cohen-Seat, G. a spol. (1954). Etudes expérimentales de l'activité nerveuse pendant la projection cinématographique. *Rev. Int. Filmologie* 5, 7–64.
- Fadiga L. a spol. (1995). Motor facilitation during action observation: a magnetic stimulation study. *Journal of Neurophysiology* 73(6), 2608.
- Farkaš I., M. Malý, K. Rebrová (2011). Mirror neurons: theoretical and computational issues. *Technická správa TR-2011-28*, FMFI Univerzita Komenského.
- Gastaut, H., J. Bert (1954). EEG changes during cinematographic presentation; moving picture activation of the EEG. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology* 6(3), pp. 433.
- Gibson J. (1977). The theory of affordances. In R. Shaw & J. Bransford (eds.), *Perceiving, Acting and Knowing*. Hillsdale, NJ: Erlbaum, 67–82.
- Hasselmo M. a spol. (1989). Object-centred encoding by face-selective neurons in the cortex in the superior temporal sulcus of the monkey. *Exp. Brain Res.*, 75, 417–429.
- Heyes, C. (2010). Where do mirror neurons come from? *Neuroscience and Biobehavioral Rev.*, 34(4), 575–583.
- Hickok, G. (2008). Eight problems for the mirror neuron theory of action understanding in monkeys and humans. *Journal of Cognitive Neuroscience* 21(7), 1229–43.
- Hickok, G., M. Hauser (2010). (Mis)understanding mirror neurons. *Current Biology*, 20(14), R593–4.
- Hurley C. (2008). The shared circuits model (SCM): how control, mirroring, and simulation can enable imitation, deliberation, and mindreading. *Behavioral and Brain Sciences*, 31(1), 1–22.
- Ishida, H. a spol. (2010). Shared mapping of own and others' bodies in visuotactile bimodal area of monkey parietal cortex. *Journal of Cogn. Neurosci.* 22(1), 83–96.
- Mahon, B., A. Caramazza (2005). The orchestration of the sensory-motor systems: Clues from neuropsychology. *Cognitive Neuropsychology* 22(3/4), 480–494.
- Matelli, M., G. Lupino (2001). Parietofrontal circuits for action and space perception in the macaque monkey. *NeuroImage* 14, 27–32.
- Mukamel, R. a spol. (2010). Single-neuron responses in humans during execution and observation of actions. *Current Biology*.
- Oberman, L., V. Ramachandran (2007). The simulating social mind: The role of the mirror neuron system and simulation in the social and communicative deficits of autism spectrum disorders. *Psychol. Bulletin* 133(2), 310.
- Olson, C. (2003). Brain representation of object-centred space in monkeys and humans. *Annual Review of Neuroscience* 26, 331–354.
- Peeters, R. a spol. (2009). The representation of tool use in humans and monkeys: common and uniquely human features. *Journal of Neuroscience* 29(37), 11523–11539.
- Perrett, D. a spol. (1991). Viewer-centred and object-centred coding of heads in the macaque temporal cortex. *Experimental Brain Research* 86(1), 159–73.
- Rizzolatti, G., M. Arbib (1998). Language within our grasp. *Trends in neurosciences* 21(5), 188–194.
- Rizzolatti, G., L. Craighero (2004). The mirror-neuron system. *Annual Review of Neuroscience* 27, 169–92.
- Rizzolatti, G., C. Sinigaglia (2010). The functional role of the parieto-frontal mirror circuit: interpretations and misinterpretations. *Nature Rev. Neurosci.*, 11(4), 264–74.
- Shepherd, S. a spol. (2009). Mirroring of attention by neurons in macaque parietal cortex. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106(23), 9489–9494.
- Spivey M. (2007). *The Continuity of Mind*. Oxford University Press.
- Tessitore, G. a spol. (2010). From motor to sensory processing in mirror neuron computational modelling. *Biological Cybernetics* 103, 471–485.
- Tkach, D., J. Reimer, N. Hatsopoulos (2007). Congruent activity during action and action observation in motor cortex. *The Journal of Neuroscience*, 27(48), 13241–50.
- Umiltà M. a spol. (2008). When pliers become fingers in the monkey motor system. *PNAS*, 105(6), 2209–13.
- van Rooij, I., W. Haselager, H. Bekkering (2008). Goals are not implied by actions, but inferred from actions and contexts. *Behavioral and Brain Sciences* 31, 38–39.