

FRANTIŠEK KOUKOLÍK

LIDSTVÍ

Neuronální koreláty





FRANTIŠEK KOUKOLÍK

LIDSTVÍ / neuronální koreláty

EDICE MAKROPULOS

FRANTIŠEK KOUKOLÍK

LIDSTVÍ

Neuronální koreláty

Galén

© Galén, 2010

ISBN 978-80-7262-654-0

Předmluva

O pochopení a popis lidství neboli náтуры, lidské přirozenosti, se celé psané dějiny pokoušejí filosofové většiny škol, teologové snad všech náboženství a s nimi řada umělců. Teprve později se s ním začali trápit historici i lékaři a spolu s evolucionisty i sociologové a psychologové. Kognitivní, afektivní a sociální neurověda jsou na této cestě nejmladší.

Knížka, kterou otevíráte, navazuje na autorův *Sociální mozek* (2006). Ve třinácti kapitolách popisuje, co dělá člověka člověkem na úrovni funkčních systémů lidského mozku a jejich vztahů jak k zevnímu světu, tak k sobě vzájemně. Genové a buněčné roviny stavby a činnosti mozku se nedotýká, zato přesahuje do psychologické a sociální roviny.

Mentalizace vypráví o tom, jak malé děti začínají poznávat, že druzí lidé nejsou věci a mají vlastní, přímo nerozlišitelné niterné stavy.

Kapitola o sebeuvědomování popisuje velký objev intrinsického neboli default systému lidského mozku, sítě, jejíž část propůjčuje lidem vědomí sebe sama.

Empatie nebo vcitování je další základní znak lidství. Kde v mozku je? A jak funguje?

Možná, že čtenáře překvapí, jak blízko k sobě mají praxe a jazyk a jak se vyvíjely ruku v ruce.

Kapitola o osobnosti říká, že přinejmenším dva základní rozměry pětirozměrového modelu mají neuronální korelát, což platí i pro model sedmírozměrový.

O hudbě se říká, že je jazykem andělů. Je hudba vedlejší výtvar evoluce, nebo je adaptací? Kde v mozku »sídlí« hudba?

Neuronální koreláty má humor, mají je i rozdíly mezi ženským a mužským mozkem.

A co je lidštějšího než morální, právní a ekonomické rozhodování? Co se nám děje v hlavě, když si o nějakém chování myslíme, že je dobré nebo špat-

né, spravedlivé nebo nespravedlivé? A které části mozku mění činnost, chováme-li se ekonomicky racionálně, nebo naopak?

Někteří náboženští představitelé říkají, že jádrem jejich poznání je něco, čemu říkají tajemství. Zajímá vás, co se lidem v hlavě děje v průběhu náboženské a spirituální zkušenosti? Je náboženství, stejně jako hudba a možná i jazyk, vedlejší výtvar evoluce, nebo má nějaký základní adaptivní význam?

Kniha je určena především lékařům a studentům medicíny, dále psychologům, sociologům, právníkům a ekonomům, a snad i teologům, kteří se nebojí jazyka neurovědy, byť budou z knížky pravděpodobně číst jen tu kapitolu, která je předmětem jejich každodennosti.

Knížka je stručná, hutná a náročná. Není nutné číst hned a vše. Je možné vracet se k jednotlivým experimentům a uvažovat o nich. Je dobré mít na mysli, že během několika let bude výklad mnoha skutečností odlišný. Vývoj kognitivní, afektivní a sociální neurovědy je mimořádně rychlý – se všemi riziky, které takovou rychlost doprovázejí.

Rád bych předešel možnému nedorozumění.

Jestliže bude mít filosoficky laděný čtenář dojem, že knížka je redukcionistická, bude mít pravdu, stejně jako ji mít nebude.

Knížka popisuje experimenty. To jsou modely chování složitých systémů ve zjednodušených laboratorních podmínkách. Takže redukovat musí. Na druhé straně si nemyslím, že mentalizace, empatie, sebeuvědomování a všechny další základní pojmy popisující lidství lze redukovat na činnost synapsí, resp. činnost funkčních neuronálních sítí velkého rozsahu. Pominul bych tím těžko zbadatelnou hloubku a složitost směřující jak do světa kvantových událostí, tak do světa psychologického, sociálního a historického. Jsem si vědom nepředpověditelných jevů, které nastávají v jakémkoli složitém vyvíjejícím se systému. Na druhé straně mám za to, že se je dřív nebo později podaří uchopit vědeckými prostředky.

Obrázky jsou pro celou knížku společné, protože všechny kapitoly, byť v různém rozsahu, užívají Brodmannovu mapu i názvy závitů a rýh mozkové kůry.

František Koukolík

Mentalizace

Přehled

Mentalizace (theory of mind) je projev činnosti oboustranné neuronální sítě velkého rozsahu v čelních, spánkových a temenních lalocích. Úlohy zatěžující mentalizaci aktivují zejména mediální prefrontální kůru, přední cingulární kůru, precuneus, zevní oblasti středu spánkových laloků, kůru na hranici spánkového a temenního laloku, kůru sulcus temporalis superior a kůru pólů spánkových laloků.

Předpokládá se, že korové oblasti rozkládající se od předních částí cingulárního závitu až k frontálnímu pólu, zejména paracingulární kůra, zpracovávají sebe-reflexi, vnímání osob a tvorbu úsudků o myšlenkách druhých osob. Korové oblasti v okolí spojení spánkového a temenního laloku, neboli temporoparietální junkce (TPJ), aktivují uvažování o tom, co se děje v mysli druhých osob, odhadu toho, co si pozorovaná osoba právě myslí, co ví nebo neví, kromě toho rozlišování sebe od druhých lidí.

Mentalizace je do jisté míry lateralizována, nicméně některé práce soudí, že pro reprezentaci obsahu vědomí druhého člověka je nutná činnost pravé TPJ, jiná studie došla k závěru, že je reprezentuje levá TPJ.

Mediální prefrontální kůra a přední část cingulární kůry odlišují já od druhých lidí, monitorují omyly a odlišují významné podněty od podnětů nevýznamných. Předpokládá se, že precuneus se podílí na zkušenosti »jsem to já, kdo něco dělá, je to někdo jiný nebo něco jiného, kdo něco dělá«, neboli agency, kromě toho je součástí sítě sebe-uvědomování neboli jáství.

Spánková kůra sulcus temporalis superior obsahuje zrcadlové neurony, jejichž činnost je klíčově významná pro imitaci a poznávání záměrných pohybů.

Činnost amygdal, insulární a orbitofrontální kůry patrně přispívají k afektivnímu »zabarvení« myšlenek a záměrů. Insulární kůra se aktivuje při rozlišování nečestného jednání.

Mentalizace (orig. theory of mind, zkratka ToM, doslovně »teorie duševních stavů«, také »folková, naivní, lidová psychologie«) je:

- schopnost chápat, že pozorované osoby nebo věci, které nějakým způsobem jednají, nebo mají tuto schopnost (orig. »agents«), jsou nositelé duševních stavů, které nelze pozorovat přímo, například přesvědčení, víry, touhy po něčem;
- zároveň schopnost vysvětlit a správně nebo mylně předpovídat chování »agentů«^[P1] v pojmech těchto duševních stavů.

Mentalizace u zvířat

Otázka, zda mentalizují i šimpanzi, se zkoumá třicet let. Studie shrnující výsledky tohoto výzkumu (Calland a Tomasello, 2008) uvádí, že šimpanzi v porovnání s lidmi mentalizují jen částečně. Několik vzájemně odlišných experimentálních modelů dokládá, že šimpanzi vnímají a znají příslušníky vlastního druhu, chápou jejich záměry a cíle.

Důkaz, že by šimpanzi chápali mylně přesvědčení, považované za test lidské mentalizace, však podán nebyl.

Šimpanzi tedy vnímají a chápou cíle druhých šimpanzů i lidí, pokud s nimi žijí, plně vyvinutou lidskou mentalizaci, která poznává přesvědčení a touhy druhých lidí, však nemají.

Zcela skepticky vyznívá studie Penna a Povinelliho (2007), která analyzuje výsledky experimentů se šimpanzi a havranovitými ptáky. Autoři si v ní kladou čtyři otázky:

1. Co přesně pro neverbálního živočicha znamená pochopení, resp. reprezentace mentálního stavu druhého živočicha?
2. Co by mělo a nemělo být přesvědčivým empirickým důkazem, že neverbální kognitivní agent má systém chápající a tvořící reprezentace mentálních stavů adaptivním způsobem?
3. Proč všechny současné experimentální modely nepodaly přesvědčivý důkaz, že by živočichové, kteří nejsou lidmi, měli cokoli, co by se jen vzdáleně podobalo mentalizaci?
4. Jaký typ experimentů by mohl přesvědčivý důkaz podat?

Autoři mají za to, že zkoumaní živočichové nemají nic, co by se byť vzdáleně podobalo mentalizaci.

K opačnému závěru dospěl nový experiment s označovanými strakami postavenými před zrcadlo (Prior et al., 2008). Straky se chovaly podobně jako šimpanzi – jejich chování, jak plyne přesvědčivě z videozáznamů, které jsou součástí publikované práce, bylo cíleno na značku, kterou nemohly spatřit na svém těle, ale viděly ji v zrcadle.

Mentalizace, prisuzování myšlenek a cílů druhým lidem, případně objektům, je jedno z těžišť lidského sociálního života. Vyvíjí se v raném dětství a předškolním věku. Duševní neboli mentální stavy však patří mezi neabstraktnější pojmy. Jak je možné, že tak abstraktní pojmy zvládají tak malé děti, které nevládají jiné abstraktní pojmy?

Jedna z odpovědí říká, že lidé přicházejí na svět coby malí vědci, kteří objeví touhy, přesvědčení a záměry druhých lidí pozorováním, experimentováním a stavbou teorie. To je problematická odpověď. Například chování přírody popsané Newtonovými zákony je viditelné denně. Tyto zákony byly objeveny geniálním jedincem až v 17. století n.l., předškoláci je sami neobjeví.

Pravděpodobnější je analogie s barevným viděním. Děti netvoří teorie o tom, co je barva. Vrozený neuronální mechanismus začne reprezentovat barvy, reprezentace barev uvede do vztahu s příslušnými podněty ze zevního světa. Lidská schopnost porozumět myšlenkám a pocitům jiných lidí, mentalizace, se nezačíná vyvíjet jako teorie, ale jako mechanismus označovaný zkratkou ToMM (theory of mind mechanism, mechanismus mentalizace). Lze ji považovat za součást základní funkční architektury lidského mozku, modulus specializovaný na rozlišování duševních stavů. Poškození mechanismu mentalizace poškozuje sociální učení, což je nejvíc patrné u dětí postižených onemocněním ze spektra autismu (Leslie et al., 2004).

Anekdotická pozorování dokládají mentalizaci u delfínů a slonů.

Dvě teorie vysvětlující mentalizaci

V současnosti vysvětlují mentalizaci dvě teorie:

teorie-teorie (TT), *simulační teorie* (ST, přehled Apperly, 2008) a jejich integrace (Keyers a Gazzola, 2007). TT předpokládá, že mentalizace je množina pojmů, tužeb, přesvědčení a pravidel, na jejichž základě jsou tyto pojmy v interakci. Příklad: lidé jednají tak, aby nasýtili své potřeby vznikající na základě jejich představ. Různí autoři vysvětlují tyto pojmy a pravidla velmi různě, od symbolů a pravidel operací se symboly až k domněnkám, k nimž máme vědomý přístup. Všechna vysvětlení však sdílejí předpoklad, že uvedené pojmy a pravidla tvoří kauzální teorii, na jejímž základě vzniká chování, a že tato teorie je nástroj vysvětlující a předpovídající duševní stavy a chování »agentů«.

ST má za to, že TT dobře mentalizaci nevysvětluje. ST má za to, že jsme nositelé duševních stavů, které se podobají duševním stavům druhých lidí. Jestliže tedy uvažujeme o duševních stavech druhých lidí, pak v sobě jejich duševní stavy modelujeme, což je možné »off-line«. K vysvětlení a předpovědi chování druhých jedinců, obecně »agentů«, tedy není teorie nutná. Podobně jako v případě TT i teoretici ST se v popisu toho, co se vlastně simuluje, odlišují.

Jak TT, tak ST vyžadují, aby »agent« měl nějaké počáteční informace o »cíli«.
Schematický přehled TT:

Obecné principy mentalizace:

- lidé vyhledávají věci, po kterých touží;
- lidé se chovají podle svých přesvědčení, nikoli podle objektivní reality;
- lidé jsou nešťastní, jestliže své potřeby nenasytí.

Počáteční informace o »cíli«:

- pivo je ve studeném pultu;
- cíl je přesvědčen, že pivo je v lednici;
- cíl chce pivo.

Předpověď:

- cíl půjde k lednici;
- cíl bude zklamán.

Podle ST subjekt nejprve svůj systém rozhodování, který ho ve stavu on-line vede do akcí, uvede do stavu off-line. Rozhodovací systém subjektu ve stavu off-line zná počáteční informace o potřebách, touze a přesvědčení cíle.

Rozhodovací systém subjektu pak vytvoří předpověď rozhodování a chování cíle.

Platnost obou teorií ani modelu, jenž vznikl jejich sloučením, nebyla doložena (Apperly, 2008).

Funkční neuroanatomie mentalizace

Mentalizace aktivuje neuronální síť velkého rozsahu (Abu-Akel, 2003; Saxe et al., 2004; Gallese, 2006; Lissek, 2008) tvořenou:

- mediální prefrontální kůrou;
- kůrou přední části gyrus cinguli;
- kůrou precuneu;
- kůrou na hranicích temenního a spánkového laloku, některé studie chápou kůru zadní části sulcus temporalis superior a zevní části středního spánkového závitů jako její součást;
- póly spánkových laloků.

Korová oblast rozkládající se od přední cingulární kůry a pólu čelního laloku, zvláště pak paracingulární kůra, zpracovává informace při sebe-reflexi, Jáství, vnímání druhých osob a úsudků týkajících se myšlení druhých lidí. Uvažování o obsahu vědomí druhých lidí, odlišování sebe od druhých lidí a odhad toho, co si právě druhý člověk myslí a co ví, namáhá kůru na hranicích spojení spánkových a temenních laloků.

Mediální prefrontální kůra a přední cingulární kůra se rovněž podílejí na odlišování sebe od druhých lidí, monitorují chyby a odlišují významné podněty od podnětů nevýznamných.

Do jaké míry jsou tyto funkce lateralizované, není zcela jasné. Výsledky studií jsou rozporné. V průběhu této zátěže byla zjištěna levostranná i pravostranná aktivace kůry spojení na hranicích spánkového a temenního laloku.

Předpokládá se, že činnost kůry precuneu se podílí na sebe-uvědomování a poznávání aktivně jednajících činitelů («agency», viz^[P11]).

Korové oblasti kolem sulcus temporalis superior obsahují zrcadlové neurony, o nichž je víc v kapitole Jazyk a praxe. Jejich funkce je klíčová pro imitaci a poznávání záměrných pohybů.

Jakmile dítě sahá pro sušenku, přihlížející rodič ví okamžitě, co dítě chce. A naopak: šestměsíční děti odpovídají, jakmile vidí dospělého člověka sahat po něčem novém. (Koukolík, 2008) Jakmile však akce proběhne opakovaně, dojde u dětí k habituaci. Tyto zkušenosti byly užity v experimentu s dospělými lidmi. Pokus si kladl otázku, které mozkové oblasti jsou činné při odhadování cíle pohybu druhé osoby. Dospělým lidem byla proto předváděna série filmových záběrů ukazujících cílené pohybové akce. Sekvence byly kontrolovány tak, že některé cíle byly nové, jiné byly vzhledem k předchozím filmovým záběrům opakované. Opakovaná prezentace přitlumila aktivitu dvou korových oblastí levého sulcus intraparietalis. Aktivita obou oblastí přitom nebyla citlivá na trajektorii pohybu. Cíl pozorované akce zpracovává kůra přední části levého sulcus intraparietalis. V této oblasti jsou zrcadlové neurony (Hamilton a Grafton, 2006).

Předpokládá se, že aktivita amygdal, orbitofrontální a insulární kůry přispívají k afektivnímu zabarvení doprovázejícímu vyhodnocování myšlenek a záměrů. Insulární kůru vysoce aktivuje poznání, že se druhá strana dopustila vůči nám podrazu.

Některé přehledy funkčních neuroanatomických prací zkoumajících mentalizaci vycházejí z jejích vývojových stupňů počínaje batolecím věkem.

Poznávací rejstřík batolat týkající se duševních stavů druhých lidí je omezený. Je nutné odlišovat pouhou citlivost na podněty, jejichž zdrojem může být druhý člověk, která se může týkat i pohybů lidského těla, směru pohledu a emočních projevů, od složitějšího, mentalistického přisuzování vjemů, emocí, niterných prožitků druhé osobě. Za klíčové znaky schopnosti mentalizovat se považují *reference*, přisuzované duševní stavy se týkají předmětů a situací, a *koherence*, výsledky přisuzování mentálních stavů jsou v systematických a kauzálních interakcích.

Klíčovým testem dosažené mentalizace je test mylného přesvědčení (*false belief*). Úspěch při řešení testu se vykládá dvěma způsoby: jednou možností je, že děti ve věku 3–4 let »vyzrají«, takže jsou schopny reprezentace pojmu »přesvědčení« druhé osoby; jde tedy o nově získanou schopnost. Druhou možností je, že malé děti nositeli tohoto pojmu již jsou, test však nezvládají proto, že jsou »nezralé« další nutné funkce.

Ve stejné době, kdy děti zvládnou test mylného přesvědčení, zvládají i kontrolu inhibice a některé aspekty syntaxe.

U dospělých lidí je tato problematika řešena funkčními zobrazovacími metodami. Úkolem vyšetřovaných zdravých lidí je pochopit motivaci, pocity a činy postav z příběhů, které vyslechli; nebo se lidé dívali na obrázky rozmanitých předmětů a otázka zněla, zda by jejich funkci rozuměl Kryštof Kolumbus.

Úvaha říká, že oblast, které by se dala přičítat mentalizace:

- by měla zvyšovat aktivitu při všech podnětech, které znamenají prisuzování přesvědčení druhé osobě, bez ohledu na to, zda je pravdivé, nebo mylné;
- odpověď oblasti by měla být specifická;
- další otázka zní, zda se uvažovaná oblast odlišuje od oblastí, které reprezentují jiné duševní procesy, například emoce.

Behaviorální experimenty s kojenci a batolaty dokazují, že se v prvních dvou letech života začne projevovat činnost systému, který je schopen uvažovat o vnímání, emocích a cílech druhých lidí. Kolem čtvrtého roku věku se objevuje systém reprezentující přesvědčení druhých lidí (Koukolík, 2008).

Při výkladu experimentů s dospělými lidmi, které užívají funkční zobrazovací metody a jsou cílené na pochopení mentalizace, jinak řečeno při studiu funkční anatomie mentalizace, je nutné odlišit systémy, které reprezentují vlastní duševní stavy, od systémů, které reprezentují duševní stavy druhých osob.

Reprezentace vlastních duševních stavů je podrobně popsána v části nazvané Sebeuvědomování.

Zde stručně připomenu, že se na reprezentaci vlastních duševních stavů podílejí zejména pravostranná zadní temenní oblast, zejména lobulus parietalis inferior (některé práce užívají pro označení této oblasti pojmy parietální operculum a temporo-parietální junkce).

Reprezentace mentálních stavů druhých jedinců aktivuje kůru sulcus temporalis superior, a to jak u non-humánních primátů, tak u lidí. U non-humánních primátů tato korová oblast výběrově odpovídá na zvuky druhých jedinců, dále na pohyby jejich rukou a tváří. Na pohyby neživých předmětů neodpovídá, rovněž neodpovídá na vlastní zvuky a pohyby.

Zadní část kůry sulcus temporalis superior, podobně jako přilehlou kůru horního spánkového závitů, aktivuje vnímání směru pohledu očí a pohyby úst druhého jedince u non-humánních primátů stejně jako u lidí. Kůru sulcus

temporalis superior výběrově aktivuje pozorování cílených akcí, například sledování záměrných pohybů, jakými jsou sahání po nějakém předmětu, uchopení předmětu, jeho držení nebo trhání. Na pohyby, z nichž záměr neplyne, zmíněná korová oblast neodpovídá.

Vyšetření 12 pacientů s ložiskovým poškozením mozku testováním cíleným na mylné přesvědčení prokázalo, že se dopouštějí chyb. U čtyř pacientů byly chyby vyloženy poškozením řídicích funkcí v důsledku poškození prefrontálních systémů. U tří nemocných byly chyby vyloženy poškozením levostranné kůry lobulus parietalis inferior (hranic spánkové a temenní kůry, Apperly et al., 2008.)

Některé oblasti mozku reprezentují jak vlastní duševní stavy, tak duševní stavy druhých jedinců

Patří mezi ně inferolaterální čelní kůra, ventrální a dorzální mediální prefrontální kůra, kůry přední části gyus cinguli, orbitofrontální kůra a amygdala.

Tyto systémy tvoří dvě skupiny, přičemž oblasti za sulcus centralis Rolandi jsou obousměrně propojeny s oblastmi, které jsou před ním.

1. *skupina*: limbický a paralimbický systém odpovídá obvodu amygdala–orbitofrontální kůra–ventrální mediální prefrontální kůra a kůra přední části gyus cinguli. Poškození amygdaly funkci systému poškodí. Oboustranné odstranění amygdaly vede u opic k těžkému poškození sociálního chování a efektivit. U lidí odpovídá amygdala na směr pohledu a emoční expresi. Lidé s oboustranně poškozenou amygdalou nerozlišují důvěryhodné a nedůvěryhodné tváře. Pacienti s Aspergerovým syndromem neaktivují amygdalu, jestliže mají soudit z výrazu očí druhé osoby. Rané poškození levé amygdaly, zvláště bazálních jader, poškozuje reprezentaci mentální stavů.

Přední části cingulární kůry se podílejí na mechanismu orientované pozornosti, na zpracovávání emocí, aktivují je úkoly týkající se jáství – sebeprožívání. Mentalizace tyto korové oblasti aktivuje, a naopak pacienti s onemocněním z okruhu autismu mají v této korové oblasti poškozený metabolický obrat.

2. *skupina*: dorzální mediální prefrontální kůra a inferolaterální prefrontální kůra. Pravostranná orbitofrontální kůra se aktivuje při poznávání men-

tálních stavů druhých lidí. Pacienti s oboustranně poškozenou orbitofrontální kůrou nechápou prohrěšky proti společenskému chování. Poškození ventromediální prefrontální kůry oboustranně poškozuje schopnost zjistit, že jsme podváděni, poškození pravé strany je významnější než poškození levostranné. Rozsáhlejší poškození ventromediální prefrontální kůry je příčinou pseudo-psychopatického chování. Tito pacienti mají narušené rozhodování týkající se sociálních vztahů a zvyklostí, chovají se asociálně bez ohledu na nepříznivé důsledky pro svou osobu, neodpovídají na trest ani na odměnu, ztrácejí pocit úzkosti.

Experimenty testující mentalizaci v průběhu interakce s roboty

Mladí muži a ženy hráli ekonomické hry Konec smlouvání (Ultimatum game) a Věžňovo dilema (Prisoner's dilemma), a to jak s lidmi, tak s počítačem (Rilling et al., 2004).

V průběhu jednokolové hry Konec smlouvání jsou dva hráči požádáni, aby si rozdělili finanční částku. Jeden hráč navrhne výši podílu, která případně každému z nich, druhý hráč nabídku přijme, nebo odmítne. Jestliže druhý hráč nabídku přijme, dostane každý hráč navržený podíl. Jestliže odmítne, nedostane nikdo nic. Předpověď říká, že by racionální hráč měl přijmout jakkoli nízkou nabídku. Testování předpovědi ve velkém počtu různých kulturních okruhů ukázalo: jakmile se nabídka začne blížit k 25 % celkové částky, roste pravděpodobnost odmítnutí.

Vícekolové Věžňovo dilema je ekonomická hra pro dva hráče. Oba mají dvě možnosti, a to s protihráčem spolupracovat, nebo ho podrazit. Individuální zisk je podmíněn podrazem, při spolupráci získávají oba hráči.

Experimentu, který užil obě hry, se účastnilo 11 žen a 8 mužů, kteří byli nejprve seznámeni s pravidly hry. Při hře Věžňovo dilema vznikají čtyři možnosti: oba hráči, A i B, spolupracují (CC), A spolupracuje, B podrazí (CD), A podrazí, B spolupracuje (DC), oba hráči podrazí (DD). Výplata byla uspořádána tak, aby DC byla větší než CC, ta byla větší než DD a ta byla větší než CD. Kromě toho byla výplata při $CC > (CD + DC)/2$.

Protihráčem byl jednak člověk, jednak počítačový program.

Lidští partneři u hráčů aktivovali v průběhu obou her oblasti, které aktivuje mentalizace a sebevědomování, a to: pravostrannou střední a zadní část sulcus temporalis superior s přilehlými korovými oblastmi (BA 21, BA 39), pravostranný gyrus frontalis superior (BA 8), dorzomediální prefrontální kůru a přední část kůry g. cinguli (BA 9, BA 32), precuneus a okolní kůru (BA 7, 31), kromě toho hypothalamus, thalamus, střední mozek, levý hipokampus a levé putamen. V případě Vězňova dilematu nezáleželo na tom, zda partner spolupracuje nebo poddrazí. Míra aktivace jednotlivých oblastí byla v průběhu obou her odlišná.

Jestliže byl partnerem počítačový program, aktivovaly se v mozcích lidských hráčů na pravé straně lobulus parietalis inferior (BA 40), střední čelní závit (BA 10, BA 8), precentrální závit (BA 4), postcentrální závit (BA 2), kromě toho levý lobulus parietalis inferior (BA 40).

Odpověď na lidského partnera byla v oblastech, které rovněž odpovídaly na počítačový program, vydatnější.

V dalším experimentu (Krach et al., 2008) hrálo 20 lidí Vězňovo dilema s počítačem, funkčním robotem, s antropomorfním robotem a s člověkem. Počítač byl notebook bez lidské podoby, jeho klávesnice byla v průběhu hry němá. Funkční robot také neměl lidský tvar, ale bylo vidět klávesnici, na které pracovaly mechanické ruce. Antropomorfní robot měl lidský tvar, klávesnici mačkaly ruce podobné rukám lidským. Lidský partner byl člověk. Míra antropomorfní podoby tedy rostla. Hra lidí těšila tím více a lidé byli tím více soutěživí, čím víc se jejich protihráč měnil od notebooku k člověku. Úměrně tomu se lidem zvyšovala činnost těch oblastí mozkové kůry, které se namáhají v průběhu mentalizace: kůra vnitřní plochy čelních laloků a kůra na hranici spánkového a temenního laloku vpravo. Míra jejich aktivace rostla rovněž úměrně míře antropomorfizace, od pouhého počítače k člověku.

Spolupráce a podraz aktivují odlišné části mentalizační sítě

Specializaci jednotlivých částí mentalizační sítě zkoumal experiment, jenž řešil otázku, zda pochopení duševních stavů druhého člověka, týkající se spolupráce nebo podrazu zamýšlených třetí stranou, aktivuje vymezené oblasti mentalizační neuronální sítě.

Zdraví lidé se proto dívali na obrázky znázorňující scénáře spolupráce, podrazu nebo obojího. Úkolem pozorovatelů bylo určit záměry a přesvědčení protagonistů příběhu na obrázcích, jinak řečeno mentalizovat. Příběhy ukazovaly:

- situaci, v níž jeden člověk na druhém požadoval spolupráci, která vyústila do oboustranné výhody, příběh zdůrazňoval reciprocitu a poctivost;
- situaci, v níž jeden člověk druhého podvedl, příběh zvýrazňoval podraz.

Pozorovatelé tedy vyústění příběhu znali, jejich úkolem bylo určit správné nebo mylné přesvědčení postav příběhu. V průběhu rozhodování byla činnost jejich mozku snímána funkční magnetickou rezonancí (fMR).

Jak podraz, tak spolupráce aktivovaly kůru na hranicích spánkových a temenních laloků oboustranně, dále byla zřejmá aktivace cingulární a parietální kůry. Podraz nadto aktivoval mediální prefrontální a orbitofrontální korové oblasti. Z toho plyne, že prefrontální kůra zpracovává rozdíl mezi záměrem pozorované postavy a očekáváním, které ve vztahu k tomuto záměru má další jedinec, což je pro složité sociální situace klíčové.

Děti a dospělí, verbální a neverbální mentalizace

Existuje zřejmá »obecná síť« mentalizace tvořená mediální prefrontální kůrou, kůrou přední části gyrus cinguli, kůrou precuneu, kůrou na hranicích temenního a spánkového laloku a póly spánkových laloků. Jednotlivé části této sítě se aktivují úměrně druhu mentalizační zátěže. Kromě toho v její funkci existují rozdíly mezi dětmi a dospělými lidmi, což prokázal experiment s 16 dospělými ve věku 18–40 let a 12 dětmi ve věku 8–12 let. Obě skupiny byly zatíženy slovními a neslovními mentalizačními úlohami. Neslovní úlohy byly kreslené příběhy. Rozdíly mezi zátěží slovní a neslovní mentalizací se projevovaly rozdílem v činnosti kůry na hranicích spánkového a temenního laloku oboustranně a kůry lobulus parietalis inferior vpravo jak u dětí, tak u dospělých lidí. Rozdíl mezi dětmi a dospělými v obou typech úloh byl zřejmý v aktivitě levého dolního čelního závitu a levostranné kůry na hranicích spánkového a temenního laloku (Kobayashi et. al., 2007A)

Kulturní rozdíly

Významný experiment porovnával vliv kultury a jazyka na mentalizaci u monolingválních amerických dětí a bilingválních dětí japonských. V průběhu mentalizace odlišovala skupiny aktivita dolního čelního závitu a kůry na hranicích spánkového a temenního laloku. Jinak řečeno: kulturní a jazykové rozdíly ovlivňují zpracovávání informací v průběhu mentalizace (Kobayashi et al., 2007B).

POZNÁMKY

Poznámka 1

Agent je anglický termín vyjadřující české pojmy agent, činitel, jednatel, hybná síla, agens (živý původce nemoci ve smyslu infekční agens, jímž může být chřipkový virus nebo tyfová bakterie, ale také »činidlo« užívané při chemických reakcích).

Agent je:

1. někdo, kdo vykonává moc, činitel, působitel;
2. agent může zastupovat nebo jednat místo někoho: vládní agent, obchodní agent;
3. aktivní příčina nebo síla, jejíž působení má důsledky, fyzikální, chemické nebo biologické činidlo, v tomto případě jde tedy o agens;
4. v informatice jde o část systému připravujícího informaci a směnu ve prospěch klienta nebo serveru. »Inteligentní agent« je druh automatického procesu, jenž může komunikovat s jinými »agenty« za účelem výkonu nějakého kolektivního úkolu ve prospěch člověka nebo lidí.

Pro malé děti je »agent« (neboli činitel) cokoli aktivního, budícího dojem, že se nějakým způsobem chová na základě niterných, nikoli zevních příčin.

Příkladem »agenta« je pro kojence poletující moucha. Ze stejného důvodu může malé dítě (a nejen malé dítě) mylně považovat za »agenta« i pohyb záclon v nečekaném závanu větru, zejména při horším osvětlení.

»Agentem« je pro děti vše, co se pohybuje samo o sobě, k nějakému cíli, případně od nějakého zdroje ohrožení, cokoli, co dělá dojem, že má vlastní vůli, rozhoduje se samo.

LITERATURA

1. Abu-Akel A. A neurobiological mapping of the theory of mind. *Brain Research Reviews* 2003; 43: 29–40.
2. Apperly IA. Beyond Simulation-Theory and Theory-Theory: Why social cognitive neuroscience should use its own concepts to study »Theory of Mind«. *Cognition* 2008; 107: 266–283.
3. Calland J, Tomasello M. Does the chimpanzee have the theory of mind? 30 years later. *Trends in Cognitive Sciences* 2008;12: 187–192.
4. Gallese V. Intentional attunement: a neurophysiological perspective on social cognition and its disruption in autism. *Brain Res* 2006; 1079: 15–24.
5. Hamilton AF, Grafton ST. Goal representation in human anterior intraparietal sulcus. *The Journal of Neuroscience* 2006; 26: 1133–1137.
6. Keysers Ch, Gazzola V. Integrating simulation theory and theory of mind. From self to social cognition. *Trends in Cognitive Sciences* 2007; 11: 194–196.
7. Kobayashi C, Glover GH, Temple E. Children’s and adult’s neural bases of verbal and nonverbal »theory of mind«. *Neuropsychologia* 2007A; 45: 1522–1532.
8. Kobayashi C, Glover GH, Temple E. Cultural and linguistic effects on neural bases of »theory of mind« in American and Japanese Children. *Brain Res* 2007B; 1164: 95–107. E pub 2007.
9. Koukolík F. Před úsvitem, po ránu. Eseje o dětech a rodičích. Praha: Karolinum 2008.
10. Krach S, Hegel F, Frede B, et al. Can machine think? Interaction and perspective taking with robots investigated via fMR. *PLoS One* 2008; 3: e2597. DOI:10.1371/journal.pone0002597
11. Leslie AM, Friedman O, German TP. Core mechanisms in »theory of mind«. *Trends in Cognitive Sciences* 2004; 8: 528–533.
12. Lissek S, Peters S, Fuchs N, et al. Cooperation and deception recruit different subsets of the theory- of- mind network. *PLoS One* 2008; 3: e2023. DOI:10.1371/journal.pone.0002023
13. Penn DC, Povinelli DJ. On the lack of evidence that non-human animals possess anything remotely resembling a »theory of mind«. *Phil Tans R Soc B* 2007; 362: 731–734.
14. Prior H, Schwarz A, Güntürkün O. Mirror-induced behavior in the Magpie (*Pica pica*): Evidence of Self-Recognition. *PLoS Biol* 2008; 6(8): e202. doi:10.1371/journal.pbio.0060202

15. Rilling JK, Sanfey AG, Aronson, JA, et al. The neural correlates of theory of mind within interpersonal interactions. *NeuroImage* 2004; 22: 1694–1703.
16. Saxe R, Carey S, Kahnwisher N. Understanding other minds: linking developmental psychology and functional neuroimaging. *Annu Rev Psychol* 2004; 55: 04.1–04.38.

Sebeuvědomování

Přehled

Pojem vědomí zahrnuje vědomí jako stav bdělosti, jako zkušenost a vědomí jako »mysl«, což je všechno, v co věříme, čeho se bojíme, zamýšlíme, očekáváme, po čem toužíme. Pojem sebeuvědomování znamená sebepoznávání, dále vědomí o vědomí a sebeuvědomování jako znalost sama sebe.

Sebeuvědomování je vázáno na činnosti části globální intrinsické neuronální sítě lidského mozku, tzv. konektomu. Tvoří ji tyto uzle a jejich spoje: zadní cingulární kůra, precuneus, lobulus paracentralis, isthmus cingularis, okraje sulcus temporalis superior, dolní temenní kůra a horní temenní kůra. Intrinsická síť s věkem vyzrává. Činnost implicitní sítě ve změněných stavech vědomí a při volném rozhodování kolísá.

Lidé si jsou vědomi záměru svého pohybu lépe než samotného pohybu. Prokazuje to proslulý Libetův experiment (1983) i jeho novější podoby.

Nově objevená extrastriátová oblast pro tělo spolu s parietálními korovými oblastmi rozlišuje vlastní a cizí pohyby.

Na reprezentaci mentálního jáství se podílí parietální kůra, což dokládá i experiment s tvářovými morfami. Významné jsou v tomto ohledu zejména její části obsahující zrcadlové neurony.

Lidskou schopností je vytvářet záměry a buď je do akce převést, nebo nepřevést. Neuronální síť tvořící záměry o tom, co a jak vykonat, je v mediální frontální kůře. Kromě toho její činnost vstupuje do vědomí: jsem to »já«, kdo má nějaký záměr, vykoná ho nebo nevykoná.

Pojem **vědomí** má tři základní významy (Zeman, 2001; Koukolík, 2003):

1. *vědomí jako stav bdělosti*;
2. *vědomí jako zkušenost*. Jsme-li bdělí, to je vědomí v prvním významu, jsme si vědomi něčeho. V tomto slova smyslu jde o obsah zkušenosti okamžik za okamžikem;
3. *vědomí jako »mysl« (mind)* je všechno, v co věříme, čeho se bojíme, zamýšlíme, očekáváme, po čem toužíme.

Příklady pojmu vědomí ve významu 1–3:

1. Zraněný člověk upadl do bezvědomí.
2. Uvědomil jsem si, že jsem uvězněn v automobilu, který začíná hořet.
3. Jsem si vědom, že napínám vaši zvědavost.

Pojem **sebeuvědomování** má také několik významů:

1. *Sebeuvědomování jako sebepoznávání*. Děti začnou poznávat samy sebe v zrcadle ve věku kolem 18 měsíců, přibližně ve stejné době začnou užívat osobní zájmena. V zrcadle se poznávají šimpanzi, delfíni, sloni a straky (Prior et al., 2008).
2. *Sebeuvědomování jako vědomí o vědomí*. V tomto smyslu je sebeuvědomování součástí procesů mentalizace, o které pojednává stejnojmenná kapitola.
3. *Sebeuvědomování jako znalost sama sebe* v širokém, sociálním slova smyslu, vědomí sama sebe jako člena lidských skupin. V tomto smyslu se sebeuvědomování vyvíjí celý život.

Vědomí ve smyslu sebeuvědomování je osobní, jeho obsahy jsou krátkodobé, trvají od několik set milisekund do sekund, v průběhu delší doby se proměňují. V dané chvíli jsou obsahy vědomí jednotné.

Paměť umožňuje propojit obsahy současného vědomí s obsahy minulých vědomí.

Vědomí je výběrové, má své popředí a pozadí, jeho kapacita je v dané chvíli omezená. Po delší době je však počet obsahů vědomé zkušenosti nespočetný. K vědomí přispívají všechny smysly a všechny hlavní psychologické procesy, jako jsou emoce, pocity, myšlenky, paměť, představivost, plánování a rozhodování.

Většina vědomých stavů je *záměrných* (intencionálních), zaměřených na zevní svět.

Kromě toho, že je vědomí vědomím něčeho, je *aspektuální*, utváří je naše interpretace pozorovaných jevů.

Vědomí jako zkušenost je ústřední lidská hodnota. Prodlužovat život ve stavu, kdy je jisté, že je vědomí jako zkušenost nenávratně ztraceno, se považuje za zbytečné úsilí.

Evolucí sebeuvědomování se zabývají teoretické úvahy^[P1].

Intrinsická síť lidského mozku

Předpokládá se, že nositelem vědomí v uvedeném popisu sebeuvědomování je intrinsická (implicitní, default) neuronální síť lidského mozku.

V současnosti je možné studovat její stavbu a funkci řadou metod.

DSI (diffuse spectral imaging), jedna z nich, je neinvazivní metoda umožňující sledovat zapojení mozku *in vivo*. Hagman et al (2008) rozdělili mozek pěti zdravých dobrovolníků na 998 zájmových oblastí, střední plocha každé z nich byla 1,5 cm², a 66 anatomických podoblastí pokrývajících obě mozkové hemisféry. Kvantitativní a kvalitativní analýza vlastností sítě propojujících tyto oblasti ukázala následující anatomické oblasti (vždy v obou hemisférách), které lze považovat za její »osy«, »těžiště dění«, případně »uzly«, a to:

- zadní cingulární kůru;
- precuneus;
- lobulus paracentralis;
- isthmus cingularis;
- okraje sulcus temporalis superior;
- dolní temenní kůru;
- horní temenní kůru.

V analogii s pojmem genom byla tato síť nazvána »lidský konektom«.

Vyšetřování funkčními metodami ukazuje, že část této »globální« sítě, které se říká jaderný (core) systém, lze nazvat *implicitní (default) síť*.

To je soubor propojených mozkových oblastí, které jsou aktivní, jestliže je subjekt v klidu, to znamená, že leží se zavřenýma očima, adaptován na podložku v málo osvětleném prostoru a je bez dalších smyslových podnětů. Jakmile se mozek zatíží jakýmkoli úkolem, aktivita implicitní sítě klesá.

Vyšetřování činnosti mozku ve stavu klidu PET (pozitronová emisní tomografie) a fMR (funkční magnetická rezonance) ukázalo, že největší pokles aktivity při zátěži se projevuje v dorzální a ventrální mediální prefrontální kůře, zadní cingulární kůře, precuneu a zadních laterálních korových oblastech (Raichle et al., 2001; Uddin et al., 2007).

Novější výsledky doložily aktivitu této sítě i v průběhu sociálně orientovaného uvažování. Implicitní síť je tedy zřejmě jak autooetická síť, tak síť, jejíž aktivita je spjata s řešením sociálně cílených úvah.

Porovnání zmíněných výsledků difúzního spektrálního zobrazování (Hagman et al., 2008) s výsledky metod zobrazujících funkci implicitní sítě ukazuje, že se do značné míry překrývají.

Těžiště, »osy« (orig. »hub«, doslovně nába jako u cyklistova kola), implicitní sítě lidského mozku jsou zadní cingulární kůra, precuneus, laterální a mediální parietální kůra a mediální prefrontální kůra.

Věk ani pohlaví funkci implicitní sítě v dospělosti významně nemění (Bluhm, 2008).

Rané studie stavby a funkce implicitní sítě ji uváděly do vztahu se »sebereflexí«, »introspektivní duševní činností«. Následné práce kladly důraz na vztah činnosti mediální prefrontální kůry k »niterné řeči« a »autobiografickému jáství«, »myšlení nezávislému na podnětech« a nejnověji k »sebeprojekci«, do níž patří jak funkce epizodické (autobiografické) paměti, tak mentalizace.

Vyžívání implicitní sítě

Mentalizace spolu s epizodickou pamětí vyžívají a jejich funkce se vylepšuje v průběhu dětství a adolescence. Co se přitom děje s implicitní sítí, ukázalo vyšetření skupiny 210 lidí, z toho 66 ve věku 7–9 let, 53 ve věku 10–15 let, 91 ve věku 19–31 let. Funkční architektura implicitní sítě dětí a dospělých lidí se liší (Fair et al., 2008). Jak u dospělých, tak u dětí jsou těžiště této sítě oboustranně v mediální prefrontální a v parietální kůře. Funkční propojení homotopních zadních cingulárních a zevních parietálních korových oblastí mezi hemisférami je dobře patrné u lidí dospělých ve věku 21–31 let, u dětí ve věku 7–9 let je chudé. V průběhu života tedy síť »vyžívá«.

Činnost implicitní sítě ve změněných stavech vědomí a při volném rozhodování kolísá

Vyšetřování činnosti mozku ve změněném stavu vědomí, jako je kóma, non-REM fáze spánku, vegetativní stav, anestezie a somnambulismus, prokázalo, že v průběhu těchto stavů činnost implicitní sítě kolísá. Z toho plyne, že činnost implicitní sítě není pouze ve vztahu k vědomí a sebeuvědomování (Boly et al., 2008).

Vymezení stavby a funkce implicitní sítě se provádí experimenty, při nichž se porovnává činnost sítě v »klidu« a při zátěži nejrozmanitějšími úlohami, například morálním dilematem nebo zátěží v průběhu Stroopova testu (Harrison et al., 2008).

Jeden z experimentů zkoumajících činnost intrinsické a extrinsické sítě zjišťoval jejich aktivitu v průběhu *volního rozhodování*. Vyšetřovaní jedinci dostali instrukci ze zevnějšku a jejich úkolem bylo buď ji poslechnout, nebo ignorovat a následovat vlastní volní rozhodnutí. V průběhu vlastního volního rozhodování se aktivovala významně pravostranná dolní temenní kůra, což je složka implicitní sítě. Její aktivita byla podstatně vyšší než v klidovém stadiu (Goldberg et al., 2008).

Sebeuvědomování a pohyb

Předpokládá se, že své akce a interakce s objekty reprezentujeme jako niterné modely. Předpověděné senzoricke důsledky jsou srovnávány se skutečnými důsledky a užity k optimalizaci motorické kontroly (přehled Blakemore a Frith, 2003).

Vědomí, že začínáme s nějakou akcí, kterou následně kontrolujeme, je základní složka vědomé zkušenosti. Je nutné vědět, že řada součástí tohoto procesu běží nevědomě. Prokázal to například experiment, v němž byly senzoricke výsledky pohybu odchýleny od očekávání pokusných osob. Jejich úkolem bylo nakreslit na monitor počítače přímku. Pokusné osoby přitom neviděly své ruce ani paže. O pohybu svých paží dostávaly z monitoru dostávaly falešnou zpětnou vazbu. Výsledkem bylo, že se jejich pohyb od přímého směru výrazně

odchýlil. Pokusné osoby si toho však nebyly vědomy. Tvrdily, že jejich pohyb byl přímý. Z toho plyne, že jsme si vědomi záměru svého pohybu, nikoli skutečného pohybu.

Libetův experiment

Libet (Libet et al., 1983) v proslulém experimentu zjišťoval dobu, ve které se objeví vědomí pohybu (M judgement, M motoric). Dobrovolníci si uvědomují záměr učinit pohyb o 300 ms dřív, než vlastní pohyb začne. Transkraniální magnetická stimulace motorické kůry vnímanou dobu začátku pohybu opozdí asi o 75 ms, zatímco skutečný počátek pohybu opozdí o 200 ms.

Z toho plyne, že naše vědomí pohybu není podmíněno senzoryckými signály pohybující se končetiny, protože tyto signály se objevují až ve chvíli, kdy pohyb začne. Vědomí pohybu tedy musí odpovídat signálům, které pohybu předcházejí. Tyto signály odpovídají předpovědi pohybu, nikoli vlastnímu pohybu.

Představa pohybu aktivuje stejné oblasti mozku, které jsou aktivovány skutečným pohybem: zadní dolní části levého temenního laloku. Rychlost pohybu, který si lidé jen představují, odhadují stejně dobře jako rychlost skutečného pohybu. Odhad rychlosti se zhoršuje u lidí s ložiskovou lézí této oblasti a u schizofreniků s bludem zevní kontroly.

Vědomí záměru pohybu vyšetřoval Libet dotazem, ve kterém okamžiku dobrovolníci pocítili »nutkání« udělat pohyb, jinak řečeno, kdy si byli vědomi vůle nebo záměru učinit pohyb (W time, will). Doba, kterou dobrovolníci udávali, předcházela vlastní pohyb o 300 ms. To je těsně poté, co se objevuje pohotovostní potenciál (readiness potential, Bereitschaftspotential), což je negativní potenciál v doplňkové motorické oblasti (SMA). Ten předchází výkon vlastní pohybu přibližně o sekundu.

Libet uzavřel: *»Mozek... rozhodne... nebo připraví počátek aktu předtím, než se objeví jakékoli subjektivní vědomí, o kterém by bylo možné podat zprávu, že k tomuto rozhodnutí došlo.«* (Libet et al., 1983).

Následný experiment, při němž dobrovolníci pohybovali levým nebo pravým ukazováčkem, ukázal, že se pohotovostní potenciál objevuje nad kontralaterální SMA asi 500 ms před započítáním pohybu a odpovídá době, kdy si po-

kusné osoby uvědomí, že začala příprava pohybu. Z toho plyne, že se záměr pohybu vztahuje k typu pohybu, kterým prstem pohneme, než k abstraktní reprezentaci cíle pohybu.

Neuronální aktivitu zrakové kůry kromě toku informací ze sítnice moduluje orientovaná pozornost, pracovní paměť, integrace podnětů z řady dalších sensorických systémů. Oční pohyby modulují aktivitu korových oblastí V1 a V4 společně se zrakovými podněty.

O interpretaci Libetova experimentu a jeho opakování novými metodami ve vztahu ke svobodné vůli pojednává kapitola věnovaná právnímu rozhodování.

Extrastriátová oblast pro tělo

V zevní zrakové kůře byla objevena extrastriátová oblast pro tělo (EBA, extrastriatal body area). Tato korová oblast výběrově odpovídá na obrázky lidského těla nebo jeho částí. Řada studií uvádí, že EBA odpovídá za identifikaci těl druhých lidí, podílí se na dohadu jejich akcí, nebo zpracovává polohu vlastního těla v průběhu hybné akce. Nový objev říká, že je činnost EBA nadto modulována plánováním, výkonem a představou pohybů pozorovatelovy ruky nebo nohy. K její aktivitě tedy není nutná zrková zpětná vazba (Astafiev et al., 2004).

Aktivita EBA rozlišuje mezi pohyby druhých osob a pohyby vlastními. Při pozorování pohybů druhých osob je její aktivita podstatně vyšší. Užije-li se repetitivní transkraniální magnetická stimulace (rTMS) tlumící korovou aktivitu na EBA, prodlouží se v porovnání s jejím užitím na kontrolní oblast reakční doba, se kterou testovaní lidé odhadují pohyby druhé osoby. Přesnost odhadu změněna není. EBA se tedy podílí na zjištění, že jsme agens pohybů, které sami tvoříme (David et al., 2008).

Rozlišování vlastních a cizích pohybů

Pojem »agency« pohybu by se dal zjednodušeně popsat slovy kdo, nebo co pohyb dělá? Jsem to já? Někdo jiný? Něco ve mně?

Na rozlišování »agency« pohybu (viz kapitola Mentalizace^[P1]) se podílí kůra zadní části lobulus parietalis superior.

Předpokládá se, že vědomí vlastního pohybu je dáno porovnáním motorického plánu jeho hypotetické doprovodné eferentní kopie se zrakovými a proprioceptivními informacemi plynoucími z výkonu pohybu. V experimentu, který ověřoval funkci uvedené korové oblasti ve vztahu k vědomí vlastního pohybu, bylo užito aktivní a pasivní ohýbání prstů.

Pokusné osoby přitom měly elektronickou rukavici, která zaznamenávala pohyby jejich prstů a reálném čase je převáděla na počítačový monitor. Uvědomování vlastního pohybu pokusných osob bylo testováno rozdílem mezi začátkem skutečného a virtuálního pohybu – zpoždováním virtuálního pohybu. Zpoždování bylo stupňovité po 30 ms, a to od 60 ms do 270 ms. Úkolem pokusných osob bylo určit, zda je virtuální pohyb opožděn za pohybem skutečným. V průběhu pokusu byla užita nízkofrekvenční repetitivní transkraniální magnetická stimulace (0,6 Hz, 15 minut) tlumící korovou aktivitu, a to na levý lobulus parietalis superior. Kontrolní korovou oblastí, kam byla rTMS cílena, byla spánková kůra.

Výsledkem stimulace lobulus parietalis superior byl poškozený odhad zpoždění aktivních, nikoli pasivních pohybů. Ovlivnění kontrolního korového místa se na rozlišování neprojevovalo. Lobulus parietalis superior vlevo se tedy podílí na vyhodnocování časové shody mezi periferními zrakovými signály a signály centrálními odpovídajícími eferentní kopii vlastních pohybů.

Tato oblast se tedy podílí na pocitu »agency«. Porucha její činnosti se projevuje při apraxii nebo bludu zevní motorické kontroly u schizofrenie (MacDonald a Paus, 2003).

Poznávání vlastních pohybů se testuje experimenty, při nichž pokusné osoby sledují pohyby vlastních a cizích rukou na obrazovce. Experimentátor dělá stejné nebo odlišné pohyby, které dělá pokusná osoba. Z obrazu pak neplyne jednoznačně, či ruce se pohybují. Jestliže si jsou pohyby značně podobné, pak pokusné osoby zamění vlastní a experimentátorův pohyb ve 30% případů, z toho plyne, že je v 70% pozorování nezaměňují. Rozlišování je lepší pro dominantní ruku.

Pokusné osoby rovněž dobře rozlišují vlastní pohyby při jejich pozorování v časovém odstupu. V jednom z experimentů pokusné osoby kreslily různé

znaky, jejich pohyby v průběhu kreslení zaznamenávala kamera. O týden později pokusné osoby sledovaly film s pohyblivými tečkami, které zaznamenávaly buď jejich vlastní pohyby, nebo pohyby někoho jiného kreslicího stejné znaky. Pokusné osoby rozlišovaly vlastní pohyby dobře, a to na základě rychlosti pohybu. Jakmile byl záznam upraven tak, že byla rychlost pohybu konstantní, pokusné osoby vlastní a cizí pohyby nerozlišovaly.

Mezi vlastními pohyby a pohyby druhé osoby rozlišuje síť, jejíž těžištěm je temenní kůra. Jestliže si lidé » v duchu« představují své vlastní pohyby, tak jak by je viděl někdo druhý, aktivuje se dolní temenní kůra. Stejná korová oblast se aktivuje, jestliže jsou vlastní pohyby napodobovány někým druhým. Jestliže však pokusná osoba imituje nebo věnuje pozornost pohybům někoho druhého, tato korová oblast se neaktivuje. Pravostranná dolní temenní kůra tedy jednak určuje pohyby jako pohyby v zevním světě, jednak reprezentuje pohyby, které si představujeme.

Pacienti s levostrannou temenní lézí snadněji zaměňují vlastní pohyby se stejnými pohyby druhé osoby. Temenní lalok se tedy podílí na pocitu jáství – »já jsem činitelem« (sense of agency). Mnozí pacienti s těžkým schizofrenním onemocněním popisují, že jejich pohyby, řeč a myšlenky nejsou jejich vlastní vůlí, ale kontroluje je někdo druhý. Pacienti s tímto bludem zevní kontroly si jsou vědomi cíle svého pohybu, jsou si vědomi, že se pohyb odehrál, nejsou si vědomi, že pohyb započal. Zaměňují pohyby vlastní a pohyby podmíněné zevním vlivem (přehled Blakemore a Frith, 2003).

Parietální kůra a reprezentace mentálního jáství

Sebe sama si jsme vědomi v hlubším slova smyslu, uvažujeme-li o tom, kdo jsme, co se snažíme udělat se svými životy. V tomto případě se mluví o auto-noetickém vědomí plynoucím z vybavování osobně prožitých zkušeností, tedy z epizodické paměti. Aktivita mozku při vybavování z této podoby vědomé dlouhodobé paměti odpovídá činnosti mediální oblasti spánkového laloku a mediální prefrontální kůry. Liší se od aktivity této oblasti při vybavování ze sémantické paměti, v tomto případě je aktivní zevní spánková kůra.

Do jaké míry se v průběhu zátěže autoetického vědomí aktivují další mozkové oblasti, ověřoval experiment jednak PET, jednak rTMS (repetitivní transkraniální magnetická stimulace).

Pokusné osoby hodnotily 75 přídatných jmen popisujících lidské osobní vlastnosti.

Otázka zněla, v jaké míře odpovídají jejich vlastnostem, vlastnostem jejich nejlepšího přítele a vlastnostem dánské královny. Pokusné osoby při vyhodnocování užívaly šestistupňovou stupnici – od neodpovídá do plně odpovídá. Poté si pokusné osoby vybavovaly svůj předchozí soud o sobě, nejlepším přítelem a dánské královně.

Čím méně se daná vlastnost týkala pokusné osoby samotné, tím více rostla aktivita levé zevní spánkové kůry a klesala aktivita pravé dolní temenní kůry. Levá zevní spánková kůra je v tomto směru funkčně propojena s mediální prefrontální kůrou. Pravá dolní temenní kůra je pak propojena s vnitřní temenní kůrou.

Vnitřní pravostrannou temenní kůru tedy lze považovat za uzel sítě tvořící sebe-reprezentaci.

Funkčně je propojena jak se zevní temenní kůrou, tak s vnitřní prefrontální kůrou. Jestliže se užije rTMS na tuto oblast, začnou pokusné osoby podstatně hůře rozlišovat vybavování vlastností, které se týkaly jich samotných, a vlastností, které se týkaly druhé osoby.

Na první pohled je zřejmé, že popsaná síť odpovídá implicitní síti lidského mozku (Lou et al., 2004).

Experiment s tvářovými morfami

I další, poněkud odlišně uspořádaný experiment potvrdil, že rTMS ovlivňující lobulus parietalis inferior, tedy pravou dolní temenní kůru, poškozuje rozlišování Já od non-Já. Pokusné osoby se dívaly na statické obrázky tváří, které jednak odpovídaly jejich tváři, jednak známé tváři, například tváři spolupracovníka, kterého denně potkávají. Počítačový program zhotovil z tváří »morfy«, šest přechodných podob, které se od vlastní tváře ke tváři druhé osoby odlišovaly 0–20–40–60–100 %. Osoby se dívaly pouze na tváře, další znaky, napří-

klad vlasy a uši, byly skryty ve stejnorodé šedi. Při rTMS užití na pravostranný lobulus parietalis inferior pokusné osoby přestanou rozlišovat obrázek vlastní tváře od tváře druhé osoby (Uddin et al., 2006)

Pocit vlastnictví těla

Pocit jáství se kromě jiného týká pocitu: »toto tělo je moje«. Pocit vlastnictví těla lze testovat iluzí gumové ruky. V průběh tohoto experimentu sleduje pokusná osoba zrakem gumovou, například levou ruku, vlastní ruku přitom má zakrytou, takže ji nevidí. Experimentátor stimuluje současně jak gumovou ruku, tak vlastní ruku pokusné osoby, například štětečky, které hladí simultánně, jeden po druhém prsty gumové ruky a prsty vlastní ruky pokusné osoby. Po přibližně dvouminutové stimulaci přestane část lidí rozlišovat gumovou a vlastní ruku. Gumovou ruku začnou považovat za součást vlastního těla.

Ve složitějším experimentu (Tsakiris et al., 2007) sledovaly pokusné osoby buď pravou, nebo levou gumovou ruku, která byla synchronně nebo asynchronně stimulována společně s jejich vlastní pravou rukou, tu pokusné osoby neviděly. Pocit vlastnictví ruky odpovídal zvýšené aktivitě zadní části pravé insuly a pravého frontálního opercula. Jestliže gumová ruka nebyla přisuzována vlastnímu tělu, objevila se zvýšená činnost kontralaterální parietální, zvláště somatosenzorické kůry. Z toho plyne, že se tyto tři oblasti podílejí na vazbě sensorických podnětů k vlastnímu tělu, a tedy na sebeuvědomování.

Popsaný experimentální výsledek odpovídá klinické zkušenosti. Pacienti s pravostranným hemisferálním ložiskovým poškozením bývají kromě hemiplegie nebo hemiparézy stíženi řadou dalších příznaků, například pocitem, že jim končetina postižené strany nepatří, případně patří někomu jinému. Pocity tohoto druhu, jak ukázalo vyšetření souboru 79 pacientů, jsou podmíněny poškozením zadní části pravostranné insuly (Baier a Karnath, 2008).

Jáství, mediální korové oblasti a zrcadlové neurony

Vztah pravostranné frontoparietální sítě a sebeuvědomování je znám od raných experimentů s pacienty se syndromem rozštěpeného mozku. Pravá hemisféra poznává obraz vlastní tváře. Aktivita pravé hemisféry je při sledování vlastní tváře vyšší než při sledování tváře někoho jiného. Zároveň je vyšší než aktivita levé hemisféry při sledování vlastní tváře. Poškození pravé hemisféry nebo důsledek aplikace anestetika vstříknutého jen do pravé hemisféry ústí do anosognosie, lidé popírají ochrnutí vlastní končetiny, a asomatognosie, pacienti nepovažují vlastní končetinu za vlastní nebo ji přisuzují někomu jinému. Důsledkem stimulace pravé hemisféry na pomezí spánkové, temenní a týlní kůry může být pocit existence mimo vlastní tělo, nebo pocit, že se končetiny prodlužují a zkracují. TMS užitá na dolní temenní kůru pravé hemisféry poškozuje poznávání vlastní tváře, užití TMS na zrcadlovou oblast vlevo tento důsledek nemá.

Aktivita pravé hemisféry odpovídá poznávání vlastního hlasu podobně jako výše zmíněnému poznávání vlastní tváře nebo vlastního těla.

Pravostranné frontoparietální sítě aktivované poznáváním jáství se překrývají s oblastmi obsahujícími zrcadlové neurony. Tyto oblasti lze tedy považovat za most překlenující rozdíl já–druzí lidé.

Interakce implicitní sítě a pravostranné parietální sítě obsahující zrcadlové neurony svědčí pro možnost, že rozlišování já od non-já jsou dvě stránky téže mince (Uddin, 2007).

Mozek a sebe-projekce

Lidé jsou schopni přesunout své prožívání z bezprostřední současnosti do minulosti i do budoucnosti, tomu se říká sebe-projekce. Jednou z podob sebe-projekce je schopnost promítnout své jáství do budoucnosti neboli prospekce. Prospekce je tedy uvažování o budoucnosti. Prospekce a související procesy byly označovány jako »paměť pro budoucnost«, »epizodické uvažování o budoucnosti«, »mentální cestování v čase« a »představivost«.

Tab. 1. Různé mody sebeprojekce

	Orientace	Vnímání jako	Pocitovaná přesnost	Perspektiva	Funkce
Epizodická paměť	minulost	skutečná minulá událost	vysoká	první osoba	vybavování
Navigace	současnost nebo budoucnost	alternativní umístění	vysoká	první nebo třetí osoba	nalezení cesty
Mentalizace	současnost nebo budoucnost	hledisko druhé osoby	průměrná	jiné osoby	sociální kognice
Prospekce	budoucnost	možná budoucí událost	nízká	první nebo třetí osoba	plánování, sociální nebo kognitivní řešení problémů

Epizodická paměť, navigace, mentalizace a projekce jsou z tohoto hlediska vzájemně blízké procesy a lze je považovat za různé podoby sebe-projekce (tab. 1). Za prospekci tedy odpovídá nedotčená činnost funkčních systémů čelních laloků a mediálních temporálních funkčních systémů.

Neuronální podklad sebekontroly

Lidskou schopností je vytvářet záměry a buď je do akce převést, nebo nepřevést. Neuronální síť tvořící záměry o tom co a jak vykonat je v mediální frontální kůře. Kromě toho její činnost vstupuje do vědomí: jsem to »já«, kdo má nějaký záměr, vykoná ho nebo nevykoná. Do jisté míry je oddělena od sítí koordinujících odpovědi na zevní podněty, jejichž klíčovými uzly jsou temenní laloky a zevní premotorické oblasti. Jestliže je záměr výsledkem *niterného* rozhodování, spíše než by byl odpovědí na bezprostřední zevní podnět, pak se vysoce aktivují mediální čelní oblasti, zejména presuplementární oblast a cingulární motorická oblast.

Součástí výkonu záměru je výběr mezi alternativami: je velký rozdíl mezi záměrem ublížit někomu a ublížením. Morální a právní odpovědnost vyžaduje v mnoha společnostech jak fyzickou akci (actus reus), tak vědomý záměr (mens rea).

Za tlumení odpovědi na zevní podněty odpovídá nedotčená činnost čelních laloků. Experiment zkoumající procesy, které jsou podkladem niterného tlumení, užil kombinaci fMR a zprávy o vědomé zkušenosti podané pokusnými jedinci (Brass a Haggard, 2007). Uspořádání experimentu mělo tři mody.

V modu »akce« bylo úkolem účastníků zahájit volní akci a odhadnout dobu, kdy začala. V modu »inhibice akce« bylo úkolem zahájit volní akci a v posledním možném okamžiku ji zastavit. V modu »tón« slyšeli účastníci tón, úkolem účastníků bylo usoudit na dobu, kdy začal.

Každá část experimentu začala pohledem na hodinový ciferník, po náhodné časové prodlevě, která se pohybovala v rozmezí 500–2000 ms, se hodinová ručička objevila v náhodné poloze a začala rotovat, perioda rotace byla 3000 ms, ručička vždy opsala alespoň jeden celý okruh.

V modu akce a inhibice akce měli účastníci k dispozici dva další cykly rotace, aby se stiskem klávesy prováděným ukazováčkem levé ruky započali, nebo aby započítí stisku byl jejich záměr, který na poslední chvíli inhibují. Pravou ruku užívali účastníci k ovládní kurzoru, kterým vraceli ručičku do polohy odpovídající času, v němž si uvědomili své rozhodnutí jednat.

Porovnání činnosti mozku v průběhu inhibice akce s průběhem akce ukázalo aktivaci levé dorzální mediální prefrontální kůry (BA 9), levé a pravé ventrální insulární kůry a levého sulcus temporalis superior.

Invertovaný kontrast mezi akcí a inhibicí prokázal aktivaci většího počtu oblastí, kromě jiné senzoricko-motorické kůry a mozečku, aktivaci mediální nebo laterální prefrontální kůry nezjistil. Nepřítomnost signifikantního rozdílu činnosti oblastí, o nichž je známo, že jejich činnost odpovídá případu volní akce, například presuplementární a suplementární motorické kůry, dokazuje, že pokusné osoby připravovaly záměrnou akci jak v modu akce, tak v modu inhibice akce.

Kognitivní modely inhibice rozlišují:

- »laterální« soutěžící interakci volící některou z alternativ;
- inhibici »shora dolů« (top down) spouštěnou hierarchicky vyššími úrovněmi mozku.

Nález jen minimální aktivace dorzomediální prefrontální kůry v pokusném modu »akce« svědčí proti endogenní inhibici. Pravděpodobnějši je tedy kontrola »shora dolů«.

Přitom přední části prefrontální kůry mají vztah k intencionalitě vyššího řádu, zatímco její části zadní mají bližší vztah k tvorbě fyzické akce.