

ОГЛЕДАЛНИ НЕВРОНИ. В ТЪРСЕНЕ НА ТЕОРИЯ

Н. Неделчев

СУ „Св. Климент Охридски“

nikolanedelchev@yahoo.com

Резюме. Настоящата статия има за цел да очертае границите на теорията за огледалните неврони като единен обяснителен модел на социалната когниция. За целта се поставят няколко задачи. Първата задача касае основните експерименти и класификаторни принципи, на базата на които огледалните неврони се разграничават функционално от останалите клетки в изследваните мозъчни области. Втората е свързана с реконструкция на традиционната интерпретация, позната като „Хипотеза за директно съгласуване“. Третата задача е да се анализират релевантните емпирични данни и да се експлицират няколко проблема във връзка с хипотезата за директно съгласуване: (а) проблем за трансформационните свойства на огледалните неврони, (б) проблем за генерализиращата способност на частично съгласуваните огледални неврони и (в) проблем за каузалната зависимост между „отражението“ и определени видове социално поведение. Статията завършва с опит за теоретично решение на поставените проблеми, като се предлага огледалните неврони да бъдат описани като вторични продукти на еволюцията.

Ключови думи: огледални неврони, хипотеза за директно съгласуване, отражение, вторични продукти

ОГЛЕДАЛНИТЕ НЕВРОНИ КАТО ОТКРИТИЕ

„Ние предполагахме, че откритието на огледалната невронна система ще направи за психологията това, което ДНК направи за биологията...“ (Oberman & Ramachandran, 2009: 39)

В края на 80-те и началото на 90-те години на миналия век, група италиански учени от университета в Парма изследват премоторните области на мозъчната кора на Свинеопашатия макак (*Macaca nemestrina*) (Pellegrino, Fadiga, Gallese & Rizzolatti, 1992: 176 - 180). Тяхната първоначална цел е да опишат и обяснят неврофизиологичната активност в част от премоторната мозъчна кора на макаките, наречена зона F5, при извършването на моторни актове. Неокортекст на макакия мозък е сходен

по своята анатомия с този на хората, поради което макаките са често използвани в опитите да се създаде функционална карта на човешкия мозък.

Една от възможните техники в невронауката, позволяваща детайлно локализиране на основни мозъчни функции, представлява корелация на поведението на изследваното животно със записа на активността на единични нервни клетки посредством имплантирани в тях микроелектроди. Това позволява пространствено и времево изолване на конкретни неврони: „кога“ и „кой“ неврон се активира при такова-и-такова поведение? Подобни инвазивни техники се използват с цел колкото се може по-еднозначно приписване на свойства на изследваните неврони: „как“ въпросният неврон допринася за активността на

цялата популация от неврони в конкретен модул? Имплантирането на електроди в човешки мозъци (и тези на човекоподобни примати) с редки изключения е забранено като практика, поради което изследванията се осъществяват посредством електроенцефалография (EEG), магнитен резонанс (MRI), позитрон-емисионна томография (PET) и др. Благодарение на тях се наблюдава активността на популация от неврони чрез нейното репрезентиране под формата на трептяща крива или цветни петна в монитор.

Задачата на невронауката в случая е да опише мезо-процесите (поведение) в микро-термини (такива, които се употребяват за описание на клетъчно и субклетъчно ниво), като по този начин да даде отговор на това как нервната система се справя с конкретни проблеми като хващането на даден предмет. Професор Рицолати и неговият екип от невроучени, провеждайки редица експерименти върху хватателните способности на макаки и хора, демонстрират наличието на хомологична връзка между зона F5 от макакия мозък и зона 44 на човешкия. Хомологичната връзка се установява на базата на това, че и в двете зони се откриват нервни клетки, наречени „огледални“ поради тяхната специфика да се активират както при извършването на дадена двигателна операция, така и при гледката на това как някой друг изпълнява същата операция.

Въпросното откритие бива посрещнато с голям ентузиазъм от невроучените, тъй като демонстрира ролята на моторната система за извършването на операции, традиционно описвани като чисто „визуални“ и/или „когнитивни“. Ето защо учените смятат, че изолирайки огледалните зони, те изолират и субстрата на редица важни за социалните взаимодействия способности: разбирането на действия (Gallese, Fadiga, Fogassi & Rizzolatti, 1996), теорията за съзнанието (Gallese & Goldman, 1998), приписването на намерения (Iacoboni, Molnar-Szakacs, Gallese, Buccino, Mazziotta & Rizzolatti, 2005), имитацията (Ramachandran, 2000), емпатията (Gallese,

Keysers & Rizzolatti, 2004, p. 399), разбирането на език (Rizzolatti & Sinigaglia, 2006, p. 168) и дори расовите идентификации (Leiw & Aziz-Zadeh, 2011, pp. 70 -71).

ЕМПИРИЧНИ ДАННИ ЗА ОГЛЕДАЛНИТЕ НЕВРОНИ

Зона F5: СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛНА СПЕЦИФИКА

Откритието на огледалните неврони се явява следствие от изследването на зона F5 от макакия мозък. Като част от премоторната кора, която е ангажирана както с интеграцията на отделни движения в сложни поведенчески прояви, така и с тяхната подготовка, зона F5 представлява интерес за учените поради свойството си да кодира на ниво индивидуални неврони целенасочени движения, изпълнени с ръка или уста. Под целенасочено движение се разбира двигателен акт, който предполага взаимодействие между ефектор (ръка/уста) и мишена (предмет). Способността на F5 да кодира сложни актове като хващането на предмети, а не елементарни движения като отделните мускулни контракции, води учените до заключението, че невроните в зоната кодират двигателни операции на високо ниво на абстракция (Keysers, 2007, p. 2). Акцентът върху структурната верига от мозъчни области, от която F5 е част, спомага установяването на нейната функционална специфика.

Веригата включва връзки с предната интрапариетална бразда (AIP) – част от теменния дял, която кодира формата, размера и други характеристики на предмета-цел. От друга страна, зона F5 взаимодейства пряко със зона F1 от първичната моторна кора. Зона F1 е свързана с гръбначния мозък и е ангажирана с фината моторика, като движението на отделните пръсти. Поради структурната си обособеност тя не притежава директен достъп до постъпващата визуална информация (Jeannerod, Arbib, Rizzolatti & Sakata, 1995: 315). Така че може да се предостави благодарение на зона F5 и връзката ѝ с AIP. Имайки пред-

вид казаното дотук, F5 може да се опише като мястото, в което се извършват трансформациите на аферентната информация (нервните импулси от периферната сензорна система към централната нервна система) в еферентна (нервните импулси от централната нервна система към периферната двигателна система), поне що се отнася до хватателното поведение.

С цел изясняване на ролята на веригата на невронна активност, може да се даде следният пример. В реална ситуация една чаша за чай предоставя на агента възможности за ръчно манипулиране, които се определят от нейните физически характеристики. Например, чашата за чай може да бъде хваната по начин, който ангажира палеца и показалеца, или по начин, който ангажира цялата китка. Когато зрителната система отчете конкретната чаша, невроните в AIP се активират, изпращайки визуалната информация за нейните физически характеристики към нервните клетки в зона F5, където се избира релевантната спрямо нея моторна команда. Следващата стъпка е отчитането на моторната команда от зона F1, ангажирана с прецизното извършване на съответната двигателна операция – хващането на чашата. От казаното дотук може да се направи заключението, че информацията, с която се ангажира зона F5, е съставена от относително малко на брой променливи, което предполага икономичност спрямо подбирането на нужните движения (Jeannerod et al., 1995: 317). Поради тази причина активността на нервните клетки в зона F5 е показателна за наличието на стабилни моторни модели, които служат като информационен ресурс за извършването на определено целенасочено поведение (ефектор - мишена): хващане, носене, чулене, държане и т.н.

ОГЛЕДАЛНИ НЕВРОНИ: НЕВРОЛОГИЧНИ ДАННИ

Както беше споменато по-рано, записът на активността на единични нервни клетки посредством имплантирани в тях електро-

ди позволява детайлно описание на тяхната функционална специфика. Резултатите от изследванията демонстрират, че невроните в зона F5 могат да се разграничат според следните условия на активация:

- а) продуциране на моторен акт;
- б) наблюдаване на триизмерен предмет;
- с) наблюдаване на това как някой друг извършва моторен акт.

С други думи, нервните клетки в F5 проявяват различен тип поведение, поради което могат да бъдат групирани в три класа: такива, които се активират само при а), такива, които се активират при а) и б) и такива, които се активират при а) и с). Трите класа нервни клетки проявяват идентични моторни свойства: активират се при наличието на целенасочено движение от страна на агента. Последните два класа освен моторни свойства, проявяват и визуални, поради което се наричат „визиомоторни“. По отношение на визуалните си свойства обаче те се различават: едните са адресирани към предмети, а другите – към събития. Това позволява и определянето им на теоретично равнище. Невроните, активни само в случаи а) и б), биват наречени „канонични“, а тези, активни при а) и с) – „огледални“.

През 1996 г. са изследвани 532 неврона в зона F5, като се оказва, че 92 от тях са дейни в условия а) и с) (Gallese et al., 1996: 595). Установяването на този факт следва от провеждането на експерименти, по време на които макар наблюдава извършването на действия, свързани с непосредствено хващане или манипулиране на определени предмети (най-вече храна). Кодирането на взаимодействието между ръката на експериментатора и предметите се тества и в следните случаи: на опосредствано взаимодействие (чрез използването на щипци), на симулирано хващане при реална липса на предмет, на нецеленасочено движение на ръката и при наличието на предмет, с който никой не взаимодейства. Резултатите показват, че съществуват няколко различни вида моторни актове, които активират ви-

зуалните свойства на огледалните неврони. Поради тази причина успешно извършените моторни актове могат да служат за критерий, на базата на който да се класифицират огледалните неврони: хватателни неврони, нареждащи неврони, манипулационни неврони, ръчновзаимодействащи неврони и държащи неврони.

Важно е да се посочи, че по-голямата част от изследваните неврони проявяват чувствителност към специфичен моторен акт, но съществуват и такива, които се активират при два или в по-редки случаи – три такива. Следователно класификацията на огледални неврони може да се извърши и на базата на това доколко са съгласувани техните моторни и визуални свойства. Ако определен неврон кодира един моторен акт и отговаря само на визуални стимули при гледката на същия моторен акт, то въпросният неврон е цялостно съгласуван (*strictly congruent*); съществува отношение на идентичност между визуалните и моторните му свойства. При активация обаче, която предполага подобие, но не и идентичност, става въпрос за частично съгласувани неврони (*broadly congruent mirror neurons*). Такива са например тези огледални неврони, които кодират един моторен акт (хващане), но визуално отговарят за два такива (хващане и държане). Някои източници посочват, че частично съгласуваните неврони съставляват 70% от класа на огледалните неврони (Rizzolatti & Sinigaglia, 2006: 84), поради което може да се приеме, че огледалната система се характеризира с относителна гъвкавост спрямо начина, по който категоризира визуалните събития.

За целта на гореспоменатото категоризиране е нужно наличието на корови области, благодарение на които зона F5 да получава информация не само за физическите характеристики на предметите (посредством AIP), но и за движението на наблюдавания агент. Ясно е, че кодирането на биологични движения (на очи, глава, ръце и т.н.), извършени от друг, се изпълнява от горната слепоочна бразда (STS), чиято връзка със зона F5 се осъществява посредством долния теменен дял (вж. Ibid:

91 - 92). За последния се посочват данни, че може да се разглежда като част от огледалната система, доколкото в тази област се срещат нервни клетки, притежаващи съгласувани моторни и визуални свойства – теменни огледални неврони (Ibid: 93).

ОГЛЕДАЛНИТЕ НЕВРОНИ ПРИ ХОРАТА

Имайки предвид еволюционната връзка между макаките и хората, коректно е да се допусне наличието на аналогична зона и в човешкия мозък. Изследванията започват още с откриването на т.нар. μ ритми (Rizzolatti, Craighero & Fadiga, 2002: 39 – 45). Въпросните ритми представляват вълни на електрическа активност, притежаващи амплитуда с максимална стойност, която може да се отчете при измерване чрез електроенцефалография (EEG) на активността на сензомоторната кора в покой (Pineda, 2005). При извършването обаче на определено действие амплитудата на въпросните вълни намалява значително. Оказва се, че следствията за активността на μ ритмите са същите и при гледката на това как някой друг изпълнява подобни телесни движения. Проблемът обаче е, че EEG не позволява да се изолират коровите области, които отговарят за извършването на конкретните сензомоторни операции. Поради тази причина първите по-точни данни за наличието на огледални неврони в човешкия мозък стават възможни благодарение на неврологични данни, получени чрез функционален магнитен резонанс (fMRI). Чрез последния се установяват следните корови области, до момента считани за моторни (Rizzolatti & Craighero, 2005: 111): долен теменен дял и долна предна гънка.

Интересното в случая се оказва хомологичното отношение между зона F5 в макакия мозък и зона 44 (по Бродман) от човешкия мозък, която също така е позната като зона на Брока (citoархитектонична зона на долната предна гънка), отговаряща и за координацията на устните и езика като орган. Активирането на тази зона

при гледката на ръчни движения показва, че тя не е ограничена единствено до продуцирането на реч. В този смисъл, огледалните свойства на зоната на Брока показват, че еволюционно езикът и двигателните операции притежават общи механизми, което обяснява връзката между вокалната комуникация и жестикулирането. Имайки предвид това, важно е да се отбележи, че огледалните неврони в човешкия мозък притежават някои различни черти спрямо тези, открити в макакия. Например, отговарят на много по-широк кръг от телесни движения (Rizzolatti & Sinigaglia, 2006, р. 124): целенасочени (моторни актове) и нецеленасочени (мимики, комуникативни жестове и дори безсмислени движения).

ТЕОРИЯ ЗА ОГЛЕДАЛНИТЕ НЕВРОНИ

ХИПОТЕЗА ЗА ДИРЕКТНО СЪГЛАСУВАНЕ

Досега новооткритите визиомоторни неврони биваха определяни спрямо тяхната структурно-функционална специфика – локация и условия на активиране. Но от казаното дотук не става ясно защо те се наричат „огледални“.

Първото, което трябва да се вземе предвид е, че според по-ранните статии функцията на „отражението“ е свързана с формиране на вътрешна репрезентация на наблюдаваното движение, като по този начин наблюдаващият придобива знание за смисъла зад моторното събитие (Gallese et al., 1996: 606; Rizzolatti et al., 1996: 137). По друг начин казано, огледалните неврони прокарват връзка между състоянията от „първо лице“ и действията от „трето лице“, благодарение на това, че и двете се характеризират с едни и същи параметри на невронна активност. Последното е възможно, защото всеки организъм притежава определен „моторен репертоар“, състоящ се от онези двигателни операции, на които е способен във филогенетичен и онтогенетичен план. Например, отчита се висока активност на моторни и премоторни зони при наблюдение на беззвучни клипове, показващи как човек или маймуна движат

устните си в комуникативен акт (Gallese et al.: 401; Rizzolatti & Sinigaglia, 2006: 132 - 135). Това не е така обаче при наблюдение на беззвучни клипове на кучешки лай. В същото време долната предна гънка, която се счита за част от огледалната система на хората, проявява чувствителност към актове на отхапване на храна от страна на себе-подобен, маймуна или куче. В чисто визуални термини няма особена разлика между комуникативните актове и тези, свързани с поемането на храна. Лаенето обаче, за разлика от отхапването, не е част от „моторния репертоар“ на човека и маймуната.

Несъответствието между моторните системи на наблюдателя и наблюдавания не води непременно до невъзможността на първия да разбере двигателното поведение на втория. Животните са способни да координират поведението си едно спрямо друго, дори техните видове да са далечни в еволюционен план. Ето защо огледалната система трябва да подпомага социалното поведение с нещо повече от обикновения визуален анализ. Това „нещо повече“ е достъп на изходната информация от зрителните дялове до моторните корови области (срв. Rizzolatti, Fogassi & Gallese, 2001: 665). Последното означава, че в случаи като тези с човека и кучето STS (чиято роля е да отчита биологични движения) не е в състояние да предостави визуална информация, която да се съгласува с двигателната, кодирана в конкретния моторен репертоар на наблюдаващия (Хомо сапиенс не притежава моторна репрезентация на лая като комуникативен акт). Т.е. при подобна разлика в сензомоториката на агентите е невъзможно да се извърши виизо-моторна трансформация в базовата огледална зона и - следователно – „отражение“ на чуждия моторен акт.

Екипът от Парма формулира казаното дотук в т.нар. „Хипотеза за директно съгласуване“ (ХзДС) (Rizzolatti et al., 2001; Rizzolatti & Craighero, 2005: 108). ХзДС описва разбирането на чуждото действие като отношение между наблюдател и наблюдаван от „първо лице“. Благодарение на превода на визуални репрезентации в

моторни, разбирането се осъществява непосредствено на базата на „личния опит“ за релевантните двигателни операции. С други думи, на „феноменално“ ниво наблюдаването на това как някой протяга ръката си, за да хване парче храна, е поне толкова информативно за наблюдателя, колкото е и самото извършване на същото действие от страна на последния.

СЪГЛАСУВАНЕ НА ВИЗУАЛНИ И МОТОРНИ СВОЙСТВА

В обобщение на казаното в миналата под-секция, огледалните неврони са вид кросмодални неврони, проявяващи преводна функция между репрезентации. Настоящата под-секция ще се занимава с границите на употреба на понятието „огледален неврон“. За целта ще се фокусира върху статията „Кога спираме да ги наричаме огледални неврони?“ на Уитол, Хаселагер и Бекеринг (2008). Въпросната статия заслужава внимание, защото предлага прецизна категоризация на частично съгласуваните огледални неврони. Такъв анализ е важен с оглед на някои от проблемите за ХзДС, произтичащи от описанието на този клас огледални неврони. Например, слабата връзка между визуалните и моторните свойства може да се интерпретира като невъзможност за действително застъпване на репрезентациите или по друг начин казано – невъзможност за симулация на чуждото репрезентационно съдържание във връзка с моторния акт (Csibra, 2005: 3 – 4). За да се демонстрира доколко тази интерпретация представлява проблем за ХзДС, нужно е първо да се разберат основанията за приписване на съгласуваност между визуалните и моторните свойства на изследваните неврони.

Следвайки невроучените от Парма (срв. Galles et al., 1996: 602 - 603), гореспоменатите автори разделят частично съгласуваните огледални неврони на три групи. Нека с „М“ се обозначат моторните им свойства, с „V“ – визуалните, а с „С“ – общите характеристики, на базата на които им се приписва съгласуваност.

Група 1

М: отговарят за специфично хващане с пръсти.

(хващане с цяла китка)

V: отговарят на няколко вида хващания с пръсти.

(хващане с цяла китка и хващане с палец и показалец)

С: специфичен моторен акт.

(хващане с ръка)

Група 2

М: отговарят за конкретен ръчен моторен акт.

(хващане)

V: отговарят на два или повече ръчни моторни актове.

(хващане и манипулиране)

С: специфична категория моторни актове

(ръчни моторни актове)

Група 3

М: отговарят за специфичен моторен акт.

(хващане с ръка)

V: отговарят на различни моторни актове.

(хващане с ръка и хващане с уста).

С: специфична цел

(хващане с цел ядене)

Идеалният пример за огледален неврон е строго съгласуваният неврон, чиято активност може да се опише едновременно в термините на конкретен моторен акт (хващане) и в термините на начина на хващане (с цяла китка). В случая общата характеристика (С), благодарение на която се приписва съгласуваност между М и V, може да се открие и на двете нива на описание. Имайки предвид това, анализът на частично съгласуваните огледални неврони показва, че съгласуваността не може да се припише на описателно ниво „хващане с пръсти“, както е при Група 1, поради разминаването между М и V (Uithol et al., 2008: 1784 - 1785). Определянето обаче на тези неврони като „огледални“ изисква преминаване на по-високо ниво на описание, а именно това, което отчита, че и в двата случая става дума за „хващане с ръка“. Същото важи и за останалите групи.

С други думи, ако описанието на едно ниво не запазва дефиницията за „съгласуваност“, която предполага обща характеристика между М и V, то може да се увеличи степента на абстракция. Следователно на различните категории огледални неврони може да се припише съдържание с различна степен на генерализация, като по този начин се решава проблемът с частичната съгласуваност

От анализа на Уитол, Хаселагер и Беке-ринг могат да се изведат няколко проблема за ХзДС. Първият проблем е свързан с трансформационната функция на огледалните неврони. Що се отнася до визуалните свойства на частично съгласуваните неврони, последните се намират в минимум две състояния на активация, репрезентирани съответно два различни обекта. Що се отнася обаче до моторните им свойства, невроните се намират в едно състояние на активация, репрезентирало точно определен обект. Това означава, че съдържанието на визуалната репрезентация притежава повече променливи („хващане“ и „манипулиране“) от това на двигателната („хващане“). Въпросът е насочен към „атомарното“ концептуализиране на огледалните неврони: как индивидуална нервна клетка може да осъществи своята трансформационна функция, така че изходното състояние да предполага отчитане на константата (категорията „ръчни моторни актове“)?

Вторият проблем е по-концептуален, доколкото предполага, че дефиницията за „съгласуваност“ не е фиксирана, поради което понятието за огледален неврон е приложимо дори за тези неврони, които не изразяват ясна връзка между М и V. Следвайки гореописания принцип, това може да стане при пренасяне на нивото на описание една стъпка по-нагоре: общата характеристика е в отчитането на движения, отнесени към обекти. Репрезентационното съдържание тук достига най-високото си ниво на генерализация. Тази подвижност от едно ниво към друго обаче води до положението, че степента на функционално застъпване между репрезентации не може да се определи в термините на строги ка-

узални връзки. Поне в случая с частично съгласуваните неврони, които представляват около 70% от огледалните неврони, „огледалните“ свойства се допускат на базата на частична корелация между тяхната активност и определени типове социално поведение.

СЕЛЕКТИВНО ПОВЕДЕНИЕ И П ПОПУЛАЦИОННО КОДИРАНЕ

Теорията за огледалните неврони може да се разгледа като част от концепцията за т. нар. локално кодиране. Последната предполага, че мозъкът е организиран като мрежа от неврони, подредени на йерархичен принцип. Според него клетките, стоящи на върха, представляват функционални единици, кодиращи комплексни стимули, докато ролята на тези, намиращи се на пониско ниво, е да кодират отделни аспекти от въпросните стимули (Bowers, 2010). Резултатите от експериментите на италианските учени подкрепят концепцията за локалното кодиране, тъй като демонстрират наличието както на отделни неврони, кодиращи конкретни целенасочени движения, така и на отделни неврони, кодиращи по-абстрактни състояния (като това, че извършваното действие е от категорията на ръчните актове). Така в своя „атомарен“ подход на описание теорията за огледалните неврони се ангажира с постулирането на дискретни серии от единици, кодиращи комплексна информация по локално компактен начин.

В дебатите по въпроса за съществуването на „локално“ кодиращи неврони биват разграничавани следните понятия (Földiák, 2009: 905): селективност, икономично разредено кодиране (sparse coding) и експликативност. Първите две понятия се отнасят до експерименталната основа на невроналната теория, тъй като зависят от това, което се наблюдава при контролираното тестване на поведението на невроните. Селективността е свойство на невроните да се активират при наличието на едни стимули и да не се активират при други. Ико-

номичното разредено кодиране е свойство на минимална популация от неврони да се активира при излагане на даден стимул. Третото понятие - експликативност - може да се определи като семантично свойство, доколкото изисква дефиниране на неврона на базата на отношението между отчетената активация и демонстрирания стимул. Например, селективността при строго съгласуваните неврони предполага инвариантност в активацията спрямо стимулите, поради което тяхното дефиниране се оказва безпроблемно начинание („хватателен“, „манипулационен“ и т.н.).

Целта на следващата под-секция е да демонстрира, че експликативността на изследваните неврони е проблематична с оглед на тяхната селективност и икономичност.

Експликативност по отношение на селективното поведение на невроните

Селективното поведение на даден неврон се определя от неговата активност (или липсата на такава) при наличието на даден стимул, като в същото време вариацията по степен на активация също може да се използва за тази цел. За улеснение последната няма да се вземе предвид. Едно такова съотнасяне обаче позволява самите стимули да се групират по категории и по този начин да се дефинира ролята на изследвания неврон. Що се отнася до огледалните неврони, базовите източници на позоваване (основните статии от началото и средата на 90-те години на миналия век) сочат към наблюдението, че селективността на тези неврони се проявява спрямо два вида стимули: моторни („при извършването на...“) и визуални („при гледката на...“). Обединяващата характеристика в двата вида стимули е тази, че става въпрос за целенасочени движения, предполагащи наличието на биологичен ефектор (ръка/уста) и мишена

(предмет) с пряко отношение помежду си (без използването на инструменти). Също така често се посочва, че активацията на огледалните неврони всъщност „резонира“ поведението на някой, който е от същия или близък биологичен вид до този, към който принадлежи наблюдателят. Имайки предвид всичко това, може да се обобщи, че въпросните неврони проявяват селективност на няколко макро-нива:

1. принадлежащ - не принадлежащ към същия биологичен вид
2. моторни/визуални – не моторни/визуални – не моторни/невизуални стимули¹
3. целенасочени – не целенасочени движения
4. биологични – изкуствени ефектори
5. пряко – опосредствано отношение

Първо, през 2010 г. излиза статия на Ричолати и колеги, противоречаща на първоначалните данни, че огледалните неврони не се активират при опосредствано хватателно поведение (Rochat, Caruana, Jezzini, Escola, Intskirveli, Grammont, Gallese, Rizzolatti, Umiltà, 2010). Новите резултати демонстрират, че почти всички изследвани хватателни неврони се активират при наблюдение на това как експериментаторът хваща парче храна с инструмент. Авторите посочват, че рязката разлика между данните от 2010 г. и тези от 1996 г. е свързана с обучението на маймуната, участвала в поновия експеримент, да използва артефакти за набавяне на храна. С други думи, експликативността на изследваните неврони вече не следва разграничение (5), понеже нервните клетки са променили чрез обучение селективното си поведение. По този начин се проблематизира и (4) като условие за активацията на огледални неврони, тъй като инструментите сякаш се инкорпират като продължение на съответния крайник.

¹ По-съвременни изследвания (Keysers, Kohler, Umiltà, Nanetti, Fogasi & Gallese, 2003) демонстрират наличието на аудиовизуални неврони, които се активират не само при моторни и визуални операции, но и когато маймуната чуе звук, асоцииран с конкретно действие, като например чупене на фъстък.

Второ, с откриването на „резониращи“ системи в лимбичната система (амигдалата) и инсуларната кора се демонстрира, че огледалните неврони в мозъка на хората освен за целенасочени телесни движения (хващане) отговарят и за нецеленасочени (афективни) - лицеви изражения по време на болка, страх и отвращение (Gallese et al., 2004, p. 399). Става ясно, че огледални свойства могат да се припишат и на неврони, които позволяват на визуалната информация да бъде кодирана в емоционални термини. Следователно огледалните неврони не са ограничени в областта на премоторната кора и поради тази причина не е коректно да се дефинират като моторни неврони, проявяващи и визуални свойства. По този начин се проблематизира не само (3), но и (2).

Трето, беше посочено, че благодарение на техники за мозъчна визуализация се отчита процес на „отражение“ при гледката на животно, чиято родствена връзка с маймуната и човека е далечна (например куче), стига двигателната операция да е част от „моторния репертоар“ на наблюдателя. В същото време са налични експерименти, демонстриращи генерализация на способността на моторните или лимбичните региони да „резонират“ съответно двигателни операции или емоционални гримаси, изпълнени от наподобяващи хора роботи (Chaminade, Zecca, Blakemore, Takanishi, Frith, Micera, Dario, Rizzolatti, Gallese, Umiltà, 2010). По този начин се хвърля съмнение върху разделението, посочено в (1). Абсурдно би било да се твърди, че огледалните неврони в случая преодоляват асиметрията между „първо“ и „трето лице“ (както предполага ХЗДС), тъй като вътрешните състояния на робота не са кореспондиращи на състоянията на нервната система на човека. Важно е да се уточни, че това не касае ролята на „моторния репертоар“, стига да се приеме, че огледалните неврони не репрезентират „вътрешни състояния“, а единствено наблюдаваното поведение. Това обаче противоречи частично на ХЗДС.

Изложеното в настоящата под-секция е показателно, че активацията на изслед-

ваните неврони проявява високо ниво на адаптация към вариации в контекста, от което следва, че репрезентационната им способност се характеризира със селективна гъвкавост. С други думи, селективното поведение на огледалните неврони не е толкова фиксирано в своята функция, колкото се е смятало в началото и средата на 90-те години.

ЕКСПЛИКАТИВНОСТ ПО ОТНОШЕНИЕ НА АКТИВНОСТТА НА НЕВРОННИТЕ ПОПУЛАЦИИ

Едно от логическите следствия от експериментите с микро-електроди е това, че индивидуалният неврон може да се вземе за носител на дадена репрезентация. Това обаче е силно контраинтуитивно. От една страна, ако между нервната клетка и репрезентирания обект съществува 1:1 съответствие (един неврон кодира един обект), то при унищожаване на носителя ще се унищожи и самата репрезентация. Това ще доведе до невъзможност за разпознаване на въпросния обект и – следователно - до неадекватно поведение в средата. От биологична гледна точка това би означавало, че животни с подобна организация на информацията не биха имали високи шансове за оцеляване (имайки предвид не само умирането на мозъчни клетки със старенето, но и многобройните опасности от мозъчни травми). От друга страна, ако се приеме, че е възможно индивидуален неврон да е сам носител на репрезентации дори да се намира в няколко състояния, какъвто е случаят с частично съгласуваните огледални неврони, то комбинаторната му способност спрямо разнообразието от предмети и процеси в средата ще е изключително ограничена (един и същ X се мени през времето, появява се в различни контексти и т.н.).

За да се избегнат посочените проблеми, може да се предположи, че кодирането не се извършва на толкова стриктно локално ниво, а изисква активация на минимална популация от неврони. В този смисъл се говори за „икономично разредено кодиране“ (Iacoboni, 2009: 196). Например, в статията

на Галезе и колеги от 1996 г. се посочва, че 30 неврона в зона F5 от премоторната кора на изследваната маймуна се активират както при наблюдение на хващане, така и при извършване на същата операция. Доколкото може да се направи заключението, че репрезентацията за двигателната операция „хващане“ е разпределена в минимална популация от нервни клетки, дотолкова това подкрепя тезата за икономичното кодиране. Допускането може да се окаже коректно с оглед функцията на цялостно съгласуваните огледални неврони. Плюсовете на принципа на „икономичността“ са тези, че от една страна смъртта на конкретен неврон не би довела до унищожаване на разпознавателната връзка с обекта, а от друга – по този начин организъмът би притежавал добра разделителна способност във визуалното категоризиране на събитията и предметите. Но дори допускането да се окаже правилно², то не би важало за частично съгласуваните огледални неврони.

Причината за това е, че частично съгласуваните неврони генерализират една и съща цел спрямо различни моторни операции, чрез които може да се постигне тази цел (срв. Rizzolatti et al., 2001). Икономичното кодиране изисква репрезентациите да са разпределени във фиксирани популации от неврони (Földiák, 2002: 2). Това би означавало, че репрезентациите не биха се застъпвали. С други думи, асоциативните връзки между репрезентираните обекти и събития не биха били обясними на базата на самите репрезентации, а ще изискват постулирането на допълнителен процес. Ето защо може да се направи допълнително допускане, според което невроните с частично съгласувани свойства са част от мрежи, използващи комбинаторни репрезентации („хващане“ + „манипулиране“). Следващата секция се спира малко по-подробно на този момент. Засега е важно

да се отбележи, че използването на модели за разпределено кодиране, особено що се отнася до нефиксирани невронни мрежи, всъщност се оказва проблематично с оглед на приписването на огледални функции. Причината е, че от емпирична гледна точка е невъзможно да се отчетат релевантните параметри, така че да се демонстрира наличието на функционално застъпване между собствените и чуждите репрезентации за дадено действие.

ЗАКЛЮЧИТЕЛНИ КОМЕНТАРИ

На базата на анализа, извършен от Уитол, Хаселагер и Бекеринг, както и на този върху експликативността на огледалните неврони, могат да се изведат няколко проблема, на които настоящата секция предлага теоретично решение. Поради обема на настоящата разработка, решението ще бъде ограничено до няколко коментара. Първият е свързан с това как е възможно индивидуален неврон да извършва трансформационната си функция, когато репрезентира във визуални термини два обекта, а в моторни – един. Отговорът, който следва от настоящата критика на „локалното“ и „икономично“ кодиране, е, че такъв неврон може да функционира единствено като допринасящ за активността на мрежа-носител, чието репрезентационно съдържание е разпределено между съставлящите я елементи.

Ако казаното дотук е вярно, възможно е да се предостави отговор и на втория проблем. Генерализиращата способност на частично съгласуваните огледални неврони се извършва благодарение на това, че дадена репрезентация (например за операцията „хващане“) е разпределена между достатъчно широк кръг от единици, така че да се застъпва с друга репрезентация (например за операцията „манипулиране“). Това се

² Цибра (2005) предоставя статистически анализ, според който данните за бройката на цялостно съгласуваните огледални неврони не само варират от експеримент на експеримент, но и самото разпределение на визуални и моторни свойства между тези неврони се осъществява на случаен принцип (без да се експлицира систематична връзка между тях).

осъществява на базата на общи характеристики (срв. Миланов, Мирчев, Пенчева & Тренчев, 2010: 24): сходни входни сигнали от сходни класове предполагат относително единно репрезентиране в невронната мрежа, което води до тяхното класифициране като принадлежащи към една категория (на пример на „ръчните моторни актове“).

Що се отнася до проблема за каузалните връзки, традиционният начин за установяване степента на корелация между мозъчни състояния и поведение е чрез сравнение на данните с тези, получени от изследвания в областта на невропатологията. Първо, уточняването на случаите, в които огледалните неврони функционират, е отворен въпрос, тъй като се появяват нови ситуации, които предизвикват „огледална“ активност. Второ, тази неопределеност води до положението, че предвиждащата сила на теорията за огледалните неврони се оказва приложима в прекалено много сфери: от разбирането на чуждите действия през възприемането и произвеждането на реч до емпатията и приписването на ментални състояния. Ето защо някои учени очакват, че при увреда на долната предна гънка, вентралния премоторен кортекс, STS, амигдалата и островната кора (Oberman & Ramachandran, 2008, р. 49) ще се регистрират значителни дефицити в съответното поведение на агента. Последното обаче е спорно поради наличието на противоречащи на това твърдение данни, извлечени от изследвания върху огледалните зони при аутисти (срв. Churchland, 2011: 156; Dinstein, Thomas, Humphreys, Minshew, Behrmann & Heeger, 2010). Скептицизмът се допълва от множеството промени в поведението при подобни увреждания и ниския брой измерени кросмодални неврони и то само в няколко ограничени мозъчни области (Dinstein, Thomas, Behrmann, Heeger, 2008).

Едно „отрицателно“ обяснение би допуснало, че огледалните неврони не са

установени експериментално (Lingnau, Gesierich & Caramazza, 2009; Hickok, 2009). Това обаче не е необходимо. Тяхната варираща функционална специфика може да се обясни „положително“, стига да се приеме, че огледалните неврони не са адаптации. За да е адаптация дадена характеристика, тя трябва да е селектирана за извършването на конкретна функция (Heyes, 2010, р. 576). Приписването на такава на огледалните неврони засега не е оправдано с оглед на анализиранияте емпирични данни. Алтернативното обяснение предполага, че огледалните неврони представляват вторични продукти (by-products) на еволюцията. Вторичните продукти са такива характеристики, които е възможно да притежават широк обхват от ползотворни ефекти (например за разпознаването на движения, приписването на състояния, имитацията и т.н.), но не са селектирани специално за никой от тях. Това е подкрепено експериментално от Сесилия Хейс (2010), която развива тезата, че огледалните неврони са следствие от сензомоторно обуславяне (асоциативно учене). Със свои колеги тя демонстрира как чрез систематично излагане на различни стимули една огледална система може да се преобразува в „контраогледална“ (Catmur, Walsh & Heyes, 2007).

Въпреки че асоциативното учене и неговият невронаучен еквивалент – Хебианското учене³ – подкопават тежестта на откритието на огледалните неврони с оглед социалната когниция, те предоставят в същото време „положително“ обяснение на адаптивните „огледални“ реакции и нефиксираните параметри на визиомоторните свойства. Също така те се вписват в изискването огледалните неврони да се разглеждат не атомарно, а като система. Поради тази причина целта на една следваща разработка би била аргументацията на хипотезата за сензомоторното обуславяне като приоритетна област на изследване.

³ Хебианско учене се нарича процесът на метаболическо изменение в две или повече нервни клетки, по време на който синаптичната връзка между тях се заздравява, така че при увеличаване на активността на единия неврон се увеличава активността и на другия.

ЛИТЕРАТУРА

- Bowers, J.S. (2010). More on Grandmother Cells and the Biological Implausibility of PDP Model of Cognition: A Reply to Plaut and McClelland (2010) & Quin Quiroga and Kreiman (2010). *American Psychological Association*, vol. 117, No. 1.
- Catmur, C., Walsh, V & Heyes, C. (2007). Sensorimotor Learning Configures the Human Mirror System. *Current Biology*, 17.
- Chaminade, T., Zecca, M., Blakemore, S. J., Takaniishi, A., Frith, C. D., Micera, S., Dario, P., Rizzolatti, G., Gallese, V., Umiltà, M. A. (2010). Brain Response to a Humanoid Robot in Areas Implicated in the Perception of Human Emotional Gestures. *PLoS ONE*, vol. 5.
- Churchland, P. S. (2011). *Braintrust. What Neuroscience Tells Us about Morality*. Princeton and Oxford: Princeton University Press.
- Dinstein, I., Thomas, C., Behrmann, M. & Heeger, D. (2008). A Mirror up to Nature. *Current Biology*, Vol. 18, No 3.
- Dinstein, I., Thomas, C., Humphreys, K., Minshew, N., Behrmann, M. & Heeger, D. J. (2010). Normal Movement Selectivity in Autism. *Neuron*, 66.
- Földiák, P. (2009). Neural Coding: Non-Local but Explicit and Conceptual. *Current Biology*, Vol. 19, No 19.
- Földiák, P. (2002). Sparse Coding in the Primate Cortex. In: Arbib, M. A. (ed.), *The Handbook of Brain Theory and Neural Networks*, (2nd ed.). MIT Press.
- Gallese, V. & Goldman, A. (1998). Mirror Neurons and the Simulation Theory of Mind-reading. *Trends in Cognitive Science*, Vol. 2, No. 12.
- Gallese, V., Fadiga, L., Fogassi, L. & Rizzolatti, G. (1996). Action Recognition in the Premotor Cortex. *Brain*, 119.
- Gallese, V., Keysers, C. & Rizzolatti, G. (2004). A Unifying View of the Basis of Social Cognition. *TRENDS in Cognitive Science*, Vol.8, No.9.
- Heyes, C (2010). Where Do Mirror Neurons Come From?. *Neuroscience and Biobehaviour Reviews*, 34, 4.
- Hickok, G. (2009). Eight Problems for the Mirror Neuron Theory of Action Understanding in Monkeys and Humans. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 21, 7.
- Iacoboni, M. (2009). *Mirroring People. The Science of Empathy and How We Connect with Others*. New York: Picador.
- Iacoboni, M., Molnar-Szakacs, I., Gallese, V., Buccino, G., Mazziotta, J. & Rizzolatti, G. (2005). Grasping the Intentions of Others with One's Own Mirror Neuron System. *PLoS Biology*, Volume 3, Issue 3.
- Jeannerod, M., Arbib, M.A., Rizzolatti, G. & Sakata, H. (1995). Grasping Objects: the Cortical Mechanisms of Visiomotor Transformation. *Trends in Neurosciences*, 18, 7.
- Keysers, C., Kohler, E., Umiltà, M.A., Nanetti, L., Fogassi, L. & Gallese, V. (2003). Audiovisual Mirror Neurons and Action Recognition. *Experimental Brain Research*, 153, 4.
- Leiw & Aziz-Zadeh. (2011). The Human Mirror Neuron System and Social Cognition. In: R. P. Ebstein, S. Shamay-Tsoory, & S. H. Chew (eds.), *From DNA to social cognition (1st ed.)*. Hoboken, NJ: Wiley-Blackwell.
- Lingnau, A., Gesierich, B. & Caramazza, A. (2009). *Asymmetric fMRI Adaptation Reveals no Evidence for* Oberman, L. M. & Ramachandran, B.C. (2008). Reflections on the Mirror Neuron System: Their Evolutionary Functions Beyond Motor Representation. In: Pineda, Jaime A. (ed.), *Mirror Neuron Systems: The Role of Mirroring Processes in Social Cognition*. Humana Press, 2009.
- Pellegrino, G. di, Fadiga, L., Fogassi, L., Gallese V. & Rizzolatti, G. (1992). Understanding Motor Events: a Neurophysiological Study. *Experimental Brain Research*, 91.
- Pineda, J.A. (2005). The Functional Significance of Mu Rhythms: Translating "Seeing" and "Hearing" into "Doing". *Brain Research Reviews*, 50.
- Rizzolatti G., Fogassi, L. & Gallese, V. (2001). Neurophysiological Mechanisms Underlying the Understanding and Imitation of Action. *Natural Reviews Neuroscience*, 2.
- Rizzolatti, G. & Craighero, L. (2005). Mirror neuron: a Neurological Approach to Empathy. In: Changeux, J.-P., Damasio, A.R., Singer, W. & Christen, Y. (eds), *Neurobiology of Human Values*. Berlin: Springer-Verlag.
- Rizzolatti, G. & Sinigaglia, C. (2006). *Mirrors in the Brain. How our Minds Share Actions and Emotions*. Oxford University Press.
- Rizzolatti, G., Craighero, L., Fadiga, L. (2002). The Mirror System in Humans. In: Stamenov, M. & Gallese, V. (eds), *Mirror Neurons and the Evolution of Brain and Language*. John Benjamins Publishing Company.
- Rochat, M. J., Caruana, F., Jezzini, A., Escola, L., Intskirveli, I., Grammont, F., Gallese, V., Rizzolatti, G. & Umiltà, M. A. (2010). Responses of mirror neurons in area F5 to hand and tool grasping observation. *Exp Brain Res*, 204, 4.
- Umiltà, M.A., Kohler, E., Gallese, V., Fogassi, L., Fadiga, L., Keysers C. & Rizzolatti, G. (2001). I Know What You Are Doing: A Neurophysiological Study. *Neuron*, 31.

ИНТЕРНЕТ-ИЗТОЧНИЦИ

- Миланов, П., Мирчев, И., Пенчева, Н. & Тренчев, И. (2010). *Невронни мрежи*. (работен вариант). Извлечено на 20.04.2014 от <http://newweirdscience.com/nevmreji.pdf>

- Csibra, G. (2005). *Mirror Neurons and Action observation. Is Simulation Involved?*. Retrieved April 21, 2014 from <http://www.cbcd.bbk.ac.uk/people/scientificstaff/gergo/pub/index.html/pub/mirror.pdf>
- Keysers, C. (2007). *Mirror Neurons*. New Encyclopedia of Neuroscience. Retrieved April 20, 2014 from http://www.extranet.elsevier.com/homepage_about/mrwd/nrsc/Sample%20Article%206.pdf
- Lingnau, A., Gesierich, B. & Caramazza, A. (2009). *Asymmetric fMRI Adaptation Reveals no Evidence for Mirror Neurons in Humans*. Pnas.org. Retrieved April 25, 2014 from <http://www.pnas.org/content/early/2009/06/02/0902262106.full.pdf+html>
- Ramachandran, B.C. (2000). *MIRROR NEURONS and imitation learning as the driving force behind „the great leap forward“ in human evolution*. Retrieved April 25, 2014 from http://www.edge.org/3rd_culture/ramachandran/ramachandran_index.html

MIRROR NEURONS. IN SEARCH OF A THEORY

Nikola Nedelchev

Abstract. *The goal of the present article is to outline the limits of the mirror neuron theory as an unifying explanatory model of social cognition. In order to achieve this, several tasks are set. The first task concerns the basic experiments and classifying principles used for functionally distinguishing between mirror neurons and other cells in the examined brain areas. The second task is related to reconstructing the traditional interpretation known as “direct-matching hypothesis“. The third task is to analyse the relevant empirical data and to explicate several problems of the direct-matching hypothesis: (a) the problem of transformational qualities of mirror neurons, (b) the problem with broadly congruent mirror neurons’ generalizing functions and (c) the problem of causal relation between ‘mirroring’ and specific kinds of social behaviour. The paper ends with an attempt for a theoretical solution of the presented problems, and a suggestion to describe mirror neurons as evolutionary by-products.*

Keywords: mirror neurons, direct-matching hypothesis, mirroring, by-products

Никола Неделчев е докторант по философия на науката в СУ „Св. Климент Охридски“