

MARTON MAGDA

MTA Pszichológiai Kutatóintézete, Budapest

A VISELKEDÉS MEGÉRTÉSÉT ÉS UTÁNZÁSÁT MEGALAPOZÓ IDEGRENDSZERI SZIMULÁCIÓ

Napjaink megismeréstudományában növekszik az érdeklődés a nyelvhasználatot megelőző kognitív teljesítmények magyarázata iránt. Ezt az érdeklődést természetesnek tarthatjuk, hiszen a csimpánzok néhány magasrendű teljesítményének értékelését és magyarázatát már a 80-as években a megismeréstudomány fontos témájaként tárgyalták. Ennek során vitatott kérdéssé vált, hogy a társ célra irányuló viselkedésének megértését és az utánezást megalapozó folyamat milyen természetű. Az időközben eltelt éveket több területen is a mentálisztikus magyarázatok túlsúlya jellemezte.

A jelen tanulmány a régi témát új szempontból elemzi. Bevezetőül röviden áttekintünk néhány elgondolást arra vonatkozóan, hogy csecsemők és az emberszabású majmok milyen (nem-mentálisztikus) folyamatok útján értik meg, illetve utánozzák a társ viselkedését. Majd ezeket a – fogalmi szinten jellemzett – elgondolásokat szembesítjük neurobiológiai vizsgálatok adataival, amelyeket majmoknál rögzítettek, amikor azok a társ akcióit figyelték meg. A továbbiakban neuronális szintű mérések adataira alapozott idegrendszeri modelleket ismertetünk. Ezek felvázolják, hogyan zajlik le a megfigyelt társ gesztusainak, továbbá tárgyra irányuló akcióinak megfigyelése/megértése, valamint jellemzik az ilyen viselkedés kivitelezését megalapozó mechanizmusokat. Ezt követően a képszerkesztési módszerrel végzett humán kísérletek adatait foglaljuk össze. E vizsgálatok eredménye azt sejteti, hogy a másik ember viselkedésének megértésében és utánezásában – felnőtt korban is – ősi idegrendszeri mechanizmus vesz részt.

Veszületett tudásforma: a környezet célszerű történéseinek nem mentális jellegű értelmezése

A kognitív pszichológia központi elgondolásainak egyike, hogy mások viselkedését „naiv pszichológiával” értjük meg: másoknak mentális állapotot tulajdonítunk, viselkedésük okát mentális állapotaikban keressük. Az elmúlt években azonban az

egyedfejlődésben leírtak egy – a mentális viselkedés-magyarázatnál korábbi – teljesítményt. Már a csecsemő képes környezete történéseit *nem mentális* jellegű formában értelmezni, „*teleológiai értelmezési keret*” alkalmaz (magyarul például Csibra és Gergely, 1997/98). A felismerés alapját kísérleti megfigyelés képezte (Gergely és mtsai, 1995).

A kísérletben 9-12 hónapos csecsemők számítógépen szimulált formában absztrakt, „önmozgó” alakzat (korong) olyan jellegű mozgását figyelték meg, amelyet a felnőttek „célra irányuló cselekvésként” írtak le. A kísérlet gyakorló szakaszában (habituáció) a csecsemők a képernyőn többször láthatták – és ezért megszokták – a korong mozgáspályáját: a korong csak az akadályt átugorva juthatott el egy másik koronghoz. Habituáció után a kísérleti helyzetet megváltoztatták: az akadályt eltávolították. Amikor nem volt akadály, de a korong mégis az ismerős ugró mozdulattal közelítette meg a másik korongot, akkor a csecsemők meglepődtek, és hosszabb ideig nézték a képernyőt, mint akkor, amikor a korong a legrövidebb, vagyis egyenes mozgáspályán közelítette meg a másikat, noha az utóbbi útvonalat a csecsemők korábban nem látták, az számukra újszerű volt. (Ez a jelenség a kontroll csoportnál nem volt megfigyelhető.)

Csibra utóbb (Csibra és mtsai, 1999) ellenőrizte, vajon kísérleti eredményükben volt-e szerepe annak, hogy a csecsemők „önmozgáshoz”, tehát az élők mozgásához hasonló módon közlekedő korongot figyeltek meg. Ezúttal a figura mozgásából minden élőlényyszerűt, önmozgásra utaló jegyet kiiktattak – ám az eredmény nem változott.

Kísérleti eredményüket értékelve a szerzők úgy fogalmazzák, hogy a teleológiai értelmezési keret révén a csecsemő a kísérleti látványt *célvezérelt cselekvésként* értelmezi, és ez egyúttal *kielégíti a racionális cselekvés elvét* is. Véleményük szerint a „teleológiai értelmezési keret” sajátos alkalmazkodási formát képvisel, amely a tudatelmélettől függetlenül jött létre a *célirányos történések megkülönböztetésére, megértésére és bejósolására*. A teleológiai értelmezést a tudatelméletet megelőző „önálló viselkedés-magyarázati stratégiának” tartják (Gergely és Csibra, 1997). Kísérleti jelenségük legpontosabb megfogalmazásának az alábbi tűnik. „A teleológiai hozzáállás egy biológiai adaptáció, amelyről elképzelhető, hogy a tudatelmélettől függetlenül alakult ki, mégpedig a célirányos és racionális téri viselkedés értelmezése és reprezentálása céljából” (Csibra és Gergely, 1998a; idézi Gergely, 2002).

Alapvetően fontosnak tarthatjuk azt a felismerést, amely szerint az élőlény a másik élőlény mozgását/viselkedését – veleszületett, nem mentalisztikus formában – eleve célra irányuló viselkedésként detektálja. Ez a teleológiai beállítódás a *biológiai történések alapelvét* ragadja meg, és ennek regisztrálását képviseli. Csupán az lehet kérdéses, hogy a csecsemők *milyen típusú célvezérelt viselkedésformákat* képesek teleológiai viselkedés-magyarázat keretében (fizikailag-funkcionálisan) értelmezni?

Gergely, illetve Csibra szövegeiből olykor nem válik világossá, hogy felfogásuk szerint milyen típusú eszköz-cselekvések teleológiai értelmezése lehetséges. Alkalmadtán úgy tűnik fel, hogy gondolatrendszerükben az „eszköz-cselekvés” kifeje-

zés tartalma fokozatosan bővül; néha a tárgyra irányuló viselkedés is belefoglalható-
nak látszik.

Elméletileg is elemezhető az a kérdés, vajon a teleológiai értelmezési stratégia érvényesülhet-e a csecsemőknél, amikor *tárgyi cselekvést* figyelnek meg. Abban az esetben bizonyosan igen, ha célvezérelt tárgyi viselkedésnek nevezzük, például azt a mozgássort, amellyel a kéz térileg elér valamely tárgyat, azaz a *tárgyelérő viselkedést*. Nézéspreferencia módszerével már ki is mutatták (Woodward, 1998), hogy ilyen helyzetben a hathónapos csecsemők teleológiai megértést mutatnak: a látványt úgy fogják fel, hogy a kéz célja a tárgy elérése; a kéz térbeli nyúlása a cél elérésének eszköze.

Az is kézenfekvő feltételezés, hogy az egyéves csecsemők az egyszerű tárgymanipulációt is – a maga egészében – célra irányuló viselkedésnek fogják fel; a tárgy helyzet/állapot-változását a cél eléréseként értelmezik. Az azonban már kérdéses, vajon a tárgyi eszközcselekvés megfigyelésekor a csecsemő *érvényesítheti-e a „racionális cselekvés elvét”*.¹ Az erre vonatkozó gondolat kísérletet elvégezhetjük.

Valamely tárgyi cselekvés többszöri megfigyelése nyomán a csecsemőben rögzül az összefüggés, például a „célirányos egyszerű manipuláció és a tárgy meghatározott célállapotának bekövetkezése” között. Kérdés viszont, hogy a habituáció után a csecsemő vajon rövidebb ideig nézné-e az újfajta manipulációt követő „racionális” tárgyállapotot, mint a (fizikailag) „nem racionális” tárgyállapotot, s ez utóbbin meglepődne-e. Vajon elképzelhető-e, hogy az egyéves csecsemő az adott tárgyhoz illeszkedő, a tárgy sajátos állapotát/helyzetét eredményező, lehetséges *mozgássémák* olyan tárával rendelkezik, amelynek alapján az újszerű manipuláció eredményének megfigyelésekor érvényesítheti a „racionális elvét”? A célvezérelt tárgyi viselkedés eredményének elvárása feltételeznél, hogy a csecsemő ismeri a tárgy alaki sajátosságait és a (kéz-kar) mozdulat-változatok – legalább hozzátétőleges – illeszkedését, és ezáltal a mozdulat várható eredményét. Ezt egyéves csecsemőknél nehéz feltételezni.

Erre a következtetésre vezethet a csecsemőkori tárgylátás jellegzetességének kitűnő elemzése Csibra (2001) tanulmányában. Eszerint a tárgyak téri helyét és mozgását, illetve alakját feldolgozó látópályák információja nem integrálódik egyéves kor előtt. A fiatalabb csecsemők csak a tárgyak helye és mozgáspályája alapján alakítanak ki „tárgyregisztert”; a tárgyazonosság éretlenebb formájával rendelkeznek. Alkalmazkodásukban kisebb szerepet játszik a tárgy alakjára alapozott tárgyazonosság (168. o.), ami a csecsemőknél nehezebbé tehető, *korlátozhatja* a tárgy alakjához illeszkedő cselekvésformák megítélését. Nyitva marad tehát a kérdés: nyelvhasználat

¹ Gergely megfogalmazása szerint a viselkedés teleológiai értelmezése akkor minősül elfogadhatónak, „ha kielégíti a ’racionális cselekvés elvét’, azaz azt, hogy egy cselekvés akkor és csak akkor magyarázható egy célállapottal, ha az egyben a fizikai világ adott körülményei között a célállapot elérésének legigazolhatóbb, leghatékonyabb módja.” (Doktori disszertáció tézisei, 2002, 17.)

Ebben a vonatkozásban nem nyújt eligazítást az sem, hogy a kutatócsoport többféle megfogalmazásban is megvonja a teleológiai értelmezési stratégia használatának korlátait (pl. Koós és mtsai, 1997; Gergely, 2002). A teleológiai értelmezési keret csak közvetlenül a valóságra, illetve annak aktuális bekövetkezésére támaszkodhat. Amikor a gyermek fiktív helyzettel találkozik, vagy ha az általa észlelendő történet „helye” a másik fejében van, azaz mentális, akkor a teleológiai stratégia csődöt mond. A teleológiai magyarázat említett korlátai között nem szerepel olyasmi, ami kizárná a tárgyra irányuló, annak látható fizikai állapotváltozásait létrehozó akció értelmezésének lehetőségét.

Van olyan elgondolás is, amely a teleológiai értelmező rendszert alkalmasnak véli a sajátos *viselkedésforma létrehozására* is. Gergely (2002) arról ír, hogy emberszabásúak a teleológiai értelmező rendszer birtokában képesek a „bemutatott új instrumentális cselekvéseket úgy értelmezni, hogy azok reprezentációjában elkülönülten jelenjen meg a látható eredményként létrejövő állapotváltozás (mint a cselekvés célja) és a célállapothoz vezető instrumentális cselekvés maga”. E megkülönböztetésnek Gergely nagy jelentőséget tulajdonít. Az emberi környezetben élő emberszabásúakban felerősödik az a képesség, „hogyan szelektíven figyeljenek a bemutatott specifikus instrumentális cselekvésre, és leutánozzák azt” (Gergely, 2002, 219–220. o.). Ez az állítás azonban néhány kérdést vet fel. Először is azt, hogy vajon a célt elérő instrumentális cselekvés vázolt szelektív megkülönböztetését ezúttal is csak a *téri viselkedés*, azaz téri helyek, illetve a *társ/tárgy megközelítésének vagy megérintésének módjával* kapcsolatban említi-e a szerző. Szavai alapján ugyanis erre gondolhatnánk. Ebben az esetben viszont Gergely elgondolása *nem vonatkozhat az* (enkulturált) *emberszabásúak valódi utánzásainak teljes körére*. Hiszen mind az emberi környezetben, mind a vadonban élő emberszabásúaknál bizonyították a *tárgymanipuláció*, illetve az állat mozgáskészletében korábban nem szerepelt mozgássorok utánzását. Ha viszont Gergely elgondolása csak téri viselkedések utánzására vonatkozik, akkor az a probléma sem merül fel, hogy az utánzás olyan alapvetően új mozgásforma másolását kívánja meg, amelynek feltétele a specifikus instrumentális cselekvés jobb megkülönböztetése.

Joggal feltételezhető, hogy az evolúció során a célra irányuló *téri viselkedés értelmezésére, eredményének elővételezésére* (és talán utánzására) *sajátos, veleszületett rendszer alakul ki*. Hiszen a törzsfajlásban megjelenő „nem tanult, értelmes viselkedést” (amely a közvetlenül érzékelt cél ökonomikus megközelítését/elkerülését jelenti, beleértve a kerülőút használatát) már a gerinceseknél primitívebb fajok (pl. az oktopusz) kísérleti vizsgálatai is bizonyították. Ez a törzsfajlásban jóval korábbi teljesítmény, mint a rugalmas-változatos manipuláció képessége. Véleményem szerint csupán téri viselkedésre érvényes teleológiai megértési (és cselekvési) rendszer segítségével az újfajta, összetett mozgássorok, illetve manipulációk nem értelmezhetőek, és utánzásuk sem lehetséges. Az evolúció során erre a célra sajátos – és nem mentalisztikus – működési elv alakul ki.

A kognitív fejlődéslelektanban már jellemezték olyan készséget, amely lehetővé teszi a csecsemő számára, hogy a *mozgáskészletéhez képest újfajta mozgássorból álló vi-*

selkedést „lemásolja”. Gopnik és Meltzoff (1997) kifejtette, hogy a csecsemő születésétől fogva másokat az „énhez hasonlóként él át”. Tomasello a szociális-kognitív fejlődés kulcsát abban látja, hogy „a csecsemő születésétől fogva az ’énhez hasonlóknak’ értelmez másokat”. A csecsemők „...egyedfejlődésük korai szakaszától azonosulnak a többi emberrel” (Tomasello, 1999/2002, 80., 84. o.).

Tomasello saját elgondolását a *szimulációs modell* változatának tekinti; a szimulációt azonban nem explicit folyamatként értelmezi. A csecsemő számára a „hasonulás” (a szimulációs folyamat) teszi lehetővé a másik viselkedésének *megértését* és egyúttal *„mímelését”*, azaz reprodukálását anélkül, hogy megértené e viselkedés valódi hatását. Amikor a csecsemő meg tudja különböztetni az átélt vagy látott cselekvés célját, illetve a hozzá vezető eszközi cselekvést, akkor már valódi utánzásos tanulásra képes. Ennek során ugyanazzal a céllal utánoz, mint a modell, de továbbra is az „azonosulás”, a *szimuláció teszi képessé arra, hogy a célhoz segítő, sajátos eszközi viselkedést lemásolja*. Tomasello szerint a másikkal való azonosulásra csak az ember képes. Bár a szimuláció élettani alapjait nem kutatja, feltételezi, hogy emberszabású majmok nem képesek szimulációra.

Ezúttal nem az a célom, hogy Tomasello gondolatrendszerének részleteit elemezzem. Lehetőséget látok viszont arra, hogy olyan idegrendszeri mechanizmust ismertessek, amely igazolja Tomasello – fogalmi szintű – elgondolását a (nem explicit) belső szimuláció szerepéről. Olyan idegrendszeri mechanizmust kívánok jellemezni, amely lehetővé teszi, hogy nem mentalisztikus szinten értelmezzük a *megfigyelt tárgyra irányuló cselekvés megértését, és amely egyúttal a látott viselkedés utánzásának alapját képezheti*. Ebből a célból a továbbiakban a szociális-kognitív modul(ok) működéséről már ismertté vált adatokat és az ezeket kiegészítő idegrendszeri modelleket mutatom be.

A szociális-kognitív modell

Egyes neurológiai betegségek tünetei és az állatkísérletek adatai egyaránt arra mutatnak, hogy az elemi szociális-kognitív teljesítményeket megalapozó idegi rendszer moduláris szerkezetű.

A neurológiai betegek egyes körülhatárolt károsodásait a kutatók olykor úgy értelmezik (pl. Karmiloff-Smith és mtsai, 1995), hogy az agyban sajátos hajlammal (diszpozícióval) rendelkező kognitív modulok működnek; ezek zavara a kognitív teljesítmények széttartását (diszkrpanciáját) eredményezheti. Ilyen neurológiai betegek kognitív képességei feltűnően egyenetlenek. Például a Williams tünetegyüttest² mutató

² Genetikai jellegű betegség, amely egytetűjű ikreknél párhuzamosan lép fel (Williams és mtsai, 1961). Az ilyen beteg arberendezése jellemző; meghatározott testi betegségekre hajlamosak; anatómiai eltéréseket és sajátos kognitív hiányosságokat mutatnak. A tünetegyüttest Európában Beuren szindrómának nevezik (Beuren, 1984).

betegek nyelvi képessége kielégítő, arckifejezést jól elemeznek; bonyolult szintaktikai szerkezeteket megértenek és összetett narratívumokat is kezelni tudnak. Ezzel szemben a téri jellegű feladatokban, az elemi számtani műveletek terén, gyakorlati problémák megoldásában teljesítményük jelentősen csökkent (Bellugi és mtsai, 1992; Karmiloff-Smith és mtsai, 1995). Az autisták viszont az intencionalitást csak fogyatékosan értik meg. Átlagos IQ-juk ellenére sem tudnak másoknak mentális állapotot tulajdonítani (pl. Leekam és mtsai, 1993; Baron-Cohen, 1986; Brothers és Ring, 1992); a nyelvi kijelentéseket csak szó szerint tudják értelmezni, az iróniát nem értik (Happé, 1991). Ezek a betegség-típusok egy-egy kognitív szubmodul működési zavarát tükrözik. Az autisták tünetegyüttesét a társas-kognitív modul funkciózavara jellemzi.

A társas kogníció moduljának elemi mechanizmusát majmokkal végzett kísérletekben vizsgálják. Erre azért van lehetőség, mivel a makákó majmok (mint általában a főemlősök) vizuális információ-feldolgozását hasonló felépítésű idegi rendszer végzi, mint embernél (Siegel és Anderson, 1990). A neuro-anatómiai ellenőrzés is azt mutatta, hogy a kérgi területek sejtjeinek felépítése és működése embernél és makákóknál megegyezik (Petrides és Pandya, 1994; Passingham, 1997).

Alak- és mozgáspreferenciát mutató idegsejtek

Majmokkal végzett neurobiológiai egysejt-vizsgálatok adatai már a 80-as évek közepén jeleztek egyfajta társas idegrendszeri modult. A kutatók formapreferenciát mutató idegsejteket találtak a majom temporális³ lebenyében. Ezek a neuronok sajátos tüzelési mintával válaszoltak az *arc* és a *kéz alakjára* (Rolls, 1984); ezeknek az idegsejteknek egy része az *arckifejezés* jellegétől függően szelektíven válaszolt (Hasselmo és mtsai, 1988). Más temporális sejtcsoportok az *arc mozgásirányára*, *orientációjára* (Perrett és mtsai, 1988) vagy az *arc ismertségére* voltak sajátosan érzékenyek (Hasselmo és mtsai, 1989b). A szerzők úgy vélték, hogy a kitüntetett módon az *arcra* válaszoló idegsejtek információjából a parietális rendszer vonja ki a *tekintet irányára* vonatkozó jelzéseket (Perrett és mtsai, 1990; 1991).

A felső temporális kérgi területen olyan sejteket is találtak, amelyek a *fej* és a *test* meghatározott *orientációjára* tüzelnek. A kutatók egyúttal azt tapasztalták, hogy a temporális poliszenzoros területen, ahol a forma és a mozgás kódolását végző látópályák összefutnak, az *egész test mozgására* érzékeny idegsejtek válasza mérhető. Ezek közül számos sejtcsoport a fajtárs vagy az ember *testmozgásának* meghatározott *irányára*, forgására tüzelt. Továbbá a majom temporális lebenyének elülső szelvényében olyan neuroncsoportokat találtak, amelyek csak egyes *testrészek*, főként a *kéz*

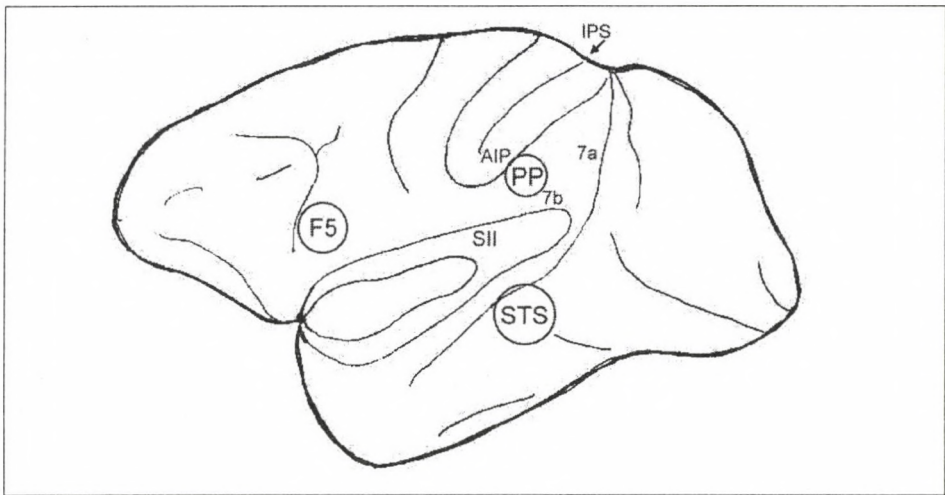
³ A szövegben az anatómiai megjelölések magyar változatait nem használjuk, mivel ezek csak nehezítenék a tájékozódást a nemzetközi szakirodalomban. Továbbá, az elkerülhetetlen rövidítésekkel a kutatók szintén a latin elnevezésekre utalnak. A rövidítések magyarázata a szövegben megtalálható, de a jobb áttekinthetőség céljából ezeket külön is feltüntettem.

mozgására növelték tüzelési gyakoriságukat (Brothers és Ring, 1992; Hasselmo és mtsai, 1990a,b; Oram és mtsai, 1993).

Célra irányuló mozgás látására érzékeny idegsejtek. Az érzékleti-motoros transzformáció

A sajátos alakra és mozgásra szelektíven érzékeny vizuális idegsejtek felismerésénél még jelentősebb adatokat rögzítettek a kutatók a 80-as évek végén. Felismerték, hogy az elülső (ventrális) premotoros kéregben (az F5 területen) (lásd az 1. ábrát) olyan idegsejt-csoportok találhatóak, amelyek csak akkor változtatják tüzelési mintáikat, amikor a majom társa (vagy az ember) *tárgyra irányuló, célszerű akcióját figyel* (Rizzolatti és mtsai, 1988; Gentilucci és mtsai, 1988). Ebben a felismerésben az a meglepő, hogy a látványra specifikusan válaszoló idegsejtek – az ún. tükörneuronok – közvetlen elektromos ingerlése mozgásválaszokat vált ki, ezek tehát *motoros idegsejtek* (Rizzolatti és mtsai, 1981; Kurata és Tanji, 1986). S ami ennél fontosabb: ugyanezek az idegsejtek – a tükörneuronok – aktiválódnak akkor is, amikor a majom maga végzi el a megfigyelt viselkedést (di Pellegrino és mtsai, 1992; Rizzolatti és mtsai, 1996; Gallese és mtsai, 1996). Ezek a prefrontális tükörneuronok tehát egyaránt kódolják a viselkedés megfigyelését és kivitelezését.

1. ábra. A neurális válaszok mérésének agyi területei majomnál



A kutatók több szempontból is jellemzik ezt a sajátos teljesítményt. Rámutatnak, hogy az F5 neuronok *érzékleti-motoros transzformációt* valósítanak meg. S e transzformáció következtében létrejövő központi motoros folyamat egyúttal a látvány belső *motoros reprezentációját* eredményezi (Rizzolatti és mtsai, 1996). Másként fogal-

mazva: a tükroneuronok az akció látványának hatására olyan központi motoros impulzusokat keltenek, amelyek *a látott akció végrehajtását programozzák*. Ezt a teljesítményt a kutatók úgy értelmezik, hogy a majom idegrendszerében a látott viselkedés *mozgásterve* aktiválódik (Rizzolatti és mtsai, 1996). Ugyanezt a történést magunk úgy fogalmazzuk meg, hogy a tükroneuronok működése következtében a megfigyelő a társas történést saját rendszerének működése révén, *bensőleg motorosan szimulálja*. Ez a bensőleg reprezentált motoros folyamat, és egyúttal a mozgástervezet biztosítja a látott akció *funkcionális megértését*.

Tárgyra irányuló akció megfigyelésére válaszoló (F5) sejtek egy részénél a kutatók azt a váratlan felfedezést tették, hogy ezek a neuronok azonos módon válaszoltak, tekintet nélkül arra, hogy a bemutató személy a tárgyat a szájával vagy a kezével ragadta meg.⁴ Ezek a sejtek azonban sem a tárgy, sem az akció milyenségére nem válaszoltak. A kutatócsoport eredményeit úgy értelmezhetjük, hogy az elülső premotoros terület idegsejtjeinek egyik osztálya *a tárgy és az élőlény akciójának viszonyára* válaszol (függetlenül a tárgy, illetve az akció milyenségétől) (di Pellegrino és mtsai, 1992; Gallese, 1998).

A megfigyelt tárgyak akciós jelentésének motoros reprezentálása

A kutatások a motoros reprezentáció további formáit is kimutatták. A témánk szempontjából fontos, harmadik típusú neuronális választ a manipulálható, de pillanatnyilag mozdulatlan *tárgyak* megfigyelésekor mérték. Amikor a majom valamely tárgyat megfigyel, a premotoros kéreg sejtjeinek egyik osztálya (canonical neuronok), továbbá az elülső intraparietális barázda (AIP) sejtjei pusztán a (statikus) tárgy látványára válaszolnak. Ezek az idegsejtek *nem* a tárgy érzékleti sajátosságait kódolják, hanem aszerint válaszolnak, hogy a tárgy *milyen motoros válaszra, akcióra ad módot*. Tárgyak megfigyelésekor ezek az idegsejtek ugyanolyan tüzelési mintát mutatnak, mint tényleges manipulálásuk alkalmával: megfigyelésekor *mozgósodik az adott tárgyra irányuló akció központi motoros programja*. A tárgy megfigyelésekor mérhető neuronális válaszok ily módon a tárgy funkcionális *jelentését*, affordanciáját reprezentálják (Fogassi és mtsai, 1996; Murata és mtsai, 1997; Duhamel és mtsai, 1998; Rizzolatti és mtsai, 2000).

Amint láttuk, a majmokon végzett egysejt-vizsgálatok során a kutatók az agykéreg különböző területein – különböző társas ingerminták bemutatásakor – megkülönböztethető és sajátos módon (specifikusan) válaszoló neuronokat találtak. A különböző agykérgi területeken mért kisebb-nagyobb sejtcsoportok válaszaikat sokatmondó és újszerű értesülésekkel szolgálták. Közelebbről *az érzékleti-motoros folyamatok új elvét* tárták fel: az idegrendszer működési szintjén a társas mozgássorok, illetve akció-

⁴Szemben az idegsejtek olyan csoportjaival, amelyek a megfigyelt mozgás milyenségére és a mozgást kivitelező effektorok jellegzetességeire szelektíven válaszoltak (di Pellegrino és mtsai, 1992).

formák látványának *belső motoros reprezentálását* bizonyították (részletesebb jellemzését lásd Marton, 2002). Ahhoz, hogy ezek a kísérleti felismerések meggyőzőbb magyarázó értéket nyerjenek, arra volt szükség, hogy a kutatók egységes működő *modellbe* foglalják az idegsejtek helyi válaszait.

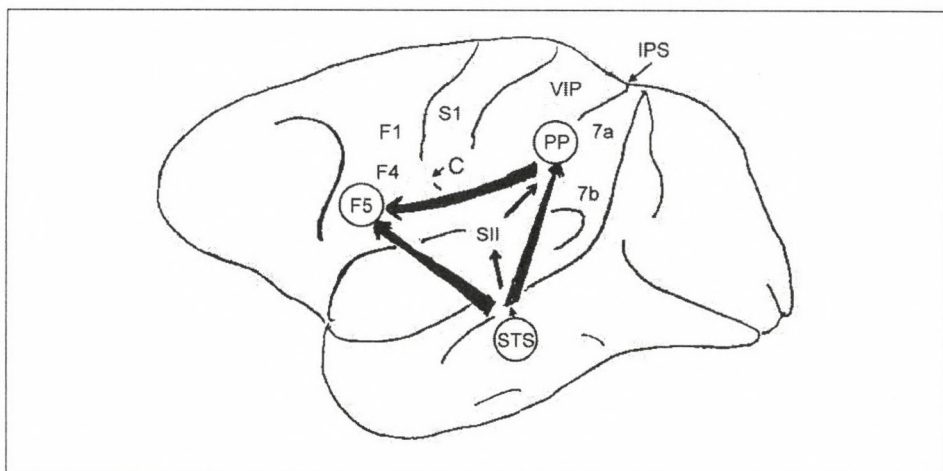
Mindenekelőtt a *neurális* válaszokra vonatkozó új ismereteket kellett beilleszteniük az idegéletten már meglévő anyagába. Evégett a látott társas ingermintákat motorosan reprezentáló idegsejtek működését belefoglalták az agykérgi területek pályarendszereiről, funkcionális összeköttetéseiről felhalmozott, *neurális szintű* ismeretkörbe. Majd a viselkedéses ingerkategóriákra adott válaszok működését modellekbe foglalták. A kutatók külön-külön jellemezték majomnál a gesztusok, testmozgások, illetve a tárgyra irányuló akciók megértésének/kivitelezésének modelljét.

A gesztusok és a tárgyra irányuló akciók megértési/kivitelezési modelljei majomnál

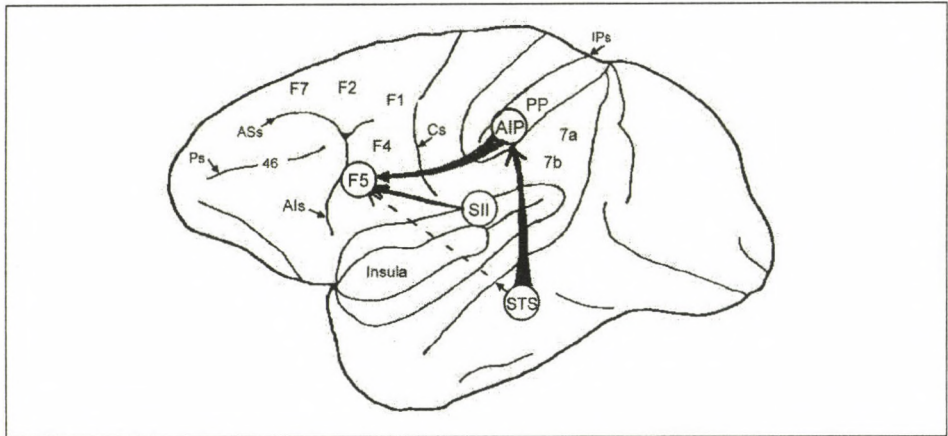
Gesztusok és testmozgások megfigyelési/kivitelezési modellje

Midőn a megfigyelt társ mozgásáról a központba érkező vizuális információ az agy halántéki (temporális) lebenyének középső területére (MT) jut, létrejön a megfigyelt mozgás sebességének és irányának elemzése. A vizuális információ innen (a felső/középső halántéki területen /MST/ keresztül) a felső halántéki barázda (temporális szulkusz, STS) felé terjed. (Lásd a 2. ábrát.)

2. ábra. Gesztusok és testmozgások megfigyelése / kivitelezése során működő neurális kör majomnál. FARS (Fagg-Arbib-Rizzolatti-Sakata) – modell nyomán

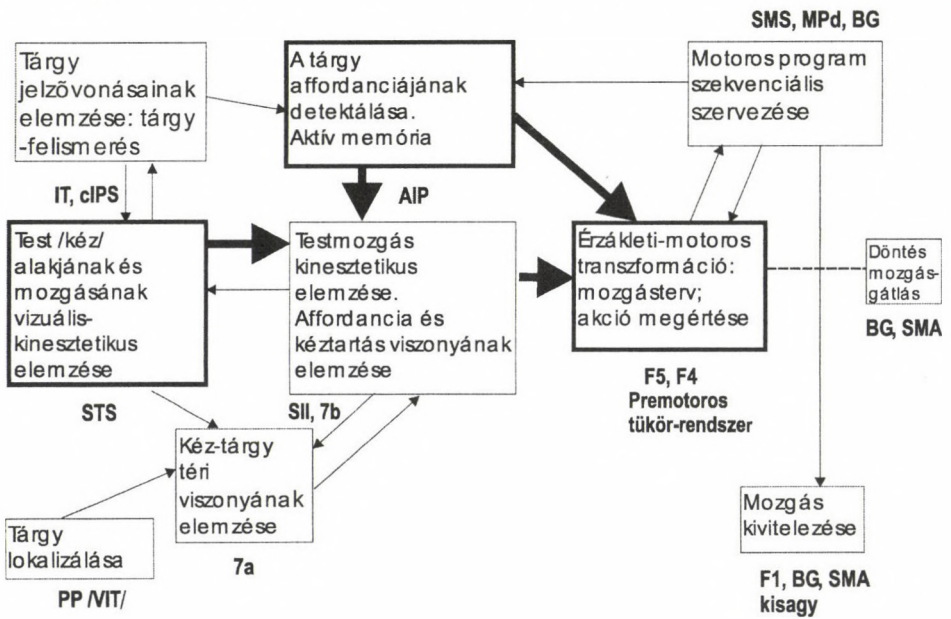


3. ábra. A tárgyra irányuló akciók megfigyelése / kivitelezése során működő neurális kör modellje majomnál



A megfigyelt társ testének alakját és mozgását detektáló vizuális rendszerben a fő szerepet a felső halántéki barázda (felső temporális szulkusz: STS) játssza (Perrett és mtsai, 1990a, b; Ostop és mtsai, 2000). Az STS terület a megfigyelt társ minden fontosabb ízületének mozgását először egocentrikus (önmagához viszonyított) referenciakeretben kódolja (Anderson és mtsai, 1997; Kertzman és mtsai, 1997). (A gesztusok és a tárgyra irányuló akciók modelljének megértéséhez segítséget nyújt a folyamatábra.)

Tárggyal végzett akciók folyamatábrája majomnál



Az STS terület kétirányú (reciprok) kapcsolatban van a hátsó parietális kéreg (PP) több olyan területével is (Barnes és Nadya, 1992), amelyek részt vesznek a *testrészek helyzetének és mozgásának kódolását* közvetítő funkcionális körben.⁵ A PP-n belüli 7a terület a megfigyelt mozgássort már a megfigyelőn kívüli („extraperszonális”) vizuális térben kódolja (Stein, 1991; Siegel és Read, 1997), s ezzel kiegészíti az STS-ben folyó vizuális feldolgozást.

A mozgássorról tájékoztató vizuális információ az STS-től eljut több hátsó parietális (PP) területre (a ventrális intraparietális VIP areara, a parietális lobulusz rostrális részébe, 7b és a másodlagos szomatoszenzoros SII kérgi területre) (Grafton és mtsai, 1996; Iacoboni és mtsai, 1999; Arbib és mtsai, 2000; Rizzolatti és Luppino, 2001). Ezek a területek *vizuális és kinesztetikus folyamatok formájában kódolják a megfigyelt viselkedést*; ezzel kiegészül a megfigyelt mozgást kódoló funkcionális kör (STS-PP/7a, 7b, SII/): létrejön a társ látott mozgásának vizuális-kinesztetikus „leírása”.

A megfigyelt mozgás ilyen jellegű „leírása” a megfigyelő majom alsó premotoros kérgének F5 területére jut, ahol számos olyan idegsejtet, tükörneuronokat találtak (lásd korábban), amelyek specifikusan válaszolnak pusztán mozgások, gesztusok, illetve mozgáskategóriák – vagyis nem valamilyen konkrét tárgyra irányuló akció – megfigyelésekor. Ezek az F5c vagy „non object” idegsejtek hozzák létre a *látott mozgássorok érzékleti mintájának motoros transzformációját; ezáltal előáll a látott mozgássor automatikus mozgásterve: létrejön a belső motoros szimuláció*. A gesztusok esetében a mozgásterv a mozdulat végállapotainak terminusaiban van kódolva; nem tárgyra irányuló mozgás megfigyelésekor a *látott viselkedés „célját” a mozgássor végső pozíciójának felvétele jelenti* (Billard, 2001).

Az F5 terület sejtjeihez folyamatosan érkeznek (a PP irányából) a megfigyelt mozgásról tájékoztató kinesztetikus információk, amelyek a látvánnyal *összemérve* visszajelentik vagy pontosítják a *kialakult mozgástervet*.

Az újabb kutatások szerint (Rizzolatti és mtsai, 2002) a látott mozgásra vonatkozó automatikus mozgásterv kialakulásában fontos szerepe van egy további terület működésének: ez a premotoros kéreg kaudális részén található F4 terület. Az F4 idegsejtjei is szelektív módon tüzelnek a testrészek (kar, kéz, nyak, arc, száj) helyzetének és mozgásának megfigyelésekor, és ilyen módon válaszolnak kivitelezésük alkalmával is (Graziano és mtsai, 1999; Kakei és mtsai, 2001). Ugyanezek az idegsejtek test-érzékleti ingerekre közvetlenül is reagálnak. Ebben a testrészek helyzetének és mozgásának kódolását közvetítő funkcionális körben részt vesz még a ventrális intraparietális (VIP) terület, továbbá a másodlagos szomatoszenzoros kérgi terület (SII) is (Rizzolatti és Luppino, 2001).

A látott gesztusok, testmozgások részletes *motoros programjának* kidolgozásában jelentős a dorzális motoros terület (MPd), a szupplementáris motoros kéreg (SMA)

⁵ A majom a parietális kérgének alsó parietális lebenyét működési szempontok alapján felosztották: 7a, 7b, SII területre és az intraparietális barázda területeire: VIP, AIP (lásd a 2. ábrát).

és a bazális ganglionok (BG) szerepe (Billiard, 2000). Ezek a területeken szerveződnék a megfigyelt mozgássor motoros szekvenciáinak programjai (Bischoff-Grethe és mtsai, 2000).

A mozgásprogram kivitelezését a bazális ganglionok (BG) közvetlen és közvetett pályákon keresztül – egy *döntési egység* közbeiktatásával – gátolhatják (Ostop és mtsai, 2000). A döntési egység a mozgás megfigyelésétől a mozgásprogram kivitelezéséig vezető egész folyamatot ellenőrzi; s ezenközben információja eljut a szupplementáris motoros területre (SMA) is. Amennyiben a döntési egység gátló hatása érvényesül, a mozgásprogram nem juthat el a motoros kéreg megfelelő területére (Arbib és mtsai, 2000), a mozgás sem valósul meg.

Gátlás hiányában viszont létrejöhet a mozgásprogram *kivitelezése*. A kivitelezésben az elsődleges motoros kéreg (F1) mellett részt vesznek a bazális ganglionok (BG), valamint a kisagy (Spoelstra és mtsai, 2000; Schweighofer és mtsai, 2000).

A megfigyelt testmozgás látványának motoros transzformációja és ennek nyomán az automatikus mozgásterv kialakulása módosul akkor, ha a megfigyelt viselkedés tárgyra irányuló, célszerű akciót képvisel. A *tárgyra irányuló akció* idegrendszeri modelljében a testmozgás kódolása új összefüggésekbe illeszkedik: további anatómiai területeket és funkciókat érint. A tárgyat megragadó és manipuláló akció kialakulásának folyamatát az egyes agyi területeken mért neuronális válaszok elemzése alapján – részben feltevés jelleggel – a FARS (Fagg-Arbib-Rizzolatti-Sakata) modell foglalta működési egységbe.

A tárgyra irányuló akció megértési/kivitelezési modellje

Valahányszor a majom társa tárgyra irányuló akcióját figyeli meg, illetve maga kivitelez ilyen akciót, az ismertett modell kiegészítésre szorul (lásd a 3. ábrát). Ekkor ugyanis a folyamatmodellnek tartalmaznia kell a *céltárgy pontos helyének, alaki jellegzetességeinek és affordanciájának idegrendszeri elemzését* is ahhoz, hogy a megfigyelt állatban aktiválódjék a látott tárgyra irányuló sajátos akció mozgásterve.

Az etológusok már a 60-as évek végén felismerték a vizuális feldolgozás két eltérő módját: a lokalizációt, illetve a felismerést (azonosítást) (Ingle és mtsai, 1967). Majd tíz évvel később feltárták e két feldolgozási mód *anatómiai alapját*: főemlősöknél leírták a tárgy téri lokalizálását (dorzális), illetve a tárgy alakját kódoló (ventrális) vizuális rendszert (Ungerleider és Mishkin, 1982)

Mindkét látópálya az elsődleges látókéregtől (V1) indul. A ventrális pálya (V1-V2-V4 útvonalon) az alsó temporális kérgi területre (IT) fut, és a tárgy *felismerését* szolgáló információt szállítja. A dorzális pálya a hátsó peritális kéreghez (PP) érkezik, és (többek között) a tárgy lokalizációját közvetíti.

A tárgyra irányuló akció megfigyelésének és kivitelezésének modelljét kidolgozó kutatók rámutattak arra, hogy a megfigyelt testmozgás kódolásával párhuzamosan⁶ *elkezdődik az akció céltárgyának elemzése is*. Az információ az elsődleges látókéreg-

ből a dorzális pályán át a hátsó parietális kéreg (PP) idegsejtjeihez fut, ahol megkezdődik a tárgy *téri lokalizációjának* elemzése; ebben a ventrális intraparietális terület (VIP) szerepét hangsúlyozzák (Colby és mtsai, 1993). Egyúttal megindul a látott tárgy *formai sajátosságainak elemzése*: a hátsó intraparietális terület (cIPS) sejtcsoportjai egy tárgyközpontú térben kódolják a tárgy jelentős paramétereit (Sakata és mtsai, 1992). A tárgy jelzővonásainak összetett, *egészleges mintájára* az alsó temporális terület (IT) alakérzékeny sejtcsoportjai válaszolnak, és biztosítják a tárgy *azonosítását* (Sakata és mtsai, 1997a, b).

A ventrális és a dorzális látópálya *integrációjának*, illetve a cIPS és az IT területek válaszainak együttes kezelésében fontos szerep jut a parietális kéreg elülső intraparietális részének (AIP). Az AIP terület neuron-csoportjai emelik ki a tárgyról érkező vizuális információból a *tárggyal végezhető akciók mintáit*; azaz e sejtcsoportok működése képviseli a tárgy affordanciáját (Taira és mtsai, 1990). Ahhoz azonban, hogy az AIP idegsejtjei a beérkező vizuális információból kiemelhessék azokat a jelzővonásokat, amelyek a tárgy manipulálhatósága szempontjából fontosak, további információkra van szükség. A FARS modell feltételezi, hogy a tárgy affordanciájának kivonásához az AIP-hez be kell futniuk a tárggyal kapcsolatos „*lehetséges manipulációról*” tájékoztató jelzéseknek, amelyek a szupplementáris motoros kéregtől (F6), illetve a munkamemóriától (46 terület) származnak. Ennek *eredményeként* az AIP úgy működik, mint az *affordanciacsoportok aktív memóriája* (Fagg és Arbib, 1998); ebből a memóriából hívhatja elő a pillanatnyi vizuális bemenet a megfelelő affordanciamintázatot.

Az észleléstől a viselkedés kivitelezéséig terjedő időszakokban az AIP – affordanciát érintő – információját a munkamemória kezeli. De ennél több is megvalósul: az AIP visszajelentést kap a (F5-ben létrejövő) mozgástervről, majd a részletes mozgásprogramról (lásd később), és ez a visszajelentés folyamatosan megerősíti vagy módosítja („*updating*” értelmében) a látott tárgy affordanciájára vonatkozó „*aktív memóriát*”. Amennyiben a *megfigyelt tárgy ismert*, familiáris, akkor az IT egészlegesen hangolja az AIP válaszát (lásd Arbib és mtsai, 2000).

Egyes modellek (Ostap és mtsai, 2000) önálló működési kör keretében jellemzik azokat a folyamatokat, amelyek a kéz és a tárgy *téri jellegzetességeinek viszonyát* elemzik. Ebben a teljesítményben a hátsó parietális kéreg 7a területének működését tartják jelentősnek. A 7a extraperszonális térben kódolja az akció és a céltárgy sajátosságait (Stein, 1991; Anderson és mtsai, 1999), és ily módon lehetővé teszi a *tárgy és a kézmozgás viszonyának* elemzését (Siegel és Read, 1997). Mások azt hangsúlyozzák (Arbib és mtsai, 2000), hogy külön folyamat keretében jön létre a *testrészek vizuális-kinesztetikus jellegzetességeinek és a tárgy affordanciájának elemzése*; ezek egymáshoz rendelése az alsó parietális lobulusz rostrális (7b) területén és a másodlagos szomatoszenzoros területen (SII) megy végbe.

⁶ Lásd a korábban bemutatott modellt (2. ábra).

A tárgy affordanciájáról tájékoztató, az affordancia és a kéz (test)-tartás viszonyát, továbbá a testtartás és testmozgás vizuális-kinesztetikus „leírását” képviselő folyamatok egyaránt a ventrális premotoros kéreg F5 területére futnak be. A több irányból érkező információk birtokában az *F5 terület tükör-rendszerének* sejtcsoportjai a megfigyelt akcióról érkező érzékleti jelzéseket motoros folyamatokká *transzformálják*, vagyis megkezdődik a mozgásterv kialakulása.

A legújabb kutatások (Rizzolatti és mtsai, 2002) szerint a megfigyelt akcióra vonatkozó mozgásterv kialakulásában – sajátos funkcióval – részt vesz egy további, ugyancsak parietális-premotoros működési kör. Ebben fontos szerep jut a premotoros kéreg kaudális részének, az F4 területnek. Az F4 idegsejtjei a testrészek (kar, kéz, ujjak, nyak, arc, száj) *helyzetének és mozgásának* megfelelően tüzelnek (Graziano és mtsai, 1999; Kakei és mtsai, 2001), ugyanakkor szomatoszenzoros ingerekre is válaszolnak. A testrészek kódolását közvetítő funkcionális körben részt vesz továbbá a ventrális intra- parietális (VIP) és a másodlagos szomatoszenzoros kéreg (SII) is (Rizzolatti és Luppins, 2001).

Miután a látott akció egészes mintáját kezelő s azt az akció végállapotának terminusaiban kódoló mozgásterv létrejött, megkezdődik a látott akció kivitelezéséhez szükséges részletes *motoros program* kialakulása. Ebben jelentős szerepet kap a dorzális motoros terület (PMd); a szupplementáris motoros terület (SMA) közreműködésével itt szerveződnek a megfigyelt mozgás motoros szekvenciái (Bischoff-Groethe és mtsai, 2000).

A mozgásprogramra vonatkozó döntési folyamatról, a gátlás hatásáról, valamint a motoros program kivitelezéséről a korábban vázolt modell kapcsán már szóltunk.

Meg gondolások a majmok idegrendszeri szimulációjáról

A belső szimuláció jelentős lépés a törzsfejlődésben. Kibővíti a teleológiai hozzáállással nyerhető ismeretek körét. A nem mentálisztikus teleológiai értelmezési keret fontos értesüléseket közöl a többi élőlény helyváltoztatásának céljáról, a társakkal és a tárgyakkal történő célvezérelt téri kontaktus felvételéről. Az evolúció során kialakuló idegrendszeri szimuláció elsődleges funkciója az lehetett, hogy biztosította a társak – különböző okokból jelentős – gesztusainak és tárggyal kapcsolatos manipulációinak funkcionális *megértését*. Ez a működési elv lett az *utánzás kulcseseménye* is.

A társ viselkedésének megértését az teszi lehetővé, hogy az idegrendszeri szimuláció megfelelteti, egymáshoz hasonítja a megfigyelő és a megfigyelt állapotát. A megfeleltetés eszköze az idegrendszer új működési elve: a megfigyelőben a társas látványról érkező szenzoros bemenet transzformálódik kimeneti folyamattá; vagy másként kifejezve: létrejön a látvány motoros transzformálása, belső szimulálása. A kísérletek tanúsága szerint ez az új idegrendszeri működési elv és a vele járó kognitív teljesítmény már a közönséges majmok törzsfejlődési szintjén is megjelenik.

Feltételezhető, hogy ebben a szimulációs rendszerben kezdettől fogva erős volt a *motivációs ellenőrzés*. Hiszen valamennyi lehetséges társas történés automatikus belső lekövetése túlságosan megterhelő és felesleges folyamat lenne; ellentmondana a (biológiai) evolúciós alkalmazkodás alapelveinek.

A kísérletek során elvégzett kérgi egysejt-mérések nem adhattak közvetlen felvilágosítást a motivációs folyamatokról. Megjegyzendő, hogy ezekben a kísérletekben a *motivációs feltétel* olyan volt, amelynek hiánya az állatkísérletekben sokszor lehetlenné teszi fontos és életszerű válaszok előhívását. A beépített elektródokkal élő majmok esetében a méréshez átmenetileg szükséges mozgáskorlátozás biztosította az éberséget és az önvédő motivációt. Ez elegendő volt ahhoz, hogy a majom *érdeklődéssel figyelje* az előtte történőket.

A társak megfigyelt mozdulatainak, gesztusainak és a statikus tárgyakkal kivitelezhető viselkedéseknek a motoros reprezentálása egyaránt *mozgástervet* alakít ki, de ezek eltérő *funkciót* teljesítenek. A társ viselkedésének megfigyelésekor belső lemásolás jön létre, míg tárgyak megfigyelése során a használhatóságuknak, affordanciájuknak megfelelő mozgássor terve alakul ki. Ezért tárgyak megfigyelése esetében, a „szimuláció” kifejezés félrevezető lehet. Ekkor ugyanis az idegrendszer az emlékezetileg raktározott viselkedés-sémákból emeli ki, vagy azokból állítja elő a megfigyelt tárgyhoz illeszkedő viselkedés mozgástervét, és nem látott mozgást „másol le”.

Valószínű, hogy a látvány motoros reprezentálása, a szimuláció azt is lehetővé teszi, hogy a megfigyelő majom *a társ viselkedésének vegetatív-érzelmi színezetét is megértse*. A majmok már rendelkeznek az automatikus kifejezőmozgások széles skálájával; arckifejezéseiket általában jellegzetes testtartások kísérik (Hinde és Rowell, 1962). A megfigyelt arc mimika és a testtartás belső szimulálása olyan motoros impulzusokat kelt, amelyek a megfigyelőben aktiválhatják a társ kifejező mozgásának megfelelő motoros-vegetatív-érzelmi folyamatokat.

Miután kimutatták, hogy a társ mozgásának megfigyelésekor a majom idegrendszere automatikusan mozgósítja a látott mozgás centrális mozgástervét, ezt a történet úgy is megnevezték (Billard, 2001), mint „*belső, automatikus utánzó folyamatot*”. A megfigyelési/kivitelezési modellt a szerzők – feltételeesen – az utánzás általános modelljeként mutatták be. Úgy vélték: a társ viselkedésének megfigyelésekor, illetve a viselkedés spontán kivitelezésekor azonos idegrendszeri folyamat zajlik le. Ebből arra következtettek, hogy a kivitelezés modellje egyben az utánzás modelljének is tekinthető.

Ehhez a feltételezéshez azonban hozzá kell fűznünk, hogy a szerzők csak azt bizonyították, hogy a majomnál megfigyelhető az utánzás automatikus, *centrális* érzékleti-motoros folyamata. Majmokkal végzett kísérletekben az utánzás motoros tendenciájának megvalósulását nem is vizsgálhatták. Ez emberekkel végzett kísérletekre várt.

A majmok *viselkedésének* tanulmányozása arra mutat, hogy esetükben a látott viselkedés mozgástervének kivitelezése, azaz *utánzása különleges és ritka motivációs feltételekhez van kötve*. A kölyök utánozza az anyját, illetve lemásolja a pozitív jelentésű

felnőttek ama viselkedéseit, amelyek oldják a fenyegetettségét. (Ezúttal csak a valódi utánzás feltételeiről szólnak, nem említve az elemibb teljesítményeket, mint például a viselkedés-készletbe beletartozó válaszok szociális facilitációját, illetve kioldását, vagy a céltárgy újszerű állapotának megismerését követő, próba-hiba jellegű „utánzást”.)

Feltételezhető azonban, hogy – megfelelő motiváció hiányában – az utánzó viselkedés elmaradásáért *a gátló folyamatok csak részben felelősek*. A kutatók – beleértve a FARS modell megszerkesztőit is – nem veszik figyelembe azt a lehetőséget, hogy a szimulációs folyamat kivitelezése *megkívánhatja az önindító (motoros-motivációs) rendszer működését*. (Az önindította mozgást az élettanban a „szándékos mozgások” körébe sorolják, szemben az automatikus válaszokkal. Ez a megnevezés azonban nem fedi a pszichológiában használatos „szándék” – mint belső állapot – fogalmát.)

A szimulációs mozgásterv megvalósításához szükséges önindította folyamat jellemben eltérés lehet a közönséges és az emberszabású majmok között. Emberszabásúak esetében az önindította mozgások szerveződésére való nagyobb készenlét, illetve a szélesebb kört felölelő motivációs feltételek későbbi életkorban is lehetővé tehetik a valódi utánzás gyakoribb megjelenését.

Külön alkalmat kívánna meg annak számbavétele, hogy vajon az idegrendszeri szimuláció tényének felismerése mennyiben módosíthatná a majom és az emberszabásúak (sőt a csecsemő) kognitív teljesítményeinek eddigi értelmezését. Ezúttal csak a belső szimuláció *önreprezentációban* játszott szerepére utalunk.

Az idegrendszeri szimuláció (s ennek keretében a tükör-rendszer összemérő funkciója) megalapozhatja – a kutatók által feltételezett – „*a társ olyan, mint én*”, az „azonosulás” (nem mentalisztikus) értelmezését. Majd abban az esetben, amikor a szimulációs folyamat utánzó viselkedésként megvalósul, akkor a megfigyelő főemlős – távolsági ingerek (látás) útján – *két különálló, de formailag és mozgásában hasonló környezeti mintázatot érzékel: társát és önmagát (látott testtájaként) mint két különálló környezeti entitást fogja fel*. Ugyanakkor – belső szimuláció révén – a megfigyelő állat neuronális *tükör-rendszere* a látott társ és önmaga testének egészére vonatkozó centrális érzékleti motoros folyamatot mér össze, és *megfelelést regisztrál*.⁷ Ily módon létrejöhet az ön-maga és a mások mint „két különálló környezeti ’tárgy’ képzete”, továbbá – szimuláció révén – a „társ olyan, mint én” (nem mentalisztikus) perceptív értelmezése. E két – egyidejűleg lezajló – folyamat együttes kezelése megalapozhatja az „én, mint a másikhöz hasonló, de mégis különálló entitás” észlelését (következtetési folyamat nélkül).

Feltételezhető, hogy a gyakran és a felnőtt korban is utánzó emberszabásúaknál már működik az „én, mint tárgy” reprezentációja. *Önreprezentációjuk magasabb szintű*, mint a közönséges majmoké. Erre a különbségre vezethető vissza viselkedéses teljesítményeik eltéréseinek jelentős része. Ezért csak emberszabásúaknál tapasztalják a kísérleti „önfelismerést”, és ezért jobb az emberi környezetben élő és utánzásra „ta-

⁷ A társ viselkedéséről perifériásan, illetve a centrálisan indított motoros reprezentáció megkülönböztetéséről részletesen lásd Marton, 2002.

nított” példányok önfelismerése. A szimulációs összemérés hatását azonban már a majom tükör előtt mutatott önxplorációjánál megfigyelhettük (részletesen lásd Marton, 2002a, b).

Ez az elgondolás módot ad arra, hogy állást foglaljunk egy korábbi vita tárgyában: eszerint a nem humán főemlősöknél az utánzás lenne az „önfelismerés” (nem mentalisztikus) értelmezésének feltétele, és nem megfordítva.

De csak humán kísérletek adhattak számot arról, vajon az azonosulásra, illetve az utánzásra lehetőséget adó ősi mechanizmus, a belső szimuláció részt vesz-e az ember társas viselkedésformáinak szerveződésében.

Megfigyelést és utánzást megalapozó idegi működési kör embernél

Új kutatási *módszerek* alkalmazása lehetővé tette, hogy humán kísérletekben is megvizsgálják: vajon a társ viselkedésének megfigyelése/megértése során *embernél is működik-e az elemi szintű vizuális-motoros transzformáció, mérhető-e a tükör-rendszer működése*. Erre a vizsgálódásra a pozitron emissziós tomográfia (PET) és a funkcionális mágneses rezonancia alapuló képszerkesztés (fMRI) módszere adott lehetőséget. Amikor a kutatók a majmokon nyert neuronális adatokat (illetve az ezekre alapozott modelleket) összevetették a képszerkesztés módszerével nyert humán kísérleti eredményekkel, számolniuk kellett a két módszer alapvető különbségével. A képszerkesztési módszerek *globális áttekintést* adnak azokról az agyi területekről, amelyek a kísérleti feladat teljesítése közben aktivitás-maximumot mutatnak. A fokozott aktivitás azt valószínűsíti, hogy ezek az agyi területek jelentős szerepet játszanak az adott kísérleti teljesítmény megalapozásában, implementációjában. Ezzel szemben a majmokkal végzett neuronális szintű vizsgálatokban egyes agyi területek idegsejtcsoportjainak specifikus helyi (lokális) válaszait rögzítik. E módszerbeli eltérés áthidalása céljából a kutatók a képszerkesztéssel nyert adatokat egybevetik a majmokon mért neuronális adatokra alapozó működési medellekkel.

Humán kísérletekben igyekeztek hasonló helyzetekben *hasonló teljesítményeket* elemezni, mint a majmokkal végzett vizsgálatokban: a kísérleti személyek egyszerű gesztusokat, akciókat figyeltek meg, illetve ilyeneket kiviteleztek.

Az eredményeket összefoglalva és leegyszerűsítve azt mondhatjuk, hogy a humán kísérletekben a viselkedések megfigyelésekor és kivitelezésekor *az agyi aktivitás-csúcsok jellegzetesen hasonló mintáit* rögzítették, mint amilyeneket a majmokról szerkesztett működési modellek felvázoltak. A látott testmozgás vizuális elemzése humán kísérletekben is a felső temporális szulkus (STS) területén, míg kinesztetikus kódolása a hátsó parietális (PP) területen hoz létre aktivitás-csúcsot. A vizuális-motoros transzformáció, illetve a látott mozgássorra (akcióra) vonatkozó mozgásterv kialakulása pedig a ventrális premotoros kérgi területek (Brodmann, 44, 45, alsó area 6) aktivitását eredményezte.

A humán kísérletek típusától függően a mérési adatok némileg összetettebb képet mutattak. A társ mozgássorának *megfigyelése* idején először mágneses ingerrel keltett *motoros potenciált* mértek (MP). A kísérleti személy passzív állapotában olyan *karizmok* aktivitását regisztráltak, amelyek a megfigyelt mozgás kivitelezésekor működnek. A kutatók (Fadiga és mtsai, 1995) megállapították, hogy a kar/kéz izmairól elvezetett (perifériás) motoros potenciálok jelentősen megnövekedtek, amikor a kísérleti személyek a társ mozgását figyelték meg, s ez a potenciálváltozás olyan mintázatot mutatott, mint amikor a személy maga végezte el a mozgást.

A gesztusok, illetve tárgyra irányuló akciók *megfigyelésekor képszerkesztési* (fMRI) *módszerrel* aktivitás-csúcsokat találtak a ventrális premotoros kéregben (Brodmann 44) és a hátsó parietális területen. Amikor a kísérleti személyek tárggyal kapcsolatos akciót figyelték meg, akkor a parietális aktivitás jelentősebb volt, mint a gesztusok esetében (Iacoboni és mtsai, 1999; Buccino és mtsai, 2001; Decety és mtsai, 2002). Midőn akciót *figyeltek meg*, akkor PET módszerrel aktivitás-maximumot találtak még a felső temporális szulkusz (STS), az alsó parietális lobulusz (Brodmann 40), az alsó frontális gyrus (area 45) táján és a premotoros (Brodmann 44) területen (Grafton és mtsai, 1996; Rizzolatti és mtsai, 1996).

Több kísérletben elemezték a tárggyal végzett akciók *kivitelezését* kísérő agyi tevékenység alakulását. Egyszerű és/vagy értelmetlen, összetett háromdimenziós tárgyak manipulálásakor a ventrális premotoros (Brodmann 44) és a parietális területek (intraparietális szulkusz elülső része, az alsó parietális lebeny, illetve a másodlagos szomatoszenzoros /SII/ terület) aktivitásának fokozódását tapasztalták. S nagyobb aktivitást mértek összetett tárgyak manipulálásakor, mint az egyszerűek esetében (Binkofski és mtsai, 1999; Gerardin és mtsai, 200; Ehrsson és mtsai, 2001).

A majomkísérletekben felismert tükör-rendszert, illetve a „parietális-premotoros működési kört” a kutatók – mint említettük – csak feltevés formájában hozhatták kapcsolatba az *utánzás* mechanizmusával; viszont a humán kísérletekben alkalmazott képszerkesztési módszerek ennek elemzésére is módot adtak.

Felnőtt embernél a gesztusok és az egyszerű akciók utánzása is összetett választ igényel, amely megköveteli számos szenzoros inger és mozgáselem integrációját; figyelmi, érzelmi-motivációs, társas, illetve további összetett kognitív tényezők játszanak benne szerepet. Valamely viselkedés utánzása jellegzetesen hierarchikus szerveződésű válasz; az utánzás eltérő mechanizmusokkal, különböző szerveződési szinteken jöhet létre.

Úgy fogalmazhatnánk, hogy a viselkedés utánzása alkalmával az agy olyan mechanizmusokat működtet, amelyek *egymáshoz hasonlítják*, hasonlóvá teszik a működő idegi hálózatok bemeneti/szenzoros és a kimeneti/motoros folyamatait (Wolpert és mtsai, 1995; Jordan és Rumelhart, 1999). Ez a kijelentés (is) arra utal, hogy a társ viselkedésének megfigyelésekor keletkezett vizuális mintázatot az agy motoros folyamatokká alakítja át, azaz motorosan reprezentálja a látványt.

Pontosan ilyen jellegű folyamatot tételeznek fel a *szimulációs elméletek*, amikor így fogalmaznak: a belső szimuláció során a külső (a megfigyelt) szociális történet az

agy saját folyamatai formájában reprezentálja, és ily módon értelmezi azt. Ez a megfogalmazás – pusztán fogalmi szinten – kapcsolatot tételez fel a viselkedés látványának motoros reprezentálása, azaz belső szimulációja és e viselkedés megértése között.

A továbbiakban röviden olyan konkrét történésekre térünk ki, amelyek ezt az elméleti megközelítést idegrendszeri, illetve viselkedéses válaszokkal támasztják alá.

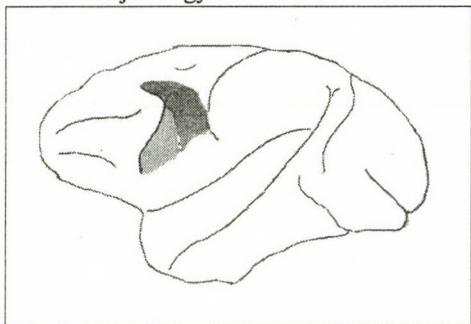
Humán kísérletekben képszerkesztési módszerrel (fMRI) vizsgálták (Iacoboni és mtsai, 1999) az egyszerű *testmozgások, gesztusok utánzását*. A kísérleti személyeknek például egyszerű kéz- és ujj-mozgásokat kellett utánozniuk akkor is, ha ténylegesen bemutatták a mozdulatot, és akkor is, ha csak szimbolikus ingerek nyomán kellett azt kivitelezniük. Az előzetes feltételezésnek megfelelően azt tapasztalták, hogy a látott tényleges téri mozgás utánzásakor a mozgáslátvány motoros transzformációját végző tükrörendszer aktívabb, mint a szimbolikus ingerléskor. A téri bemutatást követő utánzáskor (a mozgás megfigyelése idején) először erős aktivitás-növekedést tapasztaltak a felső temporális szulkusz (STS) vizuálisan elemző területén; majd az izgalom innen áterjedt az STS hátsóbb neuronjaira. Egyidejűleg a jobb hátsó parietális terület is erős aktivitást mutatott. A látott mozgás végállapotának elérésekor pedig a Brodmann 44 terület sejtjei váltak aktívvá; ezek a neuronok a mozgás célállapotainak terminusaiban kezelik az információt.

Az utánzás mechanizmusának magyarázatára nagyszámú mérési adatra alapozott modellt dolgoztak ki (Billard, 2000; Oztóp és mtsai, 2000). A megfigyelt viselkedés sajátosságainak vizuális kódolása eszerint is a felső temporális szulkusz (STS) területén megy végbe. A látott akcióra vonatkozó információ innen a hátsó parietális kéreghez (PP) fut. Ezt követően a látott mozgássor vizuális-kinesztetikus információja a premotoros területre (Brodmann 44) érkezik, ahol létrejön az érzékleti-motoros transzformáció, és kialakul a látott mozgásra (annak végállapotára) vonatkozó mozgásterv, majd annak kivitelezése, azaz utánzása (Iacoboni és mtsai, 1999; Brass és mtsai, 2000; Decety és mtsai, 2002).

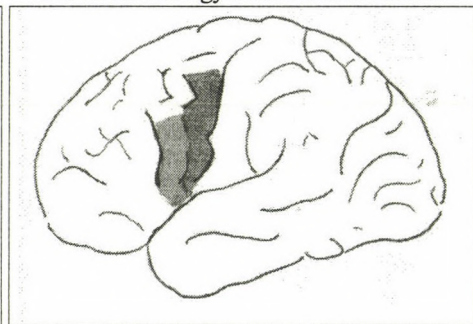
A humán kísérletek valószínűsítették, hogy a társ viselkedésének megértésében/kivitelezésében egy temporális – parietális – premotoros (STS-PP/SII/ - Brodmann 44) idegrendszeri kör működik. A különböző módszerekkel nyert adatok rávilágítottak arra, hogy ez az idegrendszeri működési kör embernél és majomnál egyaránt megtalálható. De annak kimondásához, hogy a *tükrörendszer* az embernél is működik, még arra is szükség volt, hogy kiderítsék: vajon a ventrális premotoros területek a majomnál (F5, F4) és az embernél (Brodmann 44, illetve az area 6 alsó része) anatómiailag és működésükben megfelelnek-e egymásnak. Ezért ellenőrizték az említett területek sejtfelepítését és elektromos ingerlésre adott válaszait (Bruce, 1988; Suzuki és Azuma, 1983; Matelli és mtsai, 1992; Reuss és mtsai, 1996). Megállapították, hogy ezek a területek *homológnak tekinthetők* (lásd a 4. ábrát).

4. ábra. Homológnak tekintett agyi területek

a. A majom agyának oldalsó nézete



b. Az ember agyának oldalsó nézete



■ = elülső (ventrális) premotoros terület, F5 ■ = Brodmann 44 terület
■ = premotoros terület kaudális része, F4 ■ = elülső (ventrális) alsó premotoros area 6

Ezt a felismerést meggyőzőbbé teszik azok a PET módszerrel végzett vizsgálatok, amelyek kimutatták, hogy a baloldali Brodmann 44, a Broca terület sem kizárólag a beszéd folyamatokkal áll kapcsolatban. Ez a terület a kar és kézmozgások kivitelezésekor (Schlang és mtsai, 1994), sőt fogómozdulatok elképzelésekor is aktivitás-csúcsot mutatnak (Decety és mtsai, 1994; Grafton és mtsai, 1996).

Összefoglalva elmondhatjuk: az említett kísérletek igazolták azokat a feltételezéseket, amelyek a tükör-rendszer működési elvében *az elemi utánzás központi mechanizmusát* sejtették. A társ viselkedésének megfigyelésekor a tükör-rendszerben automatikusan gerjedő aktivitás teszi lehetővé, hogy a társ viselkedését észlelő megfigyelőben a látott mozgásnak megfelelő mozgásterv, belső motoros szimuláció jöjjön létre. Ez a központi motoros szimuláció pedig módot ad a társ (viselkedéses) intenciójának megértésére és lemásoló utánzására, és pedig *mentalisztikus folyamatok nélkül*. S vannak szerzők (Gallese és Goldman, 1998), akik a nyelv előtti nem-mentalisztikus intenció-tulajdonítás és az emberi tudatelmélet között „kognitív folytonosságot” vélnek felfedezni. A viselkedés céljának nyelv előtti megértése természetesen nem jelenti azt, hogy a csecsemő, illetve a nem-humán főemlős a megfigyelt társnak mentális állapotot tulajdonít.

Miután a kutatók felismerték, hogy a társ akciójának megfigyelésekor a megértést szolgáló belső motoros szimuláció egyúttal az utánzás alapmechanizmusát is képezi, ismét felmerült a kérdés: *vajon miért nem jön létre minden megfigyelt viselkedés utánzása?* (Rizzolatti és mtsai, 2000; Nashitani és Hari, 2000). Vajon a mindennapi életben, a látóterünkbe kerülő viselkedések szükségtelen, nem adaptív utánzását *milyen mechanizmus gátolja?* Az egyik – fMRI módszert alkalmazó – vizsgálat során (Brass és mtsai, 2000) a kísérleti személyeket szóban arra kérték, hogy adott jelre előre meghatározott kéz, illetve ujjmozgásokat végezzenek, miközben a kísérletező hol ettől *eltérő*, hol vele megegyező mozdulatát figyelték. Vagyis volt olyan kísérleti helyzet, amelyben a látott mozgás automatikus utánzást kiváltó hatását *gátolni kellett*. Az utóbbi helyzetben agyi aktivitás-csúcsot mértek a dorzális prefrontális kéregben (a középső frontális gyrus területén), valamint a jobb-elülső

parietális kéregben. A szerzők adataik alapján hangsúlyozzák, hogy a prefrontális kéregnek fontos szerepe van az utánzás gátlásában. Ezt a felismerést klinikai megfigyelések is alátámasztják (Fadiga és mtsai, 1995). Így például prefrontális sérülést követően a betegeknel a látott akciók kényszeres utánzása áll elő. A kórképet a szerzők a mozgásterv gátlásának sérüléseként, hiányaként értelmezik. Olyan elgondolást is megemlítettek (Fadiga személyes közlése, idézi Rizzolatti és Arbib, 1998), hogy gerincvelői gátlás szelektíven blokkolja a belső szimulációs folyamat kivitelezésében résztvevő motoros idegsejteket.

A kutatók azt is megfigyelték (Rizzolatti és Arbib, 1998), hogy amennyiben a megfigyelt akció érdekes, újszerű vagy általában *motivációsan jelentős*, akkor a motoros rendszer a gátolt mozgásterv egy töredékét *abortív mozgások*, gesztus-töredékek alakjában kifuttatja. Ezt – az intencióról tanúskodó – mozgásrészletet a társ automatikus szimuláció révén megérheti. Az ilyen abortív mozgáselemek megértésének alkalmazkodási előnye jelentős, ezért ez a történés fontos szerepet játszott a gesztus-kommunikáció kialakulásában. Ez a „kommunikációs elem” kezdetben a közlő ágens szándékától függetlenül alakulhatott ki (talán a nem-humán főemlősök szintjén).

Amint láthattuk, a kutatók már majmokkal végzett kísérletek során felismerték, hogy pusztán a társ sajátos mozgássorait, illetve a *céltárgy megragadását* megfigyelő állatban részben eltérő (lokális) sejtsoportok működnek. Ezért a gesztusok, illetve a tárgyra irányuló akciók megfigyelésekor részleteikben eltérő működési köröket modelleztek. Felismerésük tartalmazta a *viselkedés céljának*, illetve a célhoz vezető végrehajtó (*eszközi*) *mozgássor* megkülönböztethetőségének, illetve ezek *eltérő implementációjának* gondolatát. A további humán kísérletekben a kutatók (Chaminade és mtsai, 2002) módot találtak arra is, hogy külön-külön jellemezzék a tárgyra irányuló akciók utánzásakor megfigyelt viselkedés két komponensét: a cél elérésének módját, vagyis az *eszközi mozgás hogyanját*, illetve a végső célállapotot vagy a céltárgyat, azaz a *viselkedés végcélját* kísérő aktivitás-csúcsokat. E vizsgálatok során szisztematikusan változtatták a megfigyelt és egyben utánzandó *mozgásformákat*. Ebben az esetben a *középső* prefrontális kéreg aktivitásának növekedését tapasztalták. Ezzel szemben, ha a bemutatott viselkedés *végcélját* változtatták, akkor ennek utánzásakor a *bal* prefrontális kéregben mértek aktivitás-csúcsot. A szerzők hangsúlyozták, hogy a sajátos célra irányulást, a viselkedéses intenciót, illetve a cél elérését kivitelező eszközi mozgássort már az *idegrendszer szintjén* is megkülönböztethetjük. (Megjegyzendő, hogy az utánzás e két tényezőjének bármilyen változtatásakor az agyi folyamatok egy része funkcionális átfedést mutatott: az aktivitás-csúcsok a jobboldali dorzolaterális prefrontális területen és a kisagyban egyaránt megfigyelhetőek voltak.)

Embernél – mint láthattuk – a viselkedés megfigyelésének/megértésének és utánzásának mechanizmusán belül a „temporális-premotoros (érzéketli-motoros) idegrendszeri kör” működésében a *két félteke olykor eltérő funkciót* teljesített. Ennek egyik jelentős kísérleti alátámasztása (Decety és mtsai, 2002) messzire mutató értelmezési lehetőséget kínál. Amikor a kísérleti személy azt látta, hogy a kísérletvezető őt utánozza, akkor a *jobb* féltekei felső temporális szulkusznál (STS) és a jobb hátsó parietális (PP) területen jelentkezett aktivitás-csúcs. Ezzel szemben, ha aktív utánzásra került sor, az STS és PP terület a *bal* féltekében vagy mindkét oldalon mutatott aktivitás-maximumot. A szerzők szerint adataik arra

utalnak, hogy az idegrendszer egyes régiói (jelen esetben elsősorban az STS) megkülönböztetik a hasonló mechanizmussal létrejövő – de *eltérő módon indított* – *szimulációs folyamatot*. Aktív utánzásakor a kísérletvezető mozgásának *látványa indította* el a megfigyelőben a szimuláló mozgásterv kialakulását, s ilyenkor a bal félteke dominanciáját tapasztalták. Abban az esetben viszont, ha a kísérletvezető utánozza a kísérleti személyt – amikor tehát a sorrend fordított – azaz a *saját mozgást indító* programot (és a mozgás kivitelezését) követi a kísérletvezető (utánzó) mozgása, akkor a jobb félteke működése jelentősebb.

Az ismertetett elgondolások az utánzás idegrendszeri mechanizmusának jellemzősekor – közvetlen módon – kevésbé veszik tekintetbe az *emlékezeti folyamatok* szerepét. A tapasztalati tények azonban idővel rávilágítottak a memória jelentőségére az utánzásban. A vizsgálatok jellegzetes széttartást (disszociációt) fedtek fel az ismert (értelmes), illetve az értelmetlen gesztusok utánzásában. A kutatók azt tapasztalták, hogy egyes neurológiai betegek nem képesek ismeretlen gesztusok utánzására, miközben az ismert és értelmes gesztusok imitálása zavartalan maradt. Olyan betegekről is beszámoltak, akik csak hozzávetőlegesen és vontatottan másolták le a betegségük előtt már ismert és használt gesztusokat, nem gyorsabban és nem pontosabban, mint az értelmetlen mozdulatsorokat (Mehler, 1987; Goldberg és Hagman, 1997).

Egészséges személyeket vizsgálva a kutatók (Rumiati és Tessari, 2002) azt tapasztalták, hogy az ismert gesztusok utánzása gyorsabb és pontosabb, mint az ismeretlen mozdulatoké. E tapasztalatok birtokában joggal tették fel a kérdést: vajon az utánzást megalapozó idegrendszeri mechanizmust miként befolyásolja a megfigyelt viselkedés ismertsége (familiaritása)? Újabban feltételezik, hogy az ismert, illetve az ismeretlen gesztusok utánzásában kétféle folyamat vesz részt. Az említett kutatók hipotetikus folyamat-modellje szerint (Rumiati és Tessari, 2002) az *ismert* mozdulatsor utánzásakor az idegrendszer összeméri a pillanatnyi (érzéketli-motoros transzformációk révén kialakult) mozgástervet és a *hosszútávú mozgásemlekezetből* kiemelt sémát. Ezt a mozgástervet a munkamemória őrzi meg a kivitelezésig. *Ismeretlen* mozgássor utánzásakor viszont a mozgásterv csak a látott mozgássor *érzéketli-motoros transzformációjára* támaszkodhat; ezt a mozgástervet a kivitelezésig szintén a munkamemória őrzi meg. Az ismert gesztusok utánzásakor aktiválódó folyamat pontosabb bekódolást biztosít; továbbá a teljesítményben részt vehet a szemantikus emlékezet.

A fentiek értelmében feltételezhetjük, hogy az említett neurológiai betegek egyik típusánál a közvetlen érzéketli-motoros transzformációs folyamat sérült meg, míg a közvetett folyamatsor sértetlen maradt; a másik típusnál a megfordított eset állhatott fenn. Az utánzási teljesítmények esetenkénti széttartásából arra lehet következtetni, hogy az ismert, illetve az ismeretlen mozdulatsorok utánzásának megalapozásában két – részben eltérő – idegrendszeri folyamatsor játszik szerepet.

A PET módszerrel végzett humán kísérletekben kezdetben azt tapasztalták, hogy egy *ismert* mozdulat utánzásakor elsősorban a bal félteke (Brodmann 45, az orbitális frontális kéreg) játszik meghatározó szerepet, míg *ismeretlen* gesztusok utánzása során elsősorban a jobboldali okcipitoparietális terület aktivitás-maximuma figyelhető meg (Decety és mtsai, 1997). Ám utóbb azokban a PET vizsgálatokban, amelyekben az

összehasonlításakor alapértéknek a mozdulatlan kéz észlelésekor mért aktivitást tekintették, nem tapasztaltak féltekei aszimmetriát. Az ismert kézmozdulat pusztá látványa a mozdulatlan kéz megfigyeléséhez képest a dorzális látópálya kétoldali aktivitás-maximumát eredményezte. Amikor viszont a látott gesztust *utánozni* kellett, akkor mind az ismert, mind az ismeretlen mozdulatsor esetében a dorzális pálya és a premotoros kéreg aktivitása volt jelentős, és pedig *mindkét féltekében*; mindössze az történt, hogy az ismeretlen mozgássor utánzásakor az aktivitás erőteljesebbnek mutatkozott (Grèses és mtsai, 1998). A szerzők azt gondolják, hogy az ismeretlen mozgás utánzását az érzékleti-motoros transzformáció alapozza meg, de e transzformációhoz nincs szükség az utánzott akció szemantikus jelentésének feldolgozására. Ezzel szemben ismert gesztusok utánzásakor – amelyekben a hosszútartalmú emlékezet is részt vesz – az említett aktivitás-csúcsokon kívül erős aktivitást mértek még a szupplementáris motoros terület (SMA), az orbitális frontális kéreg és a bal alsó parietális lebeny területén is.

Feltételezhetjük tehát, hogy az ismert, illetve az ismeretlen mozdulatok utánzásakor a premotoros *tükör-rendszer funkciója némileg eltér*. Ismeretlen mozgássorok utánzásakor az utánzó mozgástervet az érzékleti-motoros *transzformáció* alakítja ki. Ismert gesztusok utánzásakor viszont a tükör-rendszer *összemérő* funkciója kap nagyobb szerepet: a tükör-rendszer a megfigyelt érzékleti minta és az emlékezeti minta mozgástervének összemérését/módosítását látja el.

Embernél a viselkedés-megértés és az utánzás ősi mechanizmusára – bonyolult szerveződési hierarchiát képviselő – magasrendű, összetett folyamatok épülnek rá. Ám az *ősi motoros szimuláció kimutatása embernél rávilágíthat e működési mód evolúciós jelentőségére*.

Törzsfejlődési perspektívák

Az érzékleti-motoros transzformáció, illetve általa a látvány belső motoros szimulálása messzire mutató evolúciós következményekkel járhatott. Erről a folyamatról csupán csak feltevéseink lehetnek.

Legelső lépésként az emlékezeti reprezentáció mozgósíthatóságának és funkciójának fejlődését célszerű rekonstruálnunk. A főemlősök széleskörű procedurális emlékezettel rendelkeznek. Megtanulják a társak, tárgyak és helyzetek érzelmi-motivációs-motoros jelentését. Emberszabásúaknál bizonyították a konkrét epizodikus emlékezet működését, amelyet – *asszociáció útján* – az *aktuális helyzet hív elő*.

Nyitott kérdés azonban, hogy a főemlősök vizuális emlékei vajon mozgósíthatják-e, s ha igen, milyen mértékben az eredeti (az emlékezetben „megőrzött”) látványt kísérő motoros reprezentációt. Ezzel a kérdéssel kapcsolatban emlékeztetünk arra a hosszabb ideje ismert tényre, hogy a vizuális észlelést, illetve a vizuális emlékezeti folyamatokat részben azonos anatómiai/funkcionális rendszer közvetíti. Ezért lehetséges, hogy a vizuális emlékképek is képesek belső motoros reprezentációt gerjeszteni.

Amennyiben a vizuális emlékezet valóban kelthet belső motoros reprezentációt, akkor – megfelelő motivációs állapotban – ez a szimulációs folyamat előállhat és *késleltetett*

utánzás jöhet létre. Ennek megfelelően a késleltetett utánzást úgy jellemezhetnénk, mint a vizuális emlékképek által *automatikusan előhívott* motoros szimuláció kivitelezését. Emberszabásúaknál valóban megfigyeltek spontán késleltetett utánzást, jóllehet, náluk nem számolhatunk az emlékezeti képek szándékos előhívásával.

Továbbbővítést jelenthetett, hogy a törzsfajlódás egy pontján az emlékek felidézése levált a külvilág pillanatnyi észleléséről. Feltételezhetjük, hogy – még a nyelvhasználat előtt – az emlékezeti reprezentáció előhívásának újszerű módja alakult ki. A tapasztalatok „emléknyomai” ekkor már nem csak a környezeti ingerek keltette asszociációk útján, de *centrális irányból, a motivációs állapot nyomására is megjelenhettek*. A motivációs állapot olyan emlékeket hívhatott elő, amelyek kapcsolatban voltak korábbi kielégítéssel. De még ez a teljesítmény sem tételez fel szándékos emlékezeti „bekeresést”.

A neurobiológia ma még keveset tud arról, hogy az emlékezeti vagy a képzeleti folyamatok szándékos előhívását milyen mechanizmus teszi lehetővé. A törzsfajlódás egy ismeretlen pontján azonban megjelenik a *felidezésnek, illetve a vizuális képzeletnek szándékos aktiválása*. Ennek ismét kettős hatása lehetett.

Egyrészt, amennyiben a szándékos vizuális emlékezetet közvetítő neuronális-neurális rendszer (a vizuális észleléshez hasonlóan) képes vizuális-motoros transzformációra, akkor a *társas és tárgyi történések szándékosan felidézett emlékképei aktiválhatják a múlt történéseinek motoros szimulációját*. Ennek lehetőségét támasztják alá azok a képszerkesztési módszerrel nyert humán kísérleti eredmények, amelyek szerint az akciók elképzelését belső motoros reprezentációs folyamat kíséri (Jeanerod, 2001; Decety és mtsai, 1994; Grafton és mtsai, 1996). Ezt a teljesítményt pedig már egyfajta *nyelvelőtti gondolkodásnak tekinthetjük*.

Másrészt a szándékos vizuális emlékezeti és képzeleti képeket automatikusan kísérő mozgásterv (megfelelő motivációs állapotban és társas kontextusban) látható viselkedés formájában is megjelenhet. Ez a viselkedés már a szándékos emlékezetet kísérő belső szimuláció eredménye lehet (de még nem szándékos utánzás).⁸ Idővel a társas környezeti történésekbe illeszkedő – emlékezet által gerjesztett – viselkedés szükségképpen *kommunikációs funkciót nyer*, hiszen arra a társak válaszolnak. Annak ellenére is kialakulhat ez a hatás, hogy maga a viselkedés nem kommunikációs céllal jött létre. Ezt a még *nem-szándékos kommunikatív hatást* a törzsfajlódás szempontjából jelentős nyereségnek tarthatjuk, mivel a kommunikációs hatás ismételt tapasztalata vezethetett el a *közlés szándékával indított utánzás* kialakulásához, a *mimézishez*. A mimézis felhasználásának formáit és ezek révén a mimetikus kultúra kialakulásának folyamatát, továbbá ennek jelentőségét a nyelvhasználó kultúra kialakulásában Donald kiválóan jellemezte (Donald, 2001); gondolatai magyar nyelven is olvashatóak.

⁸ Emberszabásúak jelhasználatának megtanításakor megmutatkozott, milyen nehéz az állat számára a „tedd ezt” felszólításra *önindította módon* utánoznia (noha a háznál nevelt csimpánz gyakran utánozta az ember ház körüli akcióit). A gesztusok, illetve a plasztik lapok jelentésének, jelértékének (passzív) megértése után a legtöbb esetben igen nehéz volt annak megtanítása, hogy a csimpánz *kommunikációs eszközként* aktívan használja a jeleket. Ezt a teljesítményt csak a tanítás valamennyi formájának bevetésével érték el.

Átmenetileg adósak maradtunk annak részletes jellemzésével, hogy a látvány belső motoros reprezentálásának felismerése miként módosíthatja a csecsemők, az emberszabásúak és a közönséges majmok egyes (nyelvelőtti) teljesítményeinek eddigi *értelmezését*. Erre a jövőben szeretnénk visszatérni.

A kézirat elfogadva: 2003. március

Rövidítések a szöveg sorrendjében

F5 elülső/ventrális premotoros terület
AIP elülső intraparietális barázda
MT temporális lebeny középső területe
MST felső/középső temporális terület
STS felső temporális barázda
PP hátsó parietális kérgi terület
VIP ventrális intraparietális terület
7a parietális lebeny hátsó/alsó része
7b parietális lebeny rostrális része
SII másodlagos szomatoszenzoros terület
F4 premotoros terület kaudális része
SMA másodlagos (szupplementáris) motoros kéreg
F1 elsődleges motoros kéreg
Mpd dorzális motoros terület
BG bazális ganglionok
V1, V2 ventrális látópálya szakaszai
IT alsó temporális terület
CIPS hátsó intraparietális terület

Latin (eredetű) anatómiai megjelölések magyar megfelelői

prae- = előtti

post- = utáni

intra- = belüli

extra- = kívüli

haemi- = fél (fele)

centralis = középen fekvő, központi

parietalis = fali

temporalis = halántéki

caudalis = középtől lefelé elhelyezkedő

ventralis = hasi felszínhez közelebb eső

dorsalis = középső síktól a hát felé eső

lateralis = oldalsó, középtől oldalirányban fekvő, távolabbi
supplementaris = kiegészítő, járulékos
lobus = lebeny
lobulus = lebenyke
gyrus = tekervény
fossa = hosszanti irányú árok
fundus = fenék
hilus = ingerek be- és kilépésének helye
formation = képződmény
lemniscus = szalag, hurok
lamina = lemez
sulcus = barázda
praemotorium = motoros kéreg előtti terület
basalis ganglion = kéregalatti törzsdúc
somatosensorium = testérzéketi terület

Irodalom

- ANDERSEN, R. A., LAWRENCE, H. S., BRADLEY, D. C., XING, J. (1997): Multi-modal representation of space in the posterior parietal cortex and its use in planning movements. *Annual Review of Neuroscience*, 20, 303–330.
- ANDERSEN, R. A., SHENOY, K. V., SNYDER, L. H., BRADLEY, D. C., CROWELL, J. A. (1999): The contributions of vestibular signals to the representations of space in the posterior parietal cortex. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 871, 282–292.
- ARBIB, M. A., BILLARD, A., IACOBONI, M., OZTOP, E. (2000): Syntetic brain imaging: grasping, mirror neurons and imitation, *Neural Networks*, 13, 975–997.
- BARNES, C. L., PANDYA, D. N. (1992): Efferent cortical connections of multimodal cortex of the superior temporal sulcus in the Rhesus-monkey. *Journal of Comparative Neurology*, 318, 222–244.
- BARON-COHEN, S., LESLIE, A. M., FRITH, U. (1986): Mechanical, behavioral and intentional understanding of picture stories in autistic children, *British Journal of Developmental Psychology*, 4, 113–125.
- BELLUGI, U., BIHRLE, A., NEVILLE, H., JERNIGAAN, T., DOHERTY, S. (1992): Language, cognition and brain organization in a neurodevelopmental disorder. In: GUNNAR, M., NELSON, C. (eds.), *Developmental Behavioral Neuroscience*, Hillsdale, N. J. Lawrence Erlbaum.
- BEUREN, A. J. (1972): Supravulvar aortic stress: A complex syndrom with and without mental retardation. *British Defects*, 8, 45–46.
- BILLARD, A. (2001): Learning motor skills by imitation: A biologically inspired robotic model. *Cybernetics and Systems*, 32, 155–193.
- BINKOFSKI, F., BUCCINO, G., POSSE, S., SEITZ, R. J., RIZZOLATTI, G., FREUND, H. (1999): A fronto-parietal circuit for object manipulation in man: evidence from an fMRI study. *European Journal of Neurosciences*, 11, 3276–3286.

- BISCHOFF-GRETHER, A., CROWLEY, M. G., ARBIB, M. A. (2000): Movement inhibition and next sensory state prediction in the basal ganglia. *IBAGS Proceedings*, Chapter 23.
- BRASS, M., ZYSSER, S., von CRAMON, D. (2001): The inhibition of imitative response tendencies, *Neuroimage*, 14, 1416–1423.
- BROTHERS, L., RING, B. (1992): A neuroethological framework for the representation of mind, *Journal of Cognitive Neuroscience*, 4, 107–118.
- BUCCINO, G., BINKOFSKI, F., FINK, G. R., FADIGA, L., FOGASSI, L., GALLESE, V., SEITZ, R. J., ZILLES, K., RIZZOLATTI, G., FREUND, H. J. (2001): Action observation activates premotor and parietal areas in a somatotopic manner: an fMRI study. *European Journal of Neurosciences*, 13, 400–404.
- BRUCE, C. J. (1988): Single neuron activity in the monkey's prefrontal cortex. In: RAKIC, P., SINGER, W. (eds.), *Neurobiology of Neocortex*. Wiley, 297–329.
- CHAMINADE, T., MELTZOFF, A. N., DECETY, J. (2002): Does the end justify the means? A PET exploration of the mechanisms involved in human imitation. *Neuroimage*, 15, 318–328.
- CHAO, L. L., MARTIN, A. (2000): Representation of manipulable man-made objects in the dorsal stream. *Neuroimage*, 12, 478–484.
- COLBY, C. L., GOLDBERG, M. E., (1999): Space and attention in parietal cortex. *Annual Review of Neuroscience*, 22, 319–349.
- COLBY, C. L., DUHAMEL, J. R., GOLDBERG, M. E. (1993): Ventral intraparietal area of the macaque—anatomic location and visual response properties. *Journal of Neurophysiology*, 69, 902–914.
- CSIBRA Gergely (2001): A „kompetens csecsemő” és a fogalmi fejlődés folytonossága. *Pszichológia*, 21, 159–182.
- CSIBRA Gergely, GERGELY György (1997/1998): A mentális viselkedésmagyarázatok teleológiai gyökere: Egy fejlődéslélektani hipotézis. *Magyar Pszichológiai Szemle*, LIII. (37), 369–378.
- CSIBRA G., GERGELY Gy. (1998): The teleological origins of mentalistic action explanations: A developmental hypothesis. *Developmental Science*, 1: 2, 255–259.
- CSIBRA G., GERGELY Gy., BIRO Sz., KOÓS O., BROCKBANK, M. (1999): Goal-attribution without agency cues: The perception of 'pure reason' in infancy. *Cognition*, 72, 237–267.
- DECETY, J., KAWASHIMA, R., GULYAS, B., ROLAND, P. E. (1992): Preparation for reaching: a PET study of the participating structures in the human brain. *NeuroReport*, 3, 761–764.
- DECETY, J., PERANI, D., JEANNEROD, M., BETTINARDI, V., TADARY, B., WOODS, R., MAZZIOTTA, J. C., FAZIO, F. (1994): Mapping motor representations with positron emission tomography. *Nature*, 371, (6498), 600–602.
- DECETY, J., CHAMINADE, T., GRÉZES, J., MELTZOFF, A. N. (2002): A PET exploration of the neural mechanisms involved in reciprocal imitation. *Neuroimage*, 15, 265–272.
- DONALD, D. (1999/2001): *Az emberi gondolkodás eredete*. Osiris, Budapest.
- DUHAMEL, J. R., COLBY, C. L., GOLDBERG, M. E. (1998): Ventral intraparietal area of the macaque: Congruent visual and somatic response properties. *Journal of Neurophysiology*, 79, 126–136.
- EHRSSON, H. H., FAGERGREN, A., FORSSBERG, H. (2001): Differential frontoparietal activation depending on force used in a precision grip task: an fMRI study. *Journal of Neurophysiology*, 85, 2613–2623.

- FADIGA, L., FOGASSI, L., PAVEL, G., RIZZOLATTI, G. (1995): Motor facilitation during action observation: A magnetic stimulation study. *Journal of Neurophysiology*, 73, 2608–2611.
- FAGG, A. H., ARBIB, M. A. (1998): Modeling parietal-premotor interactions in primate control of grasping. *Neural Networks*, 11, 1277–1303.
- FOGASSI, L., GALLESE, V., FADIGA, L., LUPPINO, G., MATELLI, M., RIZZOLATTI, G. (1996): Coding of peripersonal space in inferior premotor cortex (area F4). *Journal of Neurophysiology*, 76, 141–157.
- GALLESE, V. (1998): *Mirror neurons: from grasping to language*. Toward a science of consciousness. „Tucson III” conf. 1998. ápr. 27–máj. 2.
- GALLESE, V. (2000): The inner sense of action. Agency and motor representation. *Journal of Conscious Studies*, 7, 23–40.
- GALLESE, V., GOLDMAN, A. (1998): Mirror neurons and the simulation theory of mind-reading. *Trends in Cognitive Science*, 2, 493–502.
- GALLESE, V., FADIGA, L., FOGASSI, L., RIZZOLATTI, G. (1996): Action recognition in the premotor cortex. *Brain*, 11, 593–609.
- GENTILUCCI, M., FOGASSI, L., LUPPINO, G., MATELLI, M., CAMARDA, R., RIZZOLATTI, G. (1988): Functional organization of inferior area 6 in the macaque monkey I. Somatotopy and the control of proximal movements. *Experimental Brain Research*, 71, 475–490.
- GERARDIN, E., SIRIGU, A., LEHERICY, S., POLINE, J.-B., GAYMARD, B., MARSAULT, C., AGID, Y., BIHAN, D. (2000): Partially overlapping neural networks for real and imagined hand movements. *Cerebral Cortex*, 10, 1093–1104.
- GERGELY György (2002a): Az intencionális cselekvések értelmezése és utánzásos tanulása csecsemőkorbán. In: CZIGLER István, HALÁSZ László, MARTON L. Magda (szerk.), *Az általánostól a különöségig*. Gondolat, Budapest.
- GERGELY György (2002b): *A szelfkialakulásának stádiumai és mechanizmusai*. Doktori disszertáció tézisei.
- GERGELY Gy., CSIBRA G. (1997): Teleological reasoning in infancy: The infant’s naive theory of rational action. A reply to Premack and Premack. *Cognition*, 63, 227–233.
- GERGELY György, NÁDASDY Zoltán, CSIBRA Gergely, BÍRÓ Szilvia (1995): Intentionalitás tulajdonítása egyéves korban. *Pszichológia*, 15, 331–367.
- GOLDENBERG, G., HAGMANN, S. (1977): The meaning of meaningless gesture: a study of visuo-imitative apraxia. *Neuropsychologia*, 35, 333–341.
- GRAFTON, S. T., FAGG, A. H., WOODS, R. P., ARBIB, M. A. (1996a): Functional anatomy of pointing and grasping in humans. *Cerebral Cortex*, 6, 226–237.
- GRAFTON, S. T., ARBIB, M. A., FADIGA, L., RIZZOLATTI, G. (1996b): Localization of grasp representations in humans by PET: 2. Observation compared with imagination. *Experimental Brain Research*, 112, 103–111.
- GRAZIANO M. S. A., REISS L. A. J., GROSS C. G. (1999): A neuronal representation of the location of nearby sounds. *Nature*, 397, 428–430.
- GRÈZES, J., COSTES, N., DECETY, J. (1998): Top-down effect of strategy on the perception of human biological motion: a PET investigation. *Cognitive Neuropsychology*, 15, 553–582.
- HAPPÉ, F. G. E. (1991): The autobiographical writings of three Asperger syndrome adults: Problems of interpretation and implications for theory. In: FRITH, U. (ed.), *Autism and Asperger syndrome*, Cambridge UK, Cambridge University Press.
- HASSELMO, M. E., ROLLS, E. T., BYLIS, G. C. (1989a): The role of expression and identity in the face-selective responses of neurons in the temporal visual cortex of the monkey. *Behavioral and Brain Research*, 32, 203–218.

- HASSELMO, M. E., ROLLS, E. T., BAYLIS, G. C. and NALWA, V. (1989b): Object-centered encoding by face-selective neurons in the cortex in the superior temporal sulcus of the monkey. *Experimental Brain Research*, 75, 417–429.
- HINDE, R. A., ROWELL, T. E. (1962): Communication by postures and facial expression in the rhesus monkey (*Macaca Mulatta*). *Proceedings of the Zoological Society of London*, 138, 103–113.
- IACOBONI, M., WOODS, R. P., BRASS, M., BEKKERING, H., MAZZIOTTA, J. C., RIZZOLATTI, G. (1999): Cortical mechanisms of human imitation. *Science*, 286, 2526–2528.
- INGLE, D. J., SCHNEIDER, G. E., TREVARTHEN, C. B., HELD, R. (1967): Locating and identifying: two modes of visual processing (a symposium). *Psychologische Forschung*, 31, 1–4.
- JEANNEROD, M. (1994): The representing brain: Neural correlates of motor intention and imagery. *Behavioral and Brain Sciences*, 17, 187–245.
- JEANNEROD, M. (2001): Neural simulation of action: A unifying mechanism for Motor Cognition. *Neuroimage*, 14, 103–106.
- JORDAN, M. I., RUMELHART, D. E. (1992): Forward models: supervised learning with a distal teacher. *Cognitive Science*, 16, 307–354.
- KAKEI, D., HOFFMANN, D. S., STRICK, P. L. (2001): Direction of action is represented in the ventral premotor cortex. *Nature Neuroscience*, 4, 1021–1025.
- KARMILOFF-SMITH, A., KLIMA, E., BELLUGI, U., GRANT, J., BARON-COHEN, S. (1995): Is there a social modul? Language, face processing and theory of mind in individuals with Williams syndrome. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 7, 196–208.
- KERTZMAN, C., SCHWARZ, U., ZEFFIRO, T. A., HALLETT, M. (1977): The role of posterior parietal cortex in visually guided reaching movements in humans. *Experimental Brain Research*, 114, 170–183.
- KOÓS, O., GERGELY, Gy., CSIBRA, G., BÍRÓ, Sz. (1997): Why eating smarties makes you smart? Understanding false belief at the age of 3. Poster presented at the SRCD Biennial Meeting, April 3–6, 1997, Washington, DC.
- KURATA, K., TANJI, J. (1986): Premotor cortex neurons in macaques: activity before distal and proximal forelimb movements. *Journal of Neurosciences*, 6, 403–411.
- LEEKAM, S., BARON-COHEN, S., PERRETT, D., MILDERS, M., BROWN, S. (1993): *Eye-detection: A dissociation between geometric and joint attention skills*. Paper presented at the British Psychological Developmental Psychology Conference. Birmingham, September, 1993.
- MARTON Magda (2000): Mások belső állapotainak megértése és az empátiás szimuláció. *Pszichológia*, 4, 417–439.
- MARTON Magda (2001): Társas ingereket kódoló idegi rendszer. Szimuláció az idegsejtek szintjén. *Pszichológia*, 21, 3–16.
- MARTON Magda (2002a): A látvány motoros reprezentálása. A társ szándékának, a tárgy használati lehetőségének észlelése és önészlelés a nyelvhasználat előtt. *Pszichológia*, 22, 113–145.
- MARTON Magda (2002b): A társas történések belső szimulációja. In: CZIGLER István, HALÁSZ László, MARTON L. Magda (szerk.), *Az általánostól a különöségig*. Gondolat, Budapest.
- MATELLI, M., LUPPINO, G. (1992): Anatomico-functional parcellation of the agranular frontal cortex. In: CAMINITI, R., JOHNSON, P. B., BURNOD, Y. (eds.), Control of arm movement in space. *Experimental Brain Research, Series 22*, 85–101.

- MATELLI, M., LUPPINO, G., RIZZOLATTI, G. (1985): Patterns of cytochrome oxidase activity in the frontal agranular cortex of macaque monkey. *Behavioral and Brain Sciences*, 18, 125–137.
- MATELLI, M., LUPPINO, G. (1997): Functional anatomy of human motor cortical area. In: BOLLER, F., GRAFMAN, J. (eds.), *Handbook of Neuropsychology*, Vol. II., Elsevire.
- MEHLER, M. F. (1987): Visuo-imitative apraxia. *Neurology*, 37, 129.
- MURATA, A., FADIGA, L., FOGASSI, L., GALLESE, V., RAOS, V., RIZZOLATTI, G. (1997): Object representation in the ventral premotor cortex (Area F5) of the monkey, *Journal of Neurophysiology*, 78, 2226–2230.
- NISHITANI, N., HARI, R. (2000): Temporal dynamics of cortical representation for action. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 97, 913–918.
- ORAM, M. W., PERRETT, D. I. (1994): Responses of anterior superior temporal polysensory (STPa) neurons to „biological motion” stimuli. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 6, 99–116.
- OZTOP, E., ARBIB, M. A. (2002): Schema design and implementation of the grasp-related mirror neuron system. *Biological Cybernetics*, 87, 116–140.
- PASSINGHAM, R. (1997): The specialization of the human neocortex. In: MILNER, A. D. (ed.), *Comparative Neuropsychology*, Oxford University Press.
- di PELLEGRINO, G., FADIGA, L., FOGASSI, L., GALLESE, V., RIZZOLATTI, G. (1992): Understanding motor events. A neurophysiological study. *Experimental Brain Research*, 91, 176–180.
- PERRETT, D. I., HARRIES, M. H., MISTLIN, A. J., CHITTY, A. J. (1990a): Three stages in the classification of body movements by visual neurons. In: BARLOW, H. B., BLAKEMORE, C., WESTON-SMITH, M. (eds.), *Images and Understanding*. Cambridge University Press, London.
- PERRETT, D. I., HARRIES, M. H., BENSON, P. J., CHITTY, A. J., MISTLIN, A. J. (1990b): Retrieval of structure from rigid and biological motion: An analysis of the visual responses of neurons in the macaque temporal cortex. In: TROSCIANKO, T., BLAKE, A. (eds.), *A1 and the eye*. Wiley, Chichester.
- PERRETT, D. I., ORAM, M. W., HARRIES, M. H., BEVAN, R., HIETANEN, J. K., BENSON, P. S., THOMAS, S. (1991): Viewer-centred and object-centred coding of heads in the macaque temporal cortex, *Experimental Brain Research*, 86, 159–173.
- PETRIDES, M., PANDYA, D. N. (1994): Comparative analysis of the human and the macaque frontal cortex, In: BOLLER, F., GRAFMAN, J. (eds.), *Handbook of Neurophysiology*, Vol. 9.
- PREUSS, T. M., GOLDMAN-RAKIC, P. S. (1989): Connections of the ventral granular frontal cortex of macaques with perisylvian premotor and somatosensory areas: anatomical evidence for somatic representation in primate frontal association cortex. *Journal of Comparative Neurology*, 282, 293–316.
- PREUSS, T. M., STEPNIEWSKA, I., KAAS, J. H. (1996): Movement representation in the dorsal and ventral premotor areas of owl monkeys: A microstimulation study. *Journal of Comparative Neurology*, 371, 649–675.
- RIZZOLATTI, G., ARBIB, M. A. (1998): Language within our grasp. *Trends in Neurosciences*, 21, 188–194.
- RIZZOLATTI, G., LUPPINO, G. (2001): The cortical motor system. *Neuron*, 31, 889–901.

- RIZZOLATTI, G., SCANDOLARA, C., MATELLI, M., GENTILUCCI, M. (1981): Afferent properties of periarculate neurons in macaque monkeys I. Somato-sensory response. *Behavioral and Brain Research*, 2, 125–146.
- RIZZOLATTI, G., CAMARDA, R., FOGASSI, L., GENTILUCCI, M., LUPPINO, G., MATELLI, M. (1988). Functional organization of inferior area 6 in the macaque monkey II. Area F5 and the control of distal movements. *Experimental Brain Research*, 71, 491–507.
- RIZZOLATTI, G., FADIGA, L., GALLESE, V., FOGASSI, L. (1996): Premotor cortex and the recognition of motor actions, *Cognitive Brain Research*, 3, 131–141.
- RIZZOLATTI, G., FOGASSI, L., GALLESE, V. (2000): Cortical mechanisms subserving object grasping and action recognition: A new view on the cortical motor functions, In: GAZZANIGA, M. S. (ed.), *The Cognitive Neurosciences*, Second Edition, MIT Press, Cambridge, MA.
- RIZZOLATTI, G., FOGASSI, L., GALLESE, V. (2002): Motor and cognitive function of the ventral premotor cortex. *Current Opinion in Neurobiology*, 12, 149–154.
- ROLLS, E. T. (1986): Neural involved in emotion in primates, In: PLUTCHIK, R., KELLERMAN, H. (eds.), *Emotion: Theory, Research and Experience*, Vol. 3, Biological Foundation of Emotion. New York, Academic Press.
- RUMIATI, R. I., TESSARI, A. (2002): Imitation of novel and well-known actions. The role of short-term memory. *Experimental Brain Research*, 142, 425–433.
- SAKATA, H., KUSUNOKI, M. (1992): Organization of space perception: neural representation of three-dimensional space in the posterior parietal cortex. *Current Opinions in Neurobiology*, 2, 170–174.
- SAKATA, H., TAIRA, M., KUSUNOKI, M., MURATA, A., TANAKA, Y. (1997a): The TINS lecture – the parietal association cortex in depth perception and visual control of hand action. *Trends in Neurosciences*, 20, 350–357.
- SAKATA, H., TAIRA, M., MURATA, A., GALLESE, V., TANAKA, Y., SHIKATA, E., KUSUNOKI, M. (1997b): In: THEIR, P., KARNATH, H. O. (eds.), *Parietal visual neurons coding three-dimensional characteristics of objects and their relation to hand action, parietal lobe contributions to orientation in 3D space*. Heidelberg, Springer.
- SCHLAUG, G., KNORR, U., SEITZ, R. J. (1994): Inter-subject variability of cerebral activations in acquiring a motor skill – a study with positron emission tomography. *Experimental Brain Research*, 98, 523–534.
- SCHUBOTZ, R. I., von CRAMON, D. Y. (2001): Interval and ordinal properties of sequences are associated with distinct premotor areas. *Cerebral Cortex*, 11, 210–222.
- SCHWEIGHOFER, N., SPOELSTRA, J., ARBIB, M. A., KAWATO, M. (1998): Role of the cerebellum in reaching quickly and accurately: II. A detailed model of the intermediate cerebellum. *European Journal of Neuroscience*, 10, 95–105.
- SIEGEL, R. M., ANDERSON, R. A. (1990): The perception of structure from visual motion in monkey and man. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 2, 306–319.
- SIEGEL, R. M., READ, H. L. (1997): Analysis of optic flow in the monkey parietal area 7a. *Cerebral Cortex*, 7, 327–346.
- SPOELSTRA, J., SCHWEIGHOFER, N., ARBIB, M. A. (2000): Cerebellar learning of accurate predictive control for fast-reaching movements. *Biological Cybernetics*, 82, 321–333.
- STEIN, J. F. (1991): Space and the parietal association areas. In: PAILLARD, J. (ed.), *Brain and space*. Oxford, Oxford University Press (Chapter 11).

- SUZUKI, H., AZUMA, M. (1983): Topographic studies on visual neurons in the dorsolateral prefrontal cortex of the monkey. *Experimental Brain Research*, 53, 47–58.
- TAIRA, M., MINE, S., GEORGOPOULOS, A. P., MURATA, A., SAKATA, H. (1990): Parietal cortex neurons of the monkey related to the visual guidance of hand movements, *Experimental Brain Research*, 83, 29–36.
- TOMASELLO, M. (1999/2002): Gondolkodás és kultúra. Osiris, Budapest.
- UMILTÀ, M. A., KOHLER, E., GALLESE, V., FOGASSI, L., KEYSERS, C., RIZZOLATTI, G. (2001): 'I know what you are doing': a neurophysiological study. *Neuron*, 32, 911–101.
- UNGERLEIDER, L. G., MISHKIN (1982): Two cortical visual system, In: INGLE, D. J., GOODALE, M. A., MANSFIELD, R. J. W. (eds.), *Analysis of visual behavior*, MIT Press, Cambridge, MA.
- WILLIAMS, J. C. P., BARATT-BOYES, B. G., LOWE, J. B. (1961): Supravalvular aortic stenosis. *Circulation*, 24, 1311–1318.
- WOLPERT, D. M., GHAHRAMANI, Z., JORDAN, M. I. (1995): An internal model for sensorimotor integration. *Science*, 269, 1880–1882.
- WOODWARD, A. (1998): Infants selectively encode the goal object of an actor's reach. *Cognition*, 69, 1–34.

MAGDA MARTON

Understanding and imitation of behavior: a neural simulation mechanism

Previous studies have provided evidence that mirror neurons within the monkey's premotor area F5 fire not only when the monkey performs a certain class of actions but also when the monkey observes another monkey (or the experimenter) perform a similar action. These cells may be part of an observation-execution matching system. Such a sensory-motor transformation could perform an inner simulation of the observed action that enables the monkey to understand the viewed events.

A model of how a variety of neuronal regions in the monkey cortex interact to represent goal-directed actions has been also developed. The model focuses on the interaction between the cortex of the superior temporal sulcus (STS), the anterior intraparietal area (AIP) and the premotor area F5. According to the model, the sight of an other moving monkey causes neurons to become selectively active in the mirror area of STS, a region critical for understanding social signals, whilst the more posterior STS region provides matching between observation and execution. The AIP is responsible for extracting from the visual stream visual information relevant to the manuable object presented while F5 selects one of the corresponding grasps and than manages its execution.

The fact that observer monkeys undergo facilitation in the same central motor regions as those utilized by the observed agent are findings that accord well with earlier simulation theory.

Recent human transcranial magnetic stimulation and positron emission tomography (PET) studies indicate that similar mirror neuron systems exist in the human brain. Studies scanned subjects under various simple conditions: observing a precision grasping of objects and executing-imitating the observed gestures or actions.

In the observation condition, the maximal activity locations were STS, left inferior parietal lobule and left inferior frontal area 45. The location of the activated sites during observation in humans corresponds rather well to that of monkey areas containing neurons that selectively discharge during action observation. The data indicate that in primates there is a common fundamental ancient mechanism for action recognition.

Normally, a series of mechanisms prevent the human observer from emitting a motor behavior that mimics the observed one. According to the model, a strong spinal cord inhibition selectively blocks the motoneurons involved in executing an observed action. The basal ganglia (BG) may also be involved in the control of imitative behavior.

Brain imaging studies of imitation in humans similarly demonstrated an activation-maximum in an area located in STS, in the inferior frontal cortex of the left hemisphere and Brodmann area 44, 45 and in posterior parietal cortex (area PE/PC).

When subjects imitated the actions of the experimenter, the left inferior parietal cortex was involved; when their actions were imitated by the experimenter, the right homologous region was activated. This pattern of results suggests that the inferior parietal areas play a specific role in distinguishing internally produced actions from those generated by others.

The recent human studies indicate that an appropriate mirror system orchestrates – at lower level – the various components involved in the sensorimotor transformations required by imitation of behaviors.

It is proposed that the mirror system for gesture/action recognition and imitation – also existing in humans including Broca's area – provides a necessary bridge to a small, fixed repertoire of a communicative gestural system. Mimetic communication not requiring speech production may be evolved from a basic mechanism that was not originally related to communication: the capacity to recognize action.

It is speculated that the evolution of mimetic capacity was a necessary precursor to the evolution of human language.