

Univerzita Karlova v Praze  
Přírodovědecká fakulta  
Katedra antropologie a genetiky



**ZRCADLOVÉ NEURONY  
A JEJICH VÝZNAM PRO SOCIÁLNÍ VĚDY**

Bakalářská práce

Kateřina Bočková  
Praha 2007

Školitel: prof. MUDr. Josef Syka, DrSc.

## Obsah:

Abstrakt .....	3
Klíčová slova .....	3
Úvod .....	3
1. Techniky funkčního zobrazování mozku .....	4
1.1. Metody .....	4
1.2. Elektroencefalografie (EEG) .....	4
1.3. Funkční magnetická rezonance (fMRI) .....	5
1.4. Pozitronová emisní tomografie (PET) .....	6
1.5. Výhody a nevýhody metod .....	7
2. Systém zrcadlových neuronů .....	7
2.1. Systém zrcadlových neuronů u opic .....	7
2.1.1. Základní vlastnosti zrcadlových neuronů v oblasti F5 .....	7
2.1.2. F5 zrcadlové neurony pro činnosti úst.....	8
2.1.3. Okruh zrcadlových neuronů .....	9
2.1.4. Funkce zrcadlových neuronů u opic : porozumění činnostem .....	10
2.1.5. Důkaz funkce (porozumění činnostem) zrcadlových neuronů .....	11
2.2. Systém zrcadlových neuronů u lidí .....	13
2.2.1. Neurofyziologické důkazy .....	13
2.2.2. Studie zobrazující mozek: Stavba a vlastnosti systému zrcadlových neuronů ...	15
3. Systém zrcadlových neuronů a imitace (napodobování) .....	16
3.1. Napodobování činností přítomných v repertoáru pozorujícího .....	16
3.2. Učení napodobováním .....	18
4. Systém zrcadlových neuronů a komunikace .....	20
4.1. Komunikace pomocí gest .....	20
4.2. Zrcadlové neurony a vývoj řeči .....	21
4.3. Sluchové modality a systém zrcadlových neuronů .....	21
Závěr .....	23
Přehled použité literatury .....	23

**Abstrakt:**

Kategorie podnětů, které jsou tvořeny činnostmi konanými jinými jedinci, je velmi důležitá pro primáty a obzvláště pro lidi. Jestliže chceme přežít, musíme rozumět činnostem vykonaným jinými jedinci. Navíc sociální společnost není možná bez porozumění činnostem. V případě lidí existuje další schopnost, která je závislá na pozorování činností druhých: učení napodobováním. Na rozdíl od většiny druhů jsme schopni učit se pomocí napodobování – tato schopnost tvoří základ lidské kultury. V mé práci shrnuji údaje o neurofyziologickém mechanismu, mechanismu zrcadlových neuronů, který hraje podstatnou roli v porozumění činnostem a v napodobování. Zabývám se funkčními vlastnostmi zrcadlových neuronů u opic i lidí a probírám možný vztah zrcadlových neuronů s jazykem.

**Abstract:**

A category of stimuli of great importance for primates, humans in particular, is that formed by actions done by other individuals. If we want to survive, we must understand the actions of others. Furthermore, without action understanding, social organization is impossible. In the case of humans, there is another faculty that depends on the observation of others' actions: imitation learning. Unlike most species, we are able to learn by imitation, and this faculty is at the basis of human culture. In my review I present data on a neurophysiological mechanism, the mirror-neuron mechanism, that appears to play a fundamental role in both action understanding and imitation. I deal with the functional properties of the mirror-neuron system in monkeys and also in humans. And finally I discuss the possible relationship between the mirror-neuron system and language.

**Klíčová slova:** zrcadlové neurony, porozumění činnostem, napodobování, vývoj jazyka.

**Úvod:**

Cílem mé bakalářské práce je poskytnout přehled o systému zrcadlových neuronů. Je členěna do čtyř sekcí. V první se věnuji metodám a technikám zobrazování mozku. Ve druhé popisuji základní funkční vlastnosti zrcadlových neuronů u opic a rozebírám jejich roli v dorozumění. Předkládám také důkazy, že podobný systém neuronů existuje i u člověka. Třetí sekce ukazuje, že u člověka tyto neurony nehrají roli jen v dorozumění, ale hlavně také v napodobování. Poslední úsek je věnován hypotéze o vlivu systému zrcadlových neuronů při vývoji řeči.

## **1. Techniky funkčního zobrazování mozku**

Funkční zobrazování mozku (nebo také funkční mapování) lze definovat různým způsobem. Uvažujeme-li širěji pojatou definici, pak zahrnuje celý rozsah technik u nichž jsou fyziologické změny spojeny s mozkovou aktivitou. Asi nejkvalitnější metodou by bylo mapování činnosti jednotlivých neuronů, což je ovšem pro zobrazovací metody úkol téměř neřešitelný. Proto se metody funkčního mapování opírají o aktivitu rozsáhlých populací neuronů. To je naštěstí přístup s taktéž vysoce informativní hodnotou, jelikož jednotlivé neurony nepracují nezávisle, ale sdružují se do jistých funkčních oblastí. Tedy navzdory velmi malým rozměrům neuronů jsme schopni mapovat mozkové funkce i za použití prostorového rozlišení jednotek milimetrů či lepšího.

### ***1.1. Metody***

V současné době se pro funkční mapování používá řada metod vycházejících z odlišných principů a využívajících různých měřených veličin. Např. EEG (elektroencefalograf) snímá změny elektrických potenciálů na povrchu hlavy, MEG (magnetoencefalograf) obdobně snímá změny magnetického pole a PET (pozitronová emisní tomografie) změny metabolismu nebo krevního toku. Poměrně mladá je metoda zvaná funkční magnetická rezonance (fMRI), která k funkčnímu mapování používá MR tomografu.

### ***1.2. Elektroencefalografie (EEG)***

Elektroencefalografie (EEG) je vyšetření registrující aktuální elektrickou aktivitu mozku (Hovorka a kol. 2003). První popis metody pochází z roku 1929. Publikoval jej německý neurolog a psychiatr Johannes Berger. Na pořízených záznamových křivkách popsal základní rytmy alfa a beta. Postupně došlo k rozšíření metody. Dnes patří EEG k nejdůležitějším diagnostickým metodám v neurologii.

Vyšetření se provádí pomocí přístroje zvaného elektroencefalograf. Skládá se z několika elektrod (obvykle 16 až 25), které jsou pomocí drátů spojeny s vyhodnocovacím zařízením. Výsledek vyšetření (EEG křivka) se zobrazuje na monitoru a je vytisknut na připojené tiskárně.

Mozek při své činnosti podobně jako srdce tvoří elektrické proudy. Ty lze na povrchu hlavy speciálními elektrodami registrovat. Přístroj signály mnohonásobně zesílí a převede na výslednou křivku. Tvar a charakter křivky se odvíjí od aktuální aktivity mozku. Bdění i spánek mají svůj charakteristický EEG záznam.

Aktuální mozková aktivita závisí na právě prováděné činnosti. Na EEG křivce se popisuje několik různých vln. Alfa vlny se objeví obvykle v klidu při zavřených očích a počínajícím spánku. Rychlejší beta vlny jsou normálně přítomny při bdění a pozornosti. Delta vlny jsou nejpomalejší. Objevují se při hlubokém spánku. Spánek provázejí i pomalé theta vlny. Za normálních okolností ukazuje EEG záznam dospělého bdělého člověka na obou polovinách hlavy pouze alfa a beta vlny. V případě poškození některé oblasti mozku se objeví odlišnosti mezi pravou a levou polovinou mozku. Záznam nad postiženými oblastmi ukáže pomalé vlny nebo plochou linii, která znamená, že příslušná část mozku je natolik poškozena, že nevykazuje žádnou aktivitu.

### ***1.3. Funkční magnetická rezonance (fMRI)***

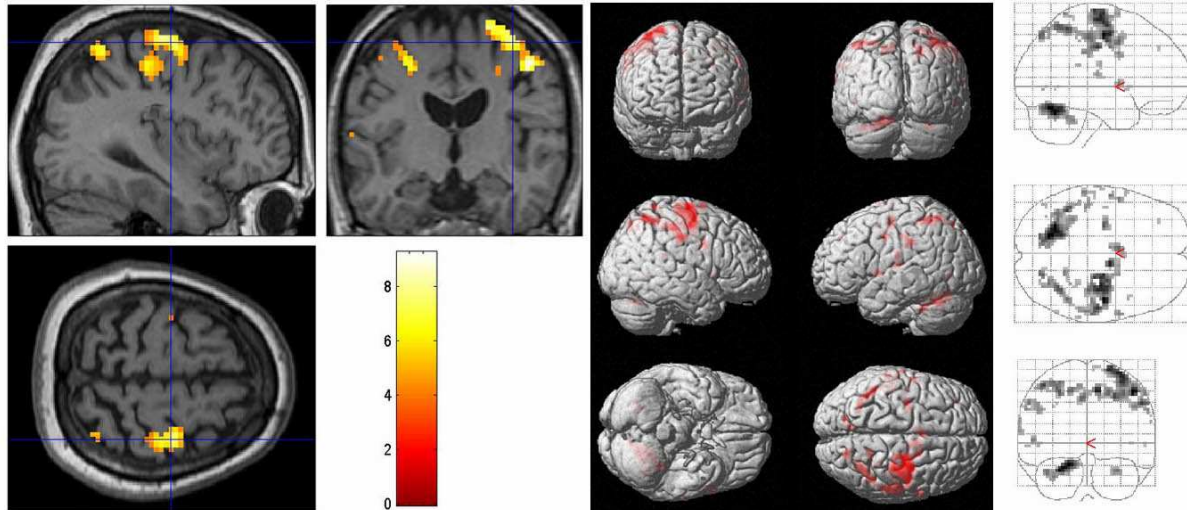
fMRI může využívat dvou způsobů nepřímého mapování neuronální aktivity. První způsob využívá lokálního zvýšení průtoku krve, tzv. perfuze, v místě neuronální aktivity. Druhý způsob využívá změnu poměru okysličené a neokysličené krve v místě neuronální aktivity, což se označuje jako BOLD efekt (blood oxygenation level dependent) (Clare 2005). Metody se pak nazývají BOLD fMRI a perfuzní fMRI. Pro vlastní funkční zobrazování se u fMRI používají MR snímky vážené tak, aby byly schopny zachytit výše popsané efekty.

fMRI se začala rozvíjet především v poslední dekádě 20. století a značně obohatila poznání v oblasti kognitivních neurověd a klinické neurofyziologie. Metoda tedy umožňuje na základě změny oxygenace krve a lokálního krevního průtoku nepřímo detekovat ty části mozkové kůry, které se podílejí na provedení kognitivní, motorické, či jiné úlohy vykonávané měřeným subjektem. Funkční MRI nalézá uplatnění především v neurofyziologickém výzkumu. Využití v klinické praxi je doposud ještě limitované (zejména je třeba odpovědná účast vyšetřované osoby), nicméně se začínají objevovat náznaky změny. Mezi vhodné klinické aplikace patří lokalizace řečových či motorických center.

### **Obr.: Snímek z funkční magnetické rezonance**

Ukázka je z blokově uspořádaného motoricky zaměřeného experimentu. Jedná se o sekvenční opoziční pohyb prstů na levé ruce vůči palci, kdy se vyšetřovaná osoba postupně dotýká jednotlivými prsty na ruce palce. Frekvence pohybů (doteků) je cca 1s. Úkol trvá zhruba 5 minut a během něj se vystřídá pět úseků pohybu (vždy 30 s) s pěti úseky klidu (rukou se neprovádí žádný pohyb) o stejné délce. Mimo vlastní pohyb prstů na ruce musí vyšetřovaný jedinec ležet naprosto v klidu.

Výsledek by měl ukazovat motorická centra zodpovědná za pohyb levé ruky a vlivem doteků prstů a palce taktéž centra senzorická. (Stuart Clare 2005)



### **1.4. Pozitronová emisní tomografie (PET)**

PET je neinvazivní vyšetřovací metoda, jedna z nejmodernějších možností diagnostického zobrazení v nukleární medicíně. Na rozdíl od jiných zobrazovacích metod, které umožňují pouze identifikaci anatomických struktur, PET zhodnotí metabolickou aktivitu buněk a upozorní s vysokou přesností na funkční změny orgánů.

Tato technologie je založena na použití izotopů emitujících pozitrony. Jako zdroje pozitronu se používají uměle vytvořené radioizotopy s krátkým poločasem přeměny, aby pacient byl podroben účinku záření radioizotopu co nejkratší dobu. Takový radioizotop se podá jako radiofarmakum vhodným způsobem pacientovi a sleduje se následné rozdělení izotopu v těle. Využívá se přitom specifického chování pozitronu při interakci s látkou.

Pozitron, který vznikne při radioaktivní přeměně radionuklidu, po uběhnutí krátké dráhy v látce (několik mm) interaguje s elektronem. Při této interakci pozitron i elektron zaniknou, a jsou vyzářeny v opačných směrech dva fotony, každý s energií 511 keV (Schmitt 2004). Dva fotony s danou hodnotou energie pohybující se v opačných směrech lze současně (v koincidenci) registrovat detektory umístěnými kolem sledovaného místa, uspořádanými nejlépe v prstencích. Vyhodnocením koincidenčních měření lze získat informaci o místě, kde k anihilaci páru elektron-pozitron došlo.

Výsledkem detekčního procesu a dalšího zpracování je obraz prostorového rozložení podaného radiofarmaka. Nejdůležitější a nejpoužívanější radiofarmakum v PET je <sup>18</sup>F fluorodeoxy-glukóza (FDG) (Schmitt 2004). Využívá se pro zobrazení oblastí s vysokým metabolickým obrátem glukózy v onkologii, kardiologii a neurologii.

### 1.5. Výhody a nevýhody metod

Uvedené metody se od sebe vzájemně liší prostorovým a časovým rozlišením. Nejvyšší časové rozlišení, ovšem současně s tím i nízké prostorové rozlišení, poskytují EEG a MEG. Nevýhodou PET je zejména vystavení vyšetřované osoby radioaktivnímu záření a špatné časové rozlišení. fMRI je neinvazivní, s poměrně vysokým prostorovým rozlišením a přijatelným časovým rozlišením. Může se tak jevit jako ideální metoda, ale má také svá negativa, např. kontraindikace vyšetření u osob s kardiostimulátorem, časovou a ekonomickou náročnost atd. Zmíněné metody samozřejmě nejsou úplným výčtem, zahrnují však nejpoužívanější možnosti funkčního zobrazování mozku.

Tab.: Výhody a nevýhody metod funkčního mapování mozku

Metoda funkčního mapování	Radiační zátěž	Prostorové rozlišení	Objemová kvantifikace	Temporální rozlišení
EEG	NE	řádu 1 až 10 mm	špatná	10 až 100 ms
MEG	NE	řádu 1 až 10 mm	špatná	10 až 100 ms
PET	ANO	řádu 1 až 10 mm	přijatelná	10 až 100 000s
fMRI	NE	řádu 0.1 až 10 mm	velmi dobrá	0.1 až 1000s

## 2. Systém zrcadlových neuronů

Zrcadlové neurony tvoří zvláštní třídu vizuomotorických neuronů, původně objevenou v F5 oblasti premotorické kůry u opic. Aktivují se tehdy, když sama opice provádí nějaký úkon, např. bere si ořech z podnosu, ale i tehdy, když pozoruje jiného jedince (opici či člověka), jak provádí tentýž úkon (Gallese a kol. 1996, Rizzolatti a kol. 1996).

### 2.1. Systém zrcadlových neuronů u opic

#### 2.1.1. Základní vlastnosti zrcadlových neuronů v oblasti F5

Existují dvě třídy vizuomotorických neuronů v oblasti F5 u opic: kanonické neurony, které reagují na předvedení předmětu, a zrcadlové neurony, které reagují, když opice sleduje činnost směřovanou na nějaký předmět (Rizzolatti a Luppino 2001). Aby se zrcadlové

neurony aktivovaly vizuálním podnětem, vyžadují existenci interakce mezi biologickým efektozem (ústa nebo ruce) a předmětem. Samotný pohled na předmět, na jedince napodobujícího nějakou činnost nebo na jedince vykonávajícího bezpředmětová gesta nestačí, ale uchopení nějakého předmětu již stimuluje systém zrcadlových neuronů k reakci.

Zrcadlové neurony vykazují vysoký stupeň zevšeobecnění. Neboť různé vizuální podněty zastupující ale stejnou činnost, mají stejný účinek na aktivaci zrcadlových neuronů. Například zrcadlové neurony reagují na lidskou ruku uchopující nějaký předmět stejně jako na opičí „ruku“ uchopující stejný předmět. Podobně reakce není ovlivněna tím, zda je činnost vykonávána blízko nebo daleko od opice, navzdory tomu, že velikost pozorované ruky je za těchto podmínek zjevně rozdílná.

Pro neuronovou aktivaci je důležité také konečné odměnění činnosti. Aktivace je stejně intenzivní v případě, kdy experimentátor uchopí potravu a dá ji opici, která je sledována, jako v případě, kdy potravu dostane jiná opice sdílející stejnou klec.

Důležitý funkční aspekt těchto neuronů je vztah mezi jejich vizuálními a motorickými vlastnostmi. Všechny zrcadlové neurony vykazují shodu mezi vizuální akcí, na kterou reagují, a motorickou odpovědí, kterou kódují. Podle rozsahu shody se zrcadlové neurony dělí na „striktně shodné“ a „shodné v širším měřítku“ (Gallese a kol. 1996).

U „striktně shodných“ neuronů má pozorování a vykonaná činnost shodný cíl (např. uchopení) a shodné prostředky pro dosažení cíle (např. přesný úchop). Představují jednu třetinu neuronů v F5 oblasti. Neurony „shodné v širším slova smyslu“ nevyžadují pro svou aktivaci pozorování přesně stejné činnosti, kterou motoricky kódují. Zabírají dvě třetiny neuronů v oblasti F5.

### *2.1.2. F5 zrcadlové neurony pro činnosti úst*

Rané studie zrcadlových neuronů se týkaly horního sektoru v oblasti F5, která je charakteristická především pro činnosti spojené s rukama. Nedávno byla provedena studie vlastností neuronů umístěných v laterální části F5 (Ferrari a kol. 2003), kde na rozdíl od horního sektoru převládají neurony související s činnostmi úst.

Výsledky ukázaly, že 25% studovaných neuronů má zrcadlové vlastnosti. Podle vizuálního podnětu byly zrcadlové neurony úst rozděleny do dvou kategorií: ingestivní a komunikační.



Ingestivní neurony reagují na pozorování činností spojených s ingestivními funkcemi (např. uchopení potravy ústy, její rozkousání či sání). Tyto neurony zabírají 80% z celkově zaznamenaných zrcadlových neuronů úst a z nich jedna třetina spadá do kategorie „striktně shodných neuronů“. Zbytek neuronů patří do kategorie neuronů „shodných v širším měřítku“.

Mnohem zajímavější jsou vlastnosti komunikačních zrcadlových neuronů. Nejeftektivnější činnost, na kterou reagují, je komunikační gesto jako například olizování rtů. Avšak z motorického hlediska se tyto neurony chovají jako ingestivní a jsou silně aktivní, když opice aktivně vykonává ingestivní činnost.

Tato nesrovnalost mezi počátečním vizuálním podnětem (komunikační) a aktivní činností (ingestivní) je trochu záhadná. Je již však zaznamenán návrh, že komunikační gesta (nebo alespoň některá z nich) jsou odvozena během vývoje z ingestivních činností (MacNeilage 1998). Z toho hlediska můžeme tvrdit, že komunikační zrcadlové neurony objevené v F5 odrážejí proces kortikalizace komunikačních funkcí ještě neosvobozených od jejich původního ingestivního základu.

### *2.1.3. Okruh zrcadlových neuronů*

Neurony reagující na pozorování činností vykonávaných jiným subjektem nejsou lokalizovány pouze v oblasti F5. Neurony s těmito vlastnostmi byly popsány i v oblasti kůry horní spánkové rýhy (STS) (Perrett a kol. 1990). Pohyby, které účinně vyvolávají neuronovou odpověď v této oblasti, jsou chození, otáčení hlavy, ohýbání těla a pohyb pažemi. Malá část STS neuronů je rovněž aktivní, když je cílem pozorování pohyb rukama (Perrett a kol. 1990).

Když srovnáme funkční vlastnosti STS a F5 neuronů, zjistíme dva rozdíly. První je, že STS neurony kódují mnohem více typů pohybů než F5. To však může být kvůli tomu, že STS toho dosahuje nepřímo skrze ventrální premotorickou kůru, kam jsou zasílány signály pocházející původně z STS. Tomu nasvědčuje i druhý rozdíl, jelikož se zdá, že STS nejsou obdarovány motorickými funkcemi.

Jinou korovou oblastí, kde se nacházejí neurony reagující na pozorování činností prováděných jinými jedinci, je oblast 7b nebo PF (Gallese a kol. 2002). Tato oblast vytváří přední část spodního temenního laloku. Dostává vstupní signál od STS a posílá důležitý výstupní signál do ventrální premotorické kůry včetně oblasti F5.

PF neurony jsou funkčně různorodé. Většina z nich (okolo 90%) reaguje na smyslové podněty, ale 50% z nich má také motorické vlastnosti, které jsou během konání specifických pohybů nebo činností aktivní (Gallese a kol. 2002).

PF neurony reagující na smyslové podněty se rozdělují do několika skupin: somatosenzorické neurony (33%), vizuální (11%) a bimodální neurony (somatosenzorické a vizuální) (56%). Přibližně 40% vizuálních neuronů specificky reaguje na pozorování činností a přibližně dvě třetiny z nich mají zrcadlové vlastnosti (Gallese a kol. 2002).

Korový okruh zrcadlových neuronů se tedy skládá ze dvou hlavních regionů: přední části spodního temenního laloku a ventrální premotorické kůry. STS neurony jsou velmi příbuzné, ale kvůli absenci motorických funkcí nemohou být považovány za jednu z hlavních oblastí.

#### *2.1.4. Funkce zrcadlových neuronů u opic : porozumění činnostem*

O funkci zrcadlových neuronů jsou rozvíjeny dvě hypotézy. První je, že zrcadlové neurony zprostředkovávají napodobování (Jeannerod 1994). Druhá mluví o tom, že zrcadlové neurony hrají podstatnou roli v porozumění činnostem (Rizzolatti a kol. 2001).

Obě tyto hypotézy jsou nejspíše správné. Nicméně můžeme vymežit dva problémové body. Za prvé, ačkoliv je mechanismus zrcadlových neuronů mechanismem o veliké evoluční důležitosti, skrze nějž primáti rozumí činnostem ostatních druhů, nemůžeme říci, že toto je jediný mechanismus zajišťující toto porozumění (Rizzolatti a kol. 2001). Za druhé, jak bude popsáno níže (viz 3. kapitola), systém zrcadlových neuronů je základním kamenem napodobování (imitace) u člověka. Laici jsou často přesvědčeni o tom, že napodobování je primitivní kognitivní (významová) funkce, ale není to správně. Existuje rozsáhlá úmluva mezi etology, že napodobování, schopnost učit se opakováním činností pozorovaných u jiných (Thorndyke 1898), je přítomno mezi primáty pouze u lidí a pravděpodobně u lidoopů (Tomasello a Call 1997, Whiten a Ham 1992). Proto tedy primární funkcí zrcadlových neuronů nemůže být napodobování.

Jak zprostředkují zrcadlové neurony porozumění činnostem konaným jinými jedinci? Navržený mechanismus je docela jednoduchý. Po každé, když vidíme jedince vykonávajícího nějakou činnost, jsou neurony reprezentující tuto akci aktivovány v premotorické kůře pozorujícího. Toto automaticky vyvolané motorické zastoupení pozorované činnosti odpovídá tomu, jež je spontánně vyvolané u jedince vykonávajícího danou činnost, jejíž výsledek je tomuto jedinci znám. Takto zrcadlový systém přeměňuje vizuální informace na znalosti (Rizzolatti a kol. 2001).

### 2.1.5. *Důkaz funkce (porozumění činností) zrcadlových neuronů*

Na první pohled nejjednodušší a nejpřímější cesta, jak dokázat, že zrcadlové neurony mohou za porozumění různým činnostem, je jejich zničení. Poté co je vyřadíme z funkce, vyzkoušíme, zda opice i přesto tento defekt dokáže porozumět činnosti vykonané jinou opicí. Ve skutečnosti to ale není tak jednoduché, jelikož systém zrcadlových neuronů je bilaterální a zahrnuje rozsáhlé části temenní a premotorické kůry. Dalším problémem je fakt, že existují i jiné mechanismy, které mohou zprostředkovat porozumění nějaké činnosti (Rizzolatti a kol. 2001). A v neposlední řadě tak rozsáhlé narušení, jaké je požadováno pro odpojení zrcadlových neuronů, může způsobit více všeobecných kognitivních (významových) defektů, které mohou ztížit interpretaci výsledků.

Alternativní cestou, jak otestovat hypotézu, že zrcadlové neurony hrají důležitou roli v porozumění činnostem, je stanovit aktivitu zrcadlových neuronů za podmínek, ve kterých opice rozumí významu právě konané akce, ale aniž by měla přístup k vizuálnímu obrazu, který zrcadlové neurony aktivuje. Jestliže zrcadlové neurony zprostředkovávají porozumění činnosti, jejich aktivita by měla odrážet význam pozorované činnosti a ne její vizuální obraz.

Na základě tohoto uvažování byly provedeny dvě série experimentů. První testovala, zda zrcadlové neurony v oblasti F5 jsou schopny rozpoznat činnosti podle jejich zvuku (Kohler a kol. 2002). Druhá zjišťovala, zda psychické zastoupení činnosti také spouští aktivitu zrcadlových neuronů (Umiltá a kol. 2001).

Kohler a kol. (2002) pozorovali aktivitu F5 zrcadlových neuronů, když opice sledovala hlučnou činnost (např.: trhání papíru), ale také při předvedení stejného zvuku, tentokrát však aniž by činnost viděla. Výsledky ukázaly, že přibližně 15% zrcadlových neuronů citlivých na předvedení činnosti doprovázené zvukem rovněž reaguje na předvedení zvuku samotného. Reakce na zvukovou činnost tedy nezávisí na nesespecifických faktorech jako je například emocionální obsah podnětu. Neurony specificky reagující na zvukovou činnost byly pojmenovány „audio-vizuální“ zrcadlové neurony.

Neurony byly také testovány v experimentálním projektu, ve kterém byly dvě hlučné činnosti náhodně předváděny za různých podmínek. Nejprve za dobrých zrakových i zvukových podmínek, poté pouze za zrakových, následně pouze za zvukových a nakonec za dobrých motorických podmínek. Při motorických podmínkách opice provedla činnost směřovanou na předmět, kterou pozorovala nebo slyšela za smyslových podmínek.

Ze 33 studovaných neuronů vykazovalo 29 sluchovou volitelnost pro jednu ze dvou činností rukou. Volitelnost ve zrakové a sluchové podobě byla stejná a odpovídala preferované motorické činnosti.

Experiment provedený Umiltá a kol. (2001) měl trochu jiný přínos. Jestliže se zrcadlové neurony zúčastňují porozumění činnosti, pak se také mohou aktivovat za podmínek, ve kterých opice nevidí probíhající činnost, ale má dostatečné „klíče“ či pomůcky pro vytvoření psychické představy té dané činnosti. Neurony byly testovány za dvou základních podmínek. V prvním případě byla opici ukázána plně viditelná činnost směřovaná k nějakému objektu („plně viditelné“ podmínky). Ve druhém případě opice viděla stejnou činnost, ale konečná rozhodující část této činnosti byla skryta („skryté podmínky“). Před každým pokusem experimentátor umístil kousek potravy za stěnu tak, aby opice věděla, že tam je nějaký předmět. Byly studovány pouze ty zrcadlové neurony, které se aktivovaly během pozorování konečné fáze uchopení či držení.

Hlavním výsledkem pokusu bylo, že neurony reagovaly na pozorování uchopení a držení (A, za plně viditelných podmínek) a zároveň se také aktivovaly, když byl spouštěcí podnět (přibližující se ruka k podnětu a následně jeho držení) skryt před zrakovou opice (B, za skrytých podmínek). Jako u většiny zrcadlových neuronů pozorování napodobené činnosti, ať už za plně viditelných podmínek (C) nebo za podmínek skrytých (D), neurony neaktivovalo. Z fyzikálního hlediska jsou podmínky B a D identické. Proto šlo o porozumění významu pozorovaných činností, které bylo určeno aktivitou neuronů při skrytých podmínkách.

Více než polovina testovaných neuronů byla aktivní při skrytých podmínkách. Z nich polovina nevykazovala rozdíl mezi silou reakce za skrytých a plně viditelných podmínek. Druhá půlka reagovala silněji za podmínek plně viditelnosti. Jeden jediný neuron vykazoval zřetelnější odpověď při skrytých podmínkách než při plně viditelných.

Oba experimenty prokázaly, že aktivita zrcadlových neuronů souvisí s porozuměním činností. Vizualní charaktery pozorovaných činností jsou podstatné pro spuštění aktivity zrcadlových neuronů jen do té míry, do jaké poskytnou porozumění pozorovaným činnostem. Když je možné porozumění činnosti na jiném základě (např. zvuková činnost), zrcadlové neurony signalizují činnost i v případě chybění vizualního podnětu.

## **2.2. Systém zrcadlových neuronů u lidí**

Neexistují studie u lidí, ve kterých by byly popsány jednotlivé neurony z předpokládaných oblastí zrcadlových neuronů. Proto chybí přímý důkaz existence zrcadlových neuronů u lidí. Nicméně existuje bohaté množství dat, které nepřímo dokazují, že systém zrcadlových neuronů u lidí je přítomen. Tyto důkazy jsou získávány z neurofyziologických experimentů a ze zobrazení mozku pomocí moderních technologií.

### **2.2.1. Neurofyziologické důkazy**

Neurofyziologické pokusy demonstrují skutečnost, že když člověk pozoruje jiného jedince, jak vykonává nějakou činnost, jeho motorická kůra se aktivuje bez jakékoliv zjevné motorické činnosti. První důkaz byl poskytnut v 50. letech 20. století Gastautem a jeho spolupracovníky. Všimli se, že rytmus EEG zaznamenaný v centrální oblasti (tzv. mu-rytmus) je nesynchronní nejen při aktivních pohybech studovaných jedinců, ale také když jen pozorovali, jak danou činnost provádí někdo jiný (Gastaut a Bert 1954).

Toto zjištění bylo potvrzeno Cochinem a kol. (1998, 1999) za pomoci elektroencefalografie. Hari a kol. (1998) potvrdila stejné výsledky pomocí magnetoencefalografické metody (MEG). Tato poslední studie ukázala, že nesynchronnost během pozorování nějaké činnosti obsahuje rytmus pocházející z kůry uvnitř centrální rýhy (Hari a Salmelin 1997).

Více přímých důkazů o tom, že motorický systém u lidí má zrcadlové vlastnosti, poskytla studie provedená pomocí transkraniální magnetické stimulace (TMS). TMS je neinvazivní technika pro magnetickou stimulaci nervového systému. Když je TMS aplikována na motorickou kůru při přiměřené intenzitě stimulace, motoricky vyvolané potenciály (MEPs) mohou být zaznamenány ze svalů na protilehlé končetině. Amplituda těchto potenciálů je přizpůsobena kontextu chování. Přizpůsobení amplitudy MEPs může být použito při určení hlavních efektů různých experimentálních podmínek. Tento přístup se používá při studiu systému zrcadlových neuronů.

Fadiga a kol. (1995) zaznamenali MEPs, vyvolané stimulací levé motorické kůry, ze svalů pravé ruky a paže dobrovolníků pozorujících experimentátora uchopujícího předmět (činnost ruky související s předmětem) nebo vykonávajícího bezvýznamná gesta pažemi (pohyb paže nesouvisející s předmětem). Jako kontrolní podmínky byly použity předvádění 3-D předmětů a odkrývání malého zastíněného světla reflektoru. Výsledky ukázaly, že pozorování činností související i nesouvisející s předmětem způsobuje nárůst zaznamenaných MEPs vzhledem ke kontrolním podmínkám. Nárůst se selektivně týkal svalů

podílejících se na provedení sledovaných pohybů. Usnadnění produkce MEPs během pozorování pohybu může vyplývat z pomoci primární motorické kůry, která umožní, díky zrcadlové aktivitě premotorických oblastí, snadný vstup do míchy mající původ ve stejných oblastech.

Ovlivňuje pozorování činnosti vykonané jiným jedincem dráždivost míchy? Baldissera a kol. (2001) prověřovali tuto otázku pomocí měření velikosti H-reflexu vyvolaného ve flexorových a extensorových svalech dobrovolníků, kteří pozorovali, jak jiní jedinci svírají a otvírají dlaň. Výsledky odhalily, že velikost H-reflexu zaznamenaného z flexorů se zvyšovala během sledování otvírání dlaně, zatímco během svírání se snižovala. Opak byl nalezen v extensorech. Proto, zatímco dráždivost kůry kolísá v souladu s viděnými pohyby, dráždivost míchy se mění v opačném směru. Tyto objevy naznačují, že v míše se nachází inhibující mechanismus, který zabraňuje provedení pozorovaných činností. Proto mícha opouští korový motorický systém a ochotně reaguje na sledované činnosti, aniž by vytvářela zjevné pohyby.

Ve studii o vlivu orientace rukou na dráždivost kůry Maeda a kol. (2002) potvrdili důležitý objev, že i pohyby nesouvisející s předmětem (tedy nejen činnosti směřující k nějakému cíli) u lidí určují motorickou „ozvěnu“ (rezonanci) (Fadiga a kol. 1995). Další důležitou vlastností lidského systému zrcadlových neuronů demonstrovanou pomocí TMS techniky je, že časový průběh korové pomoci během pozorování nějaké činnosti následuje průběh vykonání pohybu. Gangitano a kol. (2001) zaznamenali MEPs ze svalů ruky dobrovolníků, zatímco pozorovali pohyb uchopení někým jiným. MEPs byly zaznamenány v různých intervalech následujících počátek pohybu. Výsledky ukázaly, že motorická dráždivost kůry věrně následuje uchopovací fáze pozorované činnosti.

TMS studie tedy dokázaly, že systém zrcadlových neuronů (motorický rezonanční systém) existuje u lidí, a že má dvě důležité vlastnosti, které nebyly zaznamenány u opic. První vlastností je, že bezvýznamné pohyby nesouvisející s předmětem aktivují systém zrcadlových neuronů u lidí (Fadiga a kol. 1995, Maeda a kol. 2002), ale u opic k aktivaci nedochází. A druhá vlastnost spočívá v časové charakteristice dráždivosti kůry během pozorování činnosti. Ta nasvědčuje tomu, že lidské systémy zrcadlových neuronů kódují rovněž pohyby utvářející nějakou činnost a ne jen činnosti samotné, jako tomu bylo u opičích zrcadlových neuronů. Tyto vlastnosti lidských zrcadlových neuronů mohou hrát významnou roli ve vymezení lidské schopnosti napodobovat činnosti druhých.

### 2.2.2. Studie zobrazující mozek: Stavba a vlastnosti systému zrcadlových neuronů

V mnoha studiích bylo dokázáno, že pozorování činností konaných jinými jedinci aktivuje u lidí složitou síť tvořenou z týlní, spánkové a temenní vizuální oblasti a ze dvou korových regionů, jejichž funkce je převážně motorická (Buccino a kol. 2001, Grezes a kol. 2003, Iacoboni a kol. 1999 a 2001, Koski a kol. 2002 a 2003, Nishitani a Hari 2000 a 2002, Rizzolatti a kol. 1996b). Poslední dva zmíněné regiony spadají do oblasti přední části spodního temenního laloku a spodní části precentrálního závitu a zadní části spodního čelního závitu (IFG). Tyto oblasti utváří jádro systému zrcadlových neuronů u lidí.

Je důležité poznamenat, že pozorování činností souvisejících s předmětem aktivuje temenní i čelní uzel systému zrcadlových neuronů, zatímco činnosti nesouvisející s předmětem aktivují pouze čelní uzel. Toto zjištění je v souladu s absencí aktivace spodního temenního laloku při činnostech nesouvisejících s předmětem (Iacoboni a kol. 1999 a 2001, Koski a kol. 2002 a 2003). Uvážíme-li, že premotorické oblasti dostávají informace ze spodního temenního laloku, je těžké uvěřit, že spodní temenní lalok není během pozorování bezpředmětových činností aktivován. Tudíž je více pravděpodobné, že pokud je předmět přítomen, je aktivace spodního temenního laloku silnější než při chybění předmětu. Proto aktivace v druhém případě nedosahuje žádného statistického významu.

Jak už bylo řečeno, systém zrcadlových neuronů je zapojený v porozumění činnostem. Zajímavá otázka je, jestli se tento systém účastní i porozumění činnostem vykonaných jedincem patřícím k jinému druhu. Je porozumění činnostem vykonaných opicemi u lidí založeno na systému zrcadlových neuronů? A co u více vzdálených druhů, jako jsou například psi?

Buccino a kol. (2004) se zaměřili na tyto otázky v experimentu, při kterém použili funkční magnetickou rezonanci (fMRI). Videoklipy ukazující němé činnosti úst předváděné lidmi, opicemi a psy byly předloženy dobrovolníkům. Byly ukázány dva typy činností: kousání a orální komunikační pohyby (čtení řeči, olizování rtů, štěkání). Jako kontrola byly ukazovány statické obrázky těch samých akcí.

Výsledky ukázaly, že pozorování kousání, bez ohledu na to zda bylo předváděno člověkem, opicí nebo psem, způsobilo stejné aktivace dvou ohnisek ve spodním temenním laloku a aktivaci v pars opercularis IFG a přiléhajícího precentrálního závitu. Pars opercularis IFG je lidským homologem oblasti F5 u opic (Petrides a Pandya 1997). Levé přední temenní ohnisko a levé premotorické ohnisko byly prakticky identické pro všechny tři druhy, kdežto ohniska

na pravé straně byla silnější během pozorování činnosti konané člověkem než jedincem jiného druhu. Odlišné výsledky byly získány při pozorování orálních komunikačních činností. Čtení řeči aktivovalo levé pars opercularis IFG; pozorování olizování rtů (opičí komunikační gesto) aktivovalo malé ohnisko v pravé a levé pars opercularis IFG; pozorování štěkání nevyprodukovalo žádnou aktivaci čelního laloku.

Tyto výsledky naznačily, že činnosti vykonané někým jiným mohou být rozpoznány různými mechanismy. Činnosti patřící do motorického souboru pozorujícího jsou zmapovány na jeho motorickém systému. Činnosti, které do tohoto souboru nespádají, nepodněčují motorický systém pozorujícího a zdají se být rozpoznávány na vizuálním podkladě bez motorického přispění. Je pravděpodobné, že tyto dvě odlišné cesty rozpoznání činností mají dva různé psychologické protějšky. V prvním případě motorická „rezonance“ převádí vizuální zkušenosti na vnitřní „osobní znalosti“ (Merleau-Ponty 1962), zatímco v druhém případě převod chybí.

Můžeme spekulovat, že absence aktivace čelní zrcadlové oblasti vykazovaná v některých experimentech může být způsobena špatným podnětem. Tedy tím, že použité podněty (např.: světelné podněty) jsou nedostatečné k odvození „osobní znalosti“ pozorované činnosti.

Na jeden zajímavý problém se zaměřil Johnson Frey a kol. (2003). Pomocí fMRI vyšetřoval, zda čelní zrcadlová aktivace vyžaduje pozorování dynamické činnosti nebo jestli chápání záměru činnosti je dostačující. Dobrovolníkům byly předloženy statické obrázky, na kterých byly stejné předměty uchopovány nebo se jich někdo dotýkal. Výsledky ukázaly, že pozorování cíle interakce mezi rukou a předmětem bylo dostačující k selektivní aktivaci čelního zrcadlového regionu.

### **3. Systém zrcadlových neuronů a imitace (napodobování)**

#### ***3.1. Napodobování činností přítomných v repertoáru pozorujícího***

Psychologické experimenty silně naznačují, že v kognitivním (významovém) systému jsou podněty a reakce zastupovány v souměrném uspořádání (Wohlschläger a Bekkering 2002, Prinz 2002). Když pozorovatelé sledují motorickou událost, která sdílí rysy se stejnou motorickou událostí přítomnou v jejich motorických souborech, jsou připraveni tuto událost zopakovat. Čím větší je podobnost mezi pozorovanou událostí a motorickou událostí, tím silnější je připravenost na zopakování (Prinz 2002).



Tyto poznatky a objev zrcadlových neuronů byly pobídkou k provedení série experimentů zaměřených na nalezení nervového podkladu tohoto fenoménu (Iacoboni a kol. 1999 a 2001, Nishitani a Hari 2000 a 2002).

Pomocí fMRI Iacoboni a kol. (1999) studovali lidské dobrovolníky za dvou podmínek: jenom při pozorování činnosti a při pozorování a vykonávání činnosti. Za podmínek pouhého pozorování byl subjektům ukázán pohybující se prst křížící stacionární prst nebo křížící prázdné pozadí. Instrukce byla pozorovat podnět. Za podmínek pozorování-vykonávání byl přítomen stejný podnět, ale tentokrát instrukce zněla zvednout pravý prst tak rychle, jak je to možné v reakci na pozorovanou činnost.

Nejzajímavější statistický rozpor byl mezi zkouškami, ve kterých dobrovolníci vykonali pohyb v reakci na pozorovanou činnost (imitace), a zkouškami, ve kterých byl pohyb spuštěn překřížením prstů. Výsledky ukázaly, že aktivita byla během imitace silnější než během druhého pohybu ve čtyřech oblastech: v levé pars opercularis IFG, v pravé přední temenní oblasti, v pravém temenním operculu a v pravé oblasti horní spánkové rýhy. Pozdější experimenty Koskiho a kol. (2002) potvrdily důležitost Brocovy oblasti, zejména když činnost, která je napodobována, má specifický cíl. Grezes a kol. (2003) získali podobné výsledky, ale jen když účastníci měli napodobovat pantomimu. Napodobování činnosti řízené nějakým předmětem překvapivě aktivovalo dorsální premotorickou kůru.

Nishitani a Hari (2000, 2002) provedli dvě studie, ve kterých vyšetřovali napodobování uchopovací činnosti a pohybů obličeje samostatně. Použili při tom magnetoencefalografickou metodu. První studie prokázala důležitost levého spodního čelního závitu (Brocova oblast) při imitaci. Ve druhé studii (Nishitani a Hari 2002) autoři požádali dobrovolníky, aby pozorovali nehybné obrázky verbálních a neverbálních grimas rtů, a aby je okamžitě po shlédnutí napodobili nebo udělali spontánně podobné grimasy. Během pozorování těchto grimas aktivace kůry postupovala od týlní kůry k horní spánkové oblasti, dále ke spodnímu temennímu laloku, Brocově oblasti a nakonec k primární motorické kůře. Aktivační posloupnost během napodobování obou verbálních i neverbálních grimas rtů byla stejná jako během pozorování. Když dobrovolníci vykonali spontánní grimasu, aktivovala se namísto toho pouze Brocova oblast a motorická kůra.

Tato data jasně ukázala, že základní okruh zásadní pro napodobování se shoduje s tím, který je aktivní během pozorování činnosti. Také dokázala, že v zadní části Brocovy oblasti probíhá přímo mapování pozorované činnosti a její motorické znázornění.

Iacoboni a kol. (1999,2001) ve své studii prokázali také aktivace horního temenního laloku, temenního opercula a oblasti horní spánkové rýhy (STS), které s největší pravděpodobností neodráží zrcadlový mechanismus. Aktivace horního temenního laloku typicky není přítomna, když jsou subjekty instruovány k pozorování činností bez jejich následných imitací (Buccino a kol. 2001). Tudíž možné vysvětlení této aktivace je, že žádost o imitaci produkuje skrze zpětné promítnutí smyslové kopie zamýšlených činností. U opic horní temenní lalok, zejména jeho přední část, obsahuje neurony, které jsou aktivní v reakci na proprioreceptivní podněty právě tak jako během aktivních pohybů paží (Lacquaniti a kol. 1995). Proto je možné, že pozorovaná aktivace horního temenního laloku reprezentuje kinestetickou kopii zamýšlených pohybů. Tato interpretace vyhovuje předchozím nálezům Grezes a kol. (1998), který shodně jako Iacoboni a kol. (1999) dokázal silnou aktivaci horního temenního laloku, když subjekty měly za úkol pozorovat činnosti, aby je později zopakovaly.

Vysvětlení pomocí smyslových kopií zamýšlených činností může také zdůvodnit aktivace pozorované v temenním operculu a oblasti STS. První se shoduje s nalezením somatosenzorických oblastí skrytých v Sylviově rýze (Disbrow a kol. 2000), zatímco druhá se shoduje s vyšším uspořádáním vizuálních oblastí oblasti STS. Proto tyto dvě aktivace mohou samostatně odrážet somatosenzorické a vizuální kopie záměrné činnosti.

Důležitost pars opercularis IFG při napodobování byla dále demonstrována pomocí opakující se TMS techniky, která přechodně naruší funkce stimulované oblasti (Heiser a kol. 2003). Úkol používaný v této studii byl stejný jako u Iacoboniho a kol. (1999). Výsledky ukázaly, že při následné stimulaci levé i pravé Brocovy oblasti nastalo významné zhoršení v napodobování pohybů prstem. Tento efekt chyběl, když pohyby prstem byly vykonány v reakci na prostorový popud.

### ***3.2. Učení napodobováním***

Existují dva typy nově získaných chování založených na napodobování. Jde o nahrazování, které je pro motorické předlohy spontánně používané pozorovatelem v reakci na daný podnět. Pro různé motorické předlohy existuje mnoho různých druhů nahrazování dostačujících k tomu, aby vyhověly zadanému úkolu. A druhým typem je schopnost naučit se motorické sekvence užitečné pro dosažení specifického cíle (Rizzolatti 2004).

Nervové základy schopnosti utvořit novou motorickou předlohu na základě pozorování činnosti byly nedávno studovány za pomoci fMRI. Základní úkol byl, aby účastníci napodobili kytarové akordy zahrané odborníkem. Byla zmapována aktivace kůry během následujících událostí: a) pozorování činnosti, b) pauza (utváření nové motorické předlohy a její ustálení), c) provedení akordů a d) zbytek. Navíc jako kontrola napodobování byly použity troje kontrolní podmínky: pozorování bez motorických požadavků, pozorování následované vykonáním nepřibuzných činností (např.: škrábání na kytaru) a volné provedení kytarových akordů.

Výsledky ukázaly, že během pozorování s cílem napodobení došlo k aktivaci korové sítě, která se shodovala s tou, jež byla aktivní během pozorování bez instrukcí k napodobování a i během pozorování s instrukcemi nenapodobovat. Síla aktivace však byla mnohem větší za první podmínky. Oblasti utvářející tuto společnou síť byly spodní temenní lalok, dorsální část ventrální premotorické kůry a pars opercularis IFG. Kromě toho ještě během pozorování s cílem napodobení, ale ne během pozorování bez dalších motorických činností, došlo k aktivaci horního temenního laloku a ke slabé aktivaci prostředního čelního závitu.

Aktivace během průběhu pauzy za podmínek pozorování a napodobení zahrnovala stejný základní okruh jako v průběhu pozorování při stejných podmínkách, ale s několika důležitými rozdíly: nárůst aktivace v horním temenním laloku, aktivace dorsální premotorické kůry, dramatický nárůst délky a síly aktivace v prostřední čelní kůře a nakonec, během vykonávání dané činnosti, aktivace týkající se většinou sensomotorické kůry na straně opačné k zúčastněné ruce.

Tato data prokázala, že uzlová centra pro utváření nové motorické předlohy splývají s uzlovými oblastmi zrcadlových neuronů. Ačkoliv fMRI experimenty nemohou podat informace o zúčastněném mechanismu, je pravděpodobné, že během učení nových motorických předloh pomocí napodobování jsou pozorované činnosti rozloženy na základní motorické úkony, které skrze zrcadlový mechanismus aktivují příslušné motorické zastoupení v PF oblasti, ve ventrální premotorické kůře a v pars opercularis IFG. Jakmile jsou tato motorická zastoupení zaktivována, jsou prefrontální kůrou překombinovány podle pozorovaného modelu. Toto překombinování nastane uvnitř okruhu zrcadlových neuronů.

Bohužel neexistují experimenty zobrazující mozek, ve kterých by se studoval přínos nových posloupností při napodobování z pohledu zrcadlových neuronů.

## 4. Systém zrcadlových neuronů a komunikace

### 4.1. Komunikace pomocí gest

Zrcadlové neurony představují nervovou podstatu mechanismu, který vytváří přímé spojení mezi odesílatelem nějaké zprávy a jejím příjemcem. Díky tomuto mechanismu se činnosti konané jinými jedinci stanou zprávami, kterým pozorovatel rozumí bez kognitivního (významového) zprostředkování.

Na základě této vlastnosti Rizzolatti a Arbib (1998) vyslovili představu, že systém zrcadlových neuronů reprezentuje neurofyziologický mechanismus, ze kterého se vyvinula řeč. Teorie Rizzolattiho a Arbiba se řadí k teoriím, které předpokládají, že řeč se pravděpodobně vyvinula z komunikace gesty (Corballis 2002). Novinka této teorie spočívá v tom, že ukazuje na neurofyziologický mechanismus, který vytváří společné a předem dané významové propojení mezi komunikujícími jedinci.

Systém zrcadlových neuronů u opic je sestaven z neuronů kódujících činnosti směřované na nějakou věc. První problém teorie vývoje jazyka za pomoci zrcadlových neuronů je vysvětlení, jak se tento uzavřený systém vztahující se na nějaký předmět mohl stát otevřeným systémem schopným popsat činnosti a předměty bez okamžitého odvolání se na ně.

Je pravděpodobné, že tento veliký skok od uzavřeného systému ke komunikačnímu zrcadlovému systému je závislý na vývoji napodobování (Arbib 2002) a na souvisejících změnách lidského systému zrcadlových neuronů: schopnosti zrcadlových neuronů reagovat na pantomimu (Buccino a kol. 2001, Grezes a kol. 2003) a na bezpředmětové činnosti (Fadiga a kol. 1995, Maeda a kol. 2002). Tyto vlastnosti opičí zrcadlové neurony neměly.

Představa, že komunikační činnosti jsou odvozené od činností směřovaných na předmět, není nová. Už Vygotski (1934) vysvětlil, že vývoj ukazování prstem nastal díky snahám dětí uchopit vzdálené předměty. Je zajímavé, že opičí zrcadlové neurony nevykazují aktivitu, když opice pozorují činnosti, které nejsou směřovány k nějakému předmětu, vykazují však reakci, když je předmět schován s tím, že opice ví o jeho schování, tedy ví o cíli dané činnosti (Kohler a kol. 2002). Tento náález naznačil, že rozbíjející se prostorové vztahy mezi efektořem a cílem nenaruší schopnost porozumění významu činnosti. Předpoklad pro porozumění ukazování prstem – schopnost psychicky vyjádřit cíl činnosti – je přítomen již u opic.

#### **4.2. Zrcadlové neurony a vývoj řeči**

Komunikační systém zrcadlových neuronů znamená veliký přínos: jeho význam je neodmyslitelný pro gesta používaná ke komunikaci. To chybí v řeči. V řeči, nebo při nejmenším v moderní mluvě, význam slov a fono-artikulačních činností nezbytných pro jejich vyslovení spolu nesouvisí. Tento fakt nasvědčuje, že nezbytným krokem v evoluci řeči bylo převedení významu gest do gest samotných, aby se oddělil zvukový význam. Odtud následuje jasná neurofyziologická předpověď: gesta ruky/paže a gesta řečová musí být striktně spojena a musí mít společný nervový základ.

Mnoho studií dokazuje, že je to pravda. TMS experimenty ukázaly, že dráždivost motorické kůry ruky vzrůstá během čtení a spontánní řeči (Meister a kol. 2003). Efekt je omezený na levou hemisféru. Navíc v motorické oblasti nohy nebyl nalezen žádný efekt související s jazykem. I když artikulace slov doplňuje oboustranně motorickou kůru, nemůže být nárůst dráždivosti motorické kůry ruky přisuzován artikulaci slov, protože pozorované aktivace jsou omezené pouze na levou hemisféru. Zdá se tedy, že umožnění nárůstu dráždivosti motorické kůry ruky vyplývá ze společného působení dominantní motorické kůry ruky a vyšších stupňů jazykové sítě (Mister a kol. 2003).

I další experimenty dokazují, že gesta rukou a úst jsou u lidí propojena, a že toto propojení zahrnuje i pohyby laryngální používané při mluvení.

#### **4.3. Sluchové modality a systém zrcadlových neuronů**

Jestliže význam manuálních gest, srozumitelný díky mechanismu zrcadlových neuronů, byl převeden ve vývoji z gest rukou na laryngální gesta, jak se stal tento převod?

Jak už bylo řečeno, u opic existuje sada F5 zrcadlových neuronů, které jsou aktivní při reakci na zvuk těch činností sledovaných či konaných opicí, které jsou spouštěny daným neuronem (Kohler a kol.2002). Existence těchto audio-vizuálních zrcadlových neuronů ukazuje, že sluchový přístup k vyjádření činnosti je přítomen také u opic.

Nicméně audio-vizuální neurony kódují pouze činnosti vztahující se nějakému předmětu. V tomto ohledu jsou podobné „klasickým“ zrcadlovým neuronům. Ale činnosti související s nějakým předmětem nejsou dostačující k vytvoření efektivního úmyslného komunikačního systému. Proto slova mohla být pravděpodobně odvozena ze spojení zvuku s pantomimou a s činnostmi netýkajícími se předmětů spíše než z činností směřovaných na nějaký předmět.

Příklad od Pageta (1930) může objasnit možný průběh. Když jíme, pohybujeme ústy, jazykem a rty podle různých zvyků. Pozorování této kombinace motorických činností vytváří gesta, jejichž význam je známý každému: „jíst“. Jestliže foukneme vzduch skrze laryngální dutiny, zatímco děláme tyto činnosti, vyprodukujeme zvuk jako „mňam – mňam“, jehož význam je většinou všeobecně rozpoznatelný (Paget 1930). Tak je tedy skrze spojující mechanismus význam činnosti přirozeně známé převeden na zvuk.

Je pravděpodobné, že původně porozumění slov souvisejících s činnostmi úst nastalo skrze aktivaci audio-vizuálních zrcadlových neuronů vztahujících se k ingestivnímu chování (Ferrari a kol. 2003). Zásadní krok směrem k získání řeči byl dosažen, když jedinci byli schopni, díky zlepšení napodobovacích schopností (Donald 1991), vytvořit zvuky, původně doprovázené specifickou činností, bez vykonání této činnosti. Tato nová schopnost mohla vést ke vzniku sluchového zrcadlového systému vyvinutého na vrcholu původního audio-vizuálního, ale postupně na něm nezávislého.

Tato možnost předpokládá, že premotorická kůra se postupně stala schopnou vytvořit zvuk „mňam – mňam“ bez komplexu motorických součinností nepostradatelných pro vytvoření ingestivní činnosti. Obdobně se neurony rozvinuly ke schopnosti vytvořit zvuk a rezonovat v reakci na tento zvuk (echo-neurony). Neuvěřitelná a matoucí organizace Brocovy oblasti u lidí, kde jsou na omezeném místě smíšené činnosti rukou, ingestivní činnosti, fonologie, sémantika a syntax (Bookheimer 2002), je pravděpodobně důsledkem vývojového trendu.

Existuje však nějaký důkaz, že lidé vlastní systém echo-neuronů? Systém, který motoricky rezonuje, když jedinci naslouchají slovnímu zdroji?

Bylo provedeno mnoho experimentů, které ukázaly, že systém echo-neuronů u lidí existuje: když jedinec naslouchá slovnímu podnětu, nastane aktivace motorických center souvisejících s řečí. Jsou dvě možné zprávy o funkční roli systému echo-neuronů. Jedna možnost je, že tento systém zprostředkovává pouze napodobování slovních zvuků. Druhou možností je, že systém echo-neuronů zprostředkovává navíc vnímání řeči (Liberman a Whalen 2000). Ale bohužel dosud neexistují žádné experimentální důkazy o platnosti jedné či druhé hypotézy.

## **Závěr:**

Kognitivní funkce nelze přiřadit jednotlivým místům v mozku podobným postupem, jakým zakreslujeme města do mapy. Určitý mentální postup může zahrnovat složitou síť drah, jež v různé míře reagují s jinými drahami na jiných místech mozku – ne jako jednotlivé součásti stroje, ale spíše jako nástroje symfonického orchestru spojující svůj tón, hlasitost a zvučnost a vytvářející výsledný hudební účinek.

Ohledně zrcadlových neuronů existuje ještě mnoho otázek, jako například možná souvislost systému zrcadlových neuronů s autismem, kde jedním z projevů je špatná nebo zcela chybějící schopnost napodobovat ostatní. Doufejme, že další výzkumy nám přinesou nové a zajímavé poznatky.

## **Přehled použité literatury:**

- Arbib MA. 2002. Beyond the mirror system: imitation and evolution of language. In *Imitation in Animals and Artifacts*, ed. C. Nehaniv, K. Dautenhan, pp. 229-80. Cambridge MA: MIT Press
- Baldissera F., Cavallari P., Craighero L., Fadiga L. 2001. Modulation of spinal excitability during observation of hand actions in humans. *Eur. J. Neurosci.* 13:190-94
- Bookheimer S. 2002. Functional MRI of language: new approaches to understanding the cortical organization of semantic processing. *Annu. Rev. Neurosci.* 25:151-88
- Buccino G., Binkofski F., Fink GR, Fadiga L., Fogassi L., et al. 2001. Action observation activates premotor and parietal areas in a somatotopic manner: an fMRI study. *Eur. J. Neurosci.* 13:400-4
- Buccino G., Lui F., Canessa N., Patteri I., Lagravinese G., et al. 2004a. Neural circuits involved in the recognition of actions performed by non-conspecifics: an fMRI study. *J. Cogn. Neurosci.* 16:1-14
- Clare Stuart 2005. *Functional Magnetic Resonance Imaging: Methods and Applications*. (Phd Thesis) URL: <http://www.fmrib.ox.ac.uk/~stuart>
- Cochin S., Barthelemy C., Lejeune B., Roux S., Martineau J. 1998. Perception of motion and qEEG activity in human adults. *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* 107:287-95
- Cochin S., Barthelemy C., Roux S., Martineau J. 1999. Observation and execution of movement: similarities demonstrated by quantified electroencephalography. *Eur. J. Neurosci.* 11:1839-42

- Corballis MC. 2002. *From Hand to Mouth. The Origins of Language*. Princeton: Princeton Univ. Press. 257 pp.
- Disbrow E., Roberts T., Krubitzer L. 2000. Somatotopic organization of cortical fields in the lateral sulcus of homo sapiens: evidence for SII and PV. *J. Comp. Neurol.* 418:1-21
- Donald M. 1991. *Origin of the Modern Mind: Three Stages in the Evolution of Culture and Cognition*. Cambridge, MA: Harvard Univ. Press
- Fadiga L., Fogassi L., Pavesi G., Rizzolatti G. 1995. Motor facilitation during action observation: a magnetic stimulation study. *J. Neurophysiol.* 73:2608-11
- Ferrari PF, Gallese V., Rizzolatti G., Fogassi L. 2003. Mirror neurons responding to the observation of ingestive and communicative mouth actions in the monkey ventral premotor cortex. *Eur. J. Neurosci.* 17:1703-14
- Gallese V., Fadiga L., Fogassi L., Rizzolatti G. 1996. Action recognition in the premotor cortex. *Brain* 119:593-609
- Gallese V., Fogassi L., Fadiga L., Rizzolatti G. 2002. Action representation and the inferior parietal lobule. In *Attention & Performance XIX. Common Mechanisms in Perception and Action*, ed. W. Prinz, B. Hommel, pp. 247-66. Oxford, UK: Oxford Univ. Press
- Gangitano M., Mottaghy FM, Pascual-Leone A. 2001. Phase specific modulation of cortical motor output during movement observation. *NeuroReport* 12:1489-92
- Gastaut HJ, Bert J. 1954. EEG changes during cinematographic presentation. *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* 6:433-44
- Grezes J., Armony JL, Rowe J., Passingham RE. 2003. Activations related to „mirror“ and „canonical“ neurones in the human brain: an fMRI study. *Neuroimage* 18:928-37
- Grezes J., Costes N., Decety J. 1998. Top-down effect of strategy on the perception of human biological motion: a PET investigation. *Cogn. Neuropsychol.* 15:553-82
- Hari R., Forss N., Avikainen S., Kirveskari S., Salenius S., Rizzolatti G. 1998. Activation of human primary motor cortex during action observation: a neuromagnetic study. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 95:15061-65
- Hari R., Salmelin R. 1997. Human cortical oscillations: a neuromagnetic view through the skull. *Trends Neurosci.* 20:44-49
- Heiser M., Iacoboni M., Maeda F., Marcus J., Mazziotta JC. 2003. The essential role of Broca's area in imitation. *Eur. J. Neurosci.* 17:1123-28
- Hovorka J. a kolektiv 2003. *Klinická elektroencefalografie: Základy klasifikace a interpretace*, Jessenius



- Iacoboni M., Koski LM, Brass M., Bekkering H., Woods RP, et al. 2001. Reafferent copies of imitated actions in the right superior temporal cortex. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 98:13995-99
- Iacoboni M., Woods RP, Brass M., Bekkering H., Mazziotta JC, Rizzolatti G. 1999. Cortical mechanisms of human imitation. *Science* 286:2526-28
- Jeannerod M. 1994. The representing brain. Neural correlates of motor intention and imagery. *Behav. Brain Sci.* 17:187-245
- Johnson Frey SH, Maloof FR, Newman-Norlund R., Farrer C., Inati S., Grafton ST. 2003. Actions or hand-objects interactions? Human inferior frontal cortex and action observation. *Neuron* 39:1053-58
- Kohler E., Keysers C., Umiltá MA, Fogassi L., Gallese V., Rizzolatti G. 2002. Hearing sounds, understanding actions: action representation in mirror neurons. *Science* 297:846-48
- Koski L., Iacoboni M., Dubeau MC, Woods RP, Mazziotta JC. 2003. Modulation of cortical activity during different imitative behaviors. *J. Neurophysiol.* 89:460-71
- Koski L., Wohlschlagel A., Bekkering H., Woods RP, Dubeau MC. 2002. Modulation of motor and premotor activity during imitation of target-directed actions. *Cereb. Cortex* 12:847-55
- Koukolík František 2006. *Sociální mozek*, nakladatelství Karolinum
- Lacquaniti F., Guigon E., Bianchi L., Ferraina S., Caminiti R. 1995. Representing spatial information for limb movement: role of area 5 in the monkey. *Cereb. Cortex* 5:391-409
- Lieberman AM, Whalen DH. 2000. On the relation of speech to language. *Trends Cogn. Neurosci.* 4:187-96
- MacNeilage PF. 1998. The frame/content theory of evolution of speech production. *Behav. Brain Sci.* 21:499-511
- Maeda F., Kleiner-Fisman G., Pascual-Leone A. 2002. Motor facilitation while observing hand actions: specificity of the effect and role of observer's orientation. *J. Neurophysiol.* 87:1329-35
- Meister IG, Boroojerdi B., Foltys H., Sparing R., Huber W., Topper R. 2003. Motor cortex hand area and speech: implications for the development of language. *Neuropsychologia* 41:401-6
- Merleau-Ponty M. 1962. *Phenomenology of Perception*. Transl. C. Smith. London: Routledge (from French)

- Nishitani N., Hari R. 2000. Temporal dynamics of cortical representation for action. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 97:913-18
- Nishitani N., Hari R. 2002. Viewing lip forms: cortical dynamics. *Neuron* 36:1211-20
- Paget R. 1930. *Human Speech*. London: Kegan Paul, Trench
- Perrett DI, Mistlin AJ, Harries MH, Chitty AJ. 1990. Understanding the visual appearance and consequence of hand actions. In *Vision and Action: The Control of Grasping*, ed. MA Goodale, pp. 163-342. Norwood, NJ: Ablex
- Petrides M., Pandya DN. 1997. Comparative architectonic analysis of the human and the macaque frontal cortex. In *Handbook of Neuropsychology*, ed. F. Boller, J. Grafman, pp. 17-58. New York: Elsevier. Vol. IX
- Prinz W. 2002. Experimental approaches to imitation. In *The Imitative Mind. Development, Evolution and Brain Bases*. Meltzoff AN, Prinz W. 2002, Cambridge, UK: Cambridge Univ. Press
- Rizzolatti G. 2004. The mirror-neuron system and imitation. In *Perspectives on Imitation: From Mirror Neurons to Memes*, ed. S. Hurley, N. Chater. Cambridge, MA: MIT Press
- Rizzolatti G., Arbib MA. 1998. Language within our grasp. *Trends Neurosci.* 21:188-94
- Rizzolatti G., Fadiga L., Fogassi L., Gallese V. 1996a. Premotor cortex and the recognition of motor actions. *Cogn. Brain Res.* 3:131-41
- Rizzolatti G., Fadiga L., Matelli M., Bettinardi V., Paulesu E., et al. 1996b. Localization of grasp representation in humans by PET: 1. Observation versus execution. *Exp. Brain Res.* 111:246-52
- Rizzolatti G., Fogassi L., Gallese V. 2001. Neurophysiological mechanisms underlying the understanding and imitation of action. *Nat. Rev. Neurosci.* 2:661-70
- Rizzolatti G., Luppino G. 2001. The cortical motor system. *Neuron* 31:889-901
- Schmitt M. 2004. Pozitronová emisní tomografie (PET). 3. *Pól: Únor* 2004
- Thorndyke EL. 1898. Animal intelligence: an experimental study of the associative process in animals. *Psychol. Rev. Monogr.* 2:551-53
- Tomasello M., Call J. 1997. *Primate Cognition*. Oxford, UK: Oxford Univ. Press
- Umiltá MA, Kohler E., Gallese V., Fogassi L., Fadiga L., et al. 2001. „I know what you are doing”: a neurophysiological study. *Neuron* 32:91-101
- Vygotski LS. 1934. *Thought and Language*. Cambridge, MA: MIT Press

Whiten A., Ham R. 1992. On the nature and evolution of imitation in the animal kingdom: reappraisal of a century of research. In *Advances in the Study of Behavior*, ed. PBJ Slater, JS Rosenblatt, C. Beer, M. Milinski, pp. 239-83. San Diego: Academic

Wohlschlager A., Bekkering H. 2002. Is human imitation based on a mirror-neurone system? Some behavioural evidence. *Exp. Brain Res.* 143:335-41