

Ayna Nöron Sistemine Genel Bakış

Enver Ahmet Demir, H.Serdar Gergerlioğlu

Selçuk Üniversitesi Tıp Fakültesi, Fizyoloji
Anabilim Dalı, Konya

Eur J Basic Med Sci 2012;2(4): 122-126

Received: 05-02-2013

Accepted: 07-03-2013

General Perspective on Mirror Neuron System

ABSTRACT

Mirror neurons that initially discovered on prefrontal cortex and subsequently on inferior parietal lobul of macaque monkey are neurons that become activated with both performing and observing an identical action. It's surmised that both visual and auditory stimulus responding mirror neuron system is situated on inferior frontal and inferior parietal parts of human brain. This system may have importance on perception, imitation and in particular, learning of movement.

Key words: mirror, neuron, imitation, F5c

ÖZET

İlk olarak makak maymunun prefrontal korteksinde ve daha sonra da inferior parietal lobülünde keşfedilen ayna nöronlar hem hareket gerçekleştirildiği hem de izlendiği zaman aktive olan nöronlardır. Yalnızca görsel değil, aynı zamanda işitsel uyarılara da yanıt veren ayna nöron sisteminin insan beyninin inferior frontal ve inferior parietal bölgelerinde yerleştiği düşünülmektedir. Bu sistem hareketin algılanması, taklit edilmesi ve özellikle de öğrenilmesi süreçlerinde önem taşıyor olabilir.

Anahtar kelimeler: ayna, nöron, taklit, F5c

Correspondence (Yazışma Adresi):

Dr.Enver Ahmet DEMİR
Selçuk Üniversitesi Tıp Fakültesi Fizyoloji
Anabilim Dalı Selçuklu/KONYA
Tel : 0506 670 9515
E-posta : demirea@live.com

GİRİŞ

Günlük yaşantımızda daha önce karşılaşmadığımız davranışları ve anlamlarını toplumun diğer bireylerini gözlemleyerek öğreniriz. Hareketin anlaşılması görsel bilginin gözlemcinin hafızasında saklanan benzer görsel temsiller ile karşılaştırılmasına dayanır (1). Görsel süreçler vücut hareketlerinin algılanması sürecine de iştirak etmektedir (2).

İlk olarak maymunun ventral premotor korteks'inde (F5 alanı) ve daha sonra da inferior parietal lobul'de (PFG alanı) (Şekil 1) keşfedilen ayna nöronlar maymun bir hareketi gerçekleştirdiğinde veya bir başkasını aynı hareketi yaparken gördüğünde aktive olan nöronlardır (3). Herrington ve ark. ayna nöronların motor ve görsel yanıtları aynı nöronda barındırmaları, motor eylemlerin amaçlarının tahmininde rol oynamaları ve motor tecrübe ile ilişkili olmaları nedenleriyle superior temporal sulkus gibi saf görsel nöronlardan farklı olduğunu ifade etmişlerdir (4). Biyolojik hareketin gözlenmesi ile aktive olan superior temporal sulkus'un (5) ayna nöron sistemine görsel bilgi sağladığı düşünülmektedir (6). Elektrofizyolojik ayna nöron çalışmalarında alfa frekans aralığında (8-13 Hz) ortaya çıkan bir istirahat ritmi olan "santral mu ritmi" değerli görünmektedir. Mu ritmi motor sistemin istirahat durumunda görülür ve aktif hareketlerin veya somatosensoriyel uyarıların varlığında kaybolur (7). Başka bireylerin hareketlerinin izlenmesi gözlemcide mu ritmini bloke eder (8).

Eylemin gözlenmesi ve gerçekleştirilmesi arasındaki ilişkiyi magnetoensefalografi (MEG) ve fonksiyonel manyetik rezonans görüntüleme (fMRI) çalışmaları da desteklemektedir (6, 9, 10). Hareketin algılanması ve anlaşılması sadece görsel temsillere dayanan soyut süreçlerin bir sonucu değildir ve motor sistem bu sürece aktif olarak katılır. Ayna nöronların spesifik görevi hareketleri sunmak ve motor amaçları açısından tekrar oluşturmaktır. Bu fonksiyondan çıkartılabilecek sonuç, hareketin algı ve üretiminin iki ayrı bilişsel süreç olmayıp aksine sıkıca bütünleşmiş olduklarıdır (1).

AYNA NÖRONLARIN YANIT ÖZELLİKLERİ

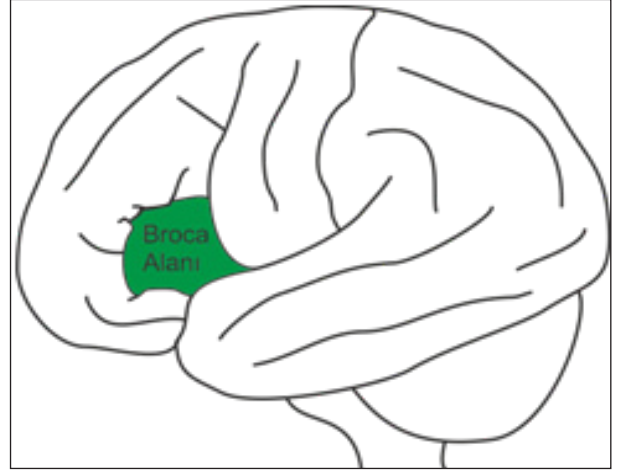
Makak maymununun F5 alanı insandaki Broca alanı'nın homologudur (11) ve F5c, F5a ve F5p olmak üzere üç bölümden oluşur (12). Ayna özelliği başlıca F5c bölümündeki motor nöronlarda bulunur (13). Ayna nöronların bir kısmı orofasiyal hareketlere (iletişim, beslenme)

yanıt verirken bir kısmı alet kullanılarak gerçekleştirilen hareketlere ya da belirli eylemlerin sonucu olan seslere yanıt verir (14). Geleneksel olarak konuşma merkezi kabul edilen Broca alanı'nın (Şekil 2) hareketin algılanması sürecinde görev alması şaşırtıcıdır. Fazio ve ark.'ın yürüttükleri bir çalışmada sol orta serebral arter hastalığı sonucu sol Broca alanı operküler parçasında lezyon bulunan frontal afazik; ancak apraksik olmayan bireylerin bir insan tarafından gerçekleştirilen hareket dizilerinin sırasını tahmin edemiyorken insandan bağımsız fiziksel hareketlerin sırasının tahmininde sorun yaşamadıkları görülmüştür (15). Eylemin gözlenmesi esnasında aktive olan nöronların eylem gerçekleştirildiğinde aktive olanlarla aynı olmasına karşın neden eylem izlenirken gözlemcinin hareket etmediği sorusu akla gelebilir. Bu sorunun ilk muhtemel yanıtı F5 alanındaki nöronların çok küçük bir kısmının kortikospinal uzanımına sahip olmasıyken ikinci muhtemel yanıtı piramidal yolak ayna nöronlarının bir kısmının fasilitör (eylemin icrası esnasında aktif) ve bir kısmının supresör (eylemin gözlenmesi esnasında pasif) olmasıdır (15). Bu görüşe rağmen transkraniyal manyetik stimülasyon (TMS) kullanılan çeşitli çalışmalar eylemin gözlenmesiyle ortaya çıkan subliminal motor aktivasyon ve motor potansiyellerin varlığını göstermiştir. Söz konusu aktivasyon büyük oranda kortikal seviyede gerçekleşmektedir (16). F5 ayna nöron popülasyonunun yaklaşık yarısı gözlenen motor eylemin mesafesine duyarlıyken diğer yarısı amacına (hedef cisim ile etkileşime girilip girilmeyeceğine göre) yanıt verir. Bu bulgu ayna nöron sisteminin yalnızca başkalarının hareketlerinin anlaşılmasını sağlayan bir sistem olmadığını, aynı zamanda en uygun davranışsal yanıtı karar verilmesine yardım ettiğini ortaya koymaktadır (17). Ayna nöronların bir diğer yanıt özellikleri, gözlemcinin bakış açısına göre deşarj olmalarıdır. Caggiano ve ark. tarafından yürütülen bir çalışmada ayna nöronların %74 gibi büyük bir kısmının gözlemcinin bakış açısına bağlı yanıt verirken geriye kalan kısmının bakış açısından bağımsız yanıtlar ürettiği gösterilmiştir. Aynı çalışmada eylemin uzaktan gözlenmesi kadar öznel bakış açısından (eylemi gerçekleştirenin gözünden) gözlenmesinin de bir ayna nöron alt kümesinde yanıtı açtığı bulunmuştur (18).

F5c'ye ilaveten ayna özelliğine sahip nöronlar inferior parietal lobul'un (IPL) PF/PFG alanında da bulunmuştur (13). Bu alandaki ayna nöronlar gözlenen veya gerçekleştirilen eylemin nihai hedefine göre farklı deşarj özellikleri gösterdiği için muhtemel görevleri



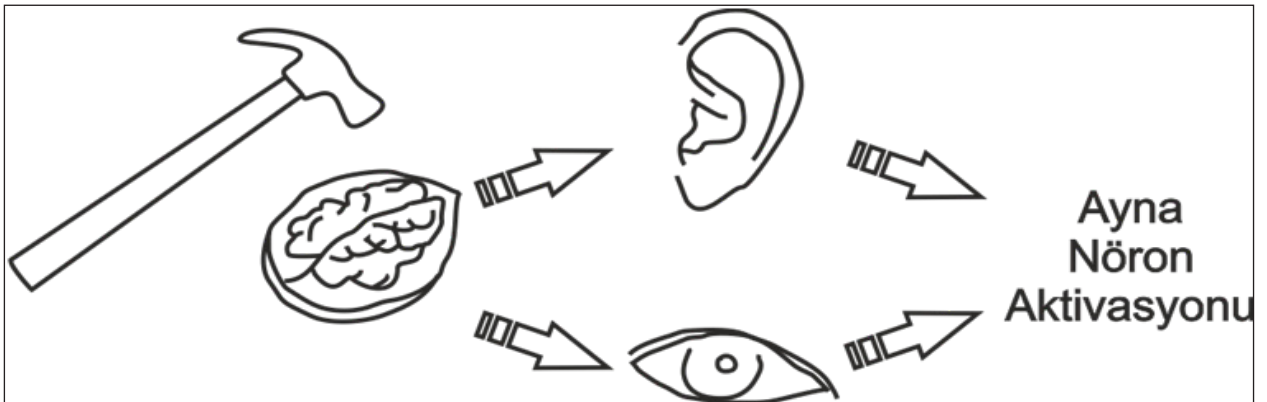
Şekil 1. Makak maymununun F5 ve PFG alanı



Şekil 2. Broca alanı

eylemin “amacının” kodlanmasıdır (19). Maymunlarda herhangi bir nesne ile etkileşimi bulunmayan eylemler ayna nöron aktivitesine yol açmazken insanlarda nesne bulunmayan durumlarda da ayna nöron aktivitesine rastlanabilmektedir (7). Ayna nöronlar, gerçekleşen eylem görülme bile eylem hakkında yeterli işitsel bilginin olduğu durumda (ör;cevizin kırılma sesi) ve hatta eylemi tarif eden sözel ifadeler duyulduğunda da deşarj olurlar (20). Ayna nöronların yaklaşık yarısı eylem görüldüğünde, duyulduğunda veya her iki durumun birlikteliği hâlinde yanıt verir. Bu yanıt şekli eylemin kaynaktan (görme veya işitme) bağımsız şekilde soyut olarak kodlandığını göstermektedir; yani “cevizin kırıldığını gördüm” cümlesinin ayna nöronlardaki karşılığı “cevizin kırıldığını duydum” veya “ceviz kırıldı” cüm-

lelerinden farksızdır (21). Görsel ve işitsel temsillerin ortaklığının, işitilen sesin daha önce öğrenilmiş olan eylemin görsel temsilini canlandırmasından kaynaklanıyor olabileceği düşünülebilir de doğuştan âmâ bireylerle normal gören bireyler arasında ayna nöron sisteminin gelişiminde farklılık bulunmaması, normal gören bireylerin ayna nöron sistemini görsel uyarımlarla aktive ederken âmâ bireylerin aynı sistemi supramodal duyuşal mekanizmalarla aktive ettiklerine işaret etmektedir (20). Ekstrastriat görsel kortikal alanlar anatomik olarak birbirlerinden ayrı ve fonksiyonel olarak bağımsız yollarlardır. Dış dünya ile etkileşimde “ne” sorusuna yanıt veren ventral (inferior temporal) yolak “cisimlerin görsel olarak algılanması”, “nerede” sorusuna yanıt veren dorsal (okspito-parietal) yolak ise “uzamsal algi-



Şekil 3. Ayna nöronların yaklaşık yarısı eylem görüldüğünde, duyulduğunda veya her iki durumun birlikteliği halinde yanıt verir.

ve hareketin algılanması” işlevlerini yürütür (22). Cisim kategorilerinin temsillerini oluşturan ventral korteks görsel uyarana beraber taktik uyarana da yanıt verir. Doğuştan âmâ bireylerde taktik uyarana normal gören bireylere benzer nöral yanıtların ortaya çıkması inferior temporal alanın supramodal aktivitesini göstermektedir (23). Infratemporal lobda bulunan hücreler renkleri ve soyut şekilleri değerlendirir ve hem görsel algı hem de görsel hafıza için önem arz ederler (24). Doğuştan âmâ bireylerde ventral ve dorsal ekstrasriat korteks’teki supramodal beyin alanları (ekstrasriat görsel korteks olarak da adlandırılır) cisimlerin taktik ve işitsel yollarla şekil, hareket ve lokalizasyonları hakkındaki bilgilerin edinilmesini sağlar (23).

Buccino ve ark. tarafından yürütülen bir çalışmada farklı türlerin hareketlerini anlamak için kullanılan sistemin aynı türün hareketlerini anlamak için kullanılanlardan farklı olup olmadığını araştırmak üzere deneklere insan, köpek ve maymunun iki farklı ağız hareketi (bir parça besini ısırma ve oral iletişim) izletilmiştir. fMRI sonuçları bir parça besini ısırma eylemi için, eylemi gerçekleştirenin türü ne olursa olsun inferior frontal girus’un operküler parçası ve inferior parietal lobul’de aktivite geliştiğini ortaya koymuştur. Buna karşın oral iletişim hareketlerine yanıtlar değerlendirildiğinde sessiz konuşmanın (insan) izlenmesi esnasında bilateral Broca alanı’nda sol asimetri göstermek üzere aşikar aktivasyona ve dudak şapırdatmanın (maymun) izlenmesi esnasında asimetri olmaksızın az miktarda bilateral operküler parça aktivasyonuna rastlanmıştır. Sessiz köpek havlamasının izlenmesi ise Broca alanı’nda hiçbir yanıtı yol açmamışken yalnızca sağ superior temporal sulkus bölgesinde aktivasyon doğurmuştur. Bu sonuç gözlenen eylemin icrasına iştirak eden kortikal devrelerin bir motor yansıması bulunduğunu göstermektedir (25). Şöyle ki; havlama örneğinde olduğu gibi kişinin motor repertuarında bulunmayan eylem superior temporal sulkus aktivasyonunun gösterdiği üzere biyolojik hareket olarak algınsa bile ayna nöron sistemini aktive etmezken motor repertuarda bulunan (motor yansıması var olan) eylemler ayna nöronları aktive etmektedir. Yaşamın ilk 82 saatinde neonataller muhtemelen erişkinlerdeki “erişme/elini uzatma” davranışıyla aynı prensipleri kullanarak emme davranışlarını kontrol ederler. Oral ve fasiyal kontrolün erken dönemde gelişiyor olması infantların ağız hareketi ve yüz ifadelerini taklit yetenekleriyle de uyumludur (1). Örneğin; bir çalışmada 36 saatlik infantların neşe, keder, şaşkınlık gibi temel

duygusal yüz ifadelerini spontan şekilde taklit edebildikleri bildirilmektedir (26).

Doğumdan itibaren kendi ellerini görmeleri engellenen makak maymunlarının taktik güdümlü el hareketleri korunmuşken görsel güdümlü hareketlerinde ciddi defisitlerin ortaya çıkması veya doğuştan âmâ bireylerin normal görenlere nazaran duygusal temsil farklılıkları göstermeleri, amaca dönük el hareketleri için kişisel alanın uzaysal haritasının doğru şekilde gelişiminin gerekli olduğunu ve bu gelişimin kişinin kendi hareketlerini gözlemesiyle gerçekleştiğini ortaya koymaktadır (1). Yüz ifadeleri ve el hareketlerinin gelişiminde yalnızca zamansal değil anatomik farklılıklar da söz konusudur (27).

SONUÇ

Ayna nöronlar maymunun frontal ve parietal korteksinde keşfedilen ve amaca dönük motor eylemlerin hem pasif olarak gözlenmesi hem de aktif olarak gerçekleştirilmesi esnasında deşarj olan yapılarıdır. Motor eylemin amacıyla beraber en ilkel davranışlardan taklit yeteneği gibi yüksek bilişsel fonksiyonlara kadar farklı nöral mekanizmalarda rol almaktadırlar (7). Gözlenen eylem hakkında bireyin sahip olduğu motor repertuar ayna nöron yanıtlarını ve gözlenen eylemle ortaya çıkan algıyı önemli ölçüde belirlemektedir (28). Lahav ve ark. (29) deneklerin daha önce duydukları ve duymadıkları müzik eserlerine ayna nöron yanıtlarını incelediği çalışmasıyla aynı sonucun işitsel süreçler için de geçerli olduğunu ortaya koymuştur. Ayna nöronların insanda var olma nedeni düşünüldüğünde iki muhtemel cevap akla gelmektedir. Bunlardan ilki gözlenen hareketin algılanması diğeri ise hareketin taklit edilmesidir. Bahsedilen yeteneklerin yaşamın hangi aşamasında geliştiğinin anlaşılması önemlidir. Neonatallerde ayna nöron sisteminin mevcudiyetine dair kesin kanıt bulunmamakla birlikte (30) neonatallerin yüz ifadelerini taklit yeteneğinden konjenital mekanizmalar sorumlu olabilir. Bakımıyla ilgilenen birey (tipik olarak anne) infantın kendi jestlerini başkalarının jestleriyle karşılaştırma yeteneğini geliştirir. El hareketlerinin gelişiminde ise doğumsal ayna nöronların kişisel hareketlerin gözlenmesi yoluyla gelişmesi söz konusudur (1). Mevcut bilgiler ayna nöron sisteminin yüksek bilişsel fonksiyonlarda önemli rolleri bulunduğunu göstermektedir. Buna karşın ayna nöron sisteminin fonksiyonel görevleri hâlâ bilinmezlerle dolu bir araştırma sahası olarak durmaktadır.

KAYNAKLAR

1. Casile A, Caggiano V, Ferrari PF. The mirror neuron system: A fresh view. *Neuroscientist* 2011;17(5):524-38.
2. Perrett DI, Harries MH, Bevan R, Thomas S, Benson PJ, Mistlin AJ. Frameworks of analysis for the neural representation of animate objects and actions. *J Exp Biol* 1989;146(1):87-113.
3. Lotto A, Hickok G, Holt L. Reflections on mirror neurons and speech perception. *Trends Cogn Sci* 2009;13(3):110.
4. Herrington JD, Nymberg C, Schultz RT. Biological motion task performance predicts superior temporal sulcus activity. *Brain Cogn* 2011;(77)3:372-81.
5. Lange J, Lappe M. A model of biological motion perception from configural form cues. *J Neurosci*. 2006;(26)11:2894-906
6. Molenberghs P, Brander C, Mattingley JB, Cunnington R. The role of the superior temporal sulcus and the mirror neuron system in imitation. *Hum Brain Mapp* 2010;(31)9:1316-26.
7. Rizzolatti G, Fogassi L, Gallese V. Neurophysiological mechanisms underlying the understanding and imitation of action. *Nat Rev Neurosci* 2001;2(9):661-70.
8. Arnstein D, Cui F, Keysers C, Maurits NM, Gazzola V. Mu-suppression during action observation and execution correlates with BOLD in dorsal premotor, inferior parietal, and SI cortices. *J Neurosci* 2011; 31(40):14243-9.
9. Buccino G, Binkofski F, Riggio L. The mirror neuron system and action recognition. *Brain Lang* 2004a;89(2):370-6
10. Hari R, Forss N, Avikainen S, Kirveskari E, Salenius S, Rizzolatti G. Activation of human primary motor cortex during action observation: a neuromagnetic study. *Proc Natl Acad Sci USA* 1998;(95)25:15061-5.
11. Rizzolatti G, Arbib MA. Language within our grasp. *Trends Neurosci* 1998;(21)5:188-94.
12. Small SL, Buccino G, Solodkin A. The mirror neuron system and treatment of stroke. *Dev Psychobiol* 2012;(54)3:293-310.
13. Gallese V, Fadiga L, Fogassi L, Rizzolatti G. 1996. Action recognition in the premotor cortex. *Brain* 1996;119(2):593.
14. Kraskov A, Dancause N, Quallo MM, Shepherd S, Lemon RN. Corticospinal neurons in macaque ventral premotor cortex with mirror properties: a potential mechanism for action suppression? *Neuron* 2009;64(6):922-30.
15. Fazio P, Cantagallo A, Craighero L, D'Ausilio A, Roy AC, Pozzo T ve ark. Encoding of human action in Broca's area. *Brain* 2009;(132)Pt 7:1980-8.
16. Cattaneo L, Rizzolatti G. The mirror neuron system. *Arch Neurol* 2009;66(5):557-60.
17. Caggiano V, Fogassi L, Rizzolatti G, Thier P, Casile A. Mirror neurons differentially encode the peripersonal and extrapersonal space of monkeys. *Science* 2009;324(5925):403-6.
18. Caggiano V, Fogassi L, Rizzolatti G, Thier P, Giese MA, Casile A. View-based encoding of actions in mirror neurons in area F5 in macaque premotor cortex. *Curr Biol*. 2011;21(2):144-148
19. Fogassi L, Ferrari PF, Gesierich B, Rozzi S, Chersi F, Rizzolatti G. Parietal lobe: from action organization to intention understanding. *Science* 2005;308:662-7.
20. Ricciardi E, Bonino D, Sani L, Vecchi T, Guazzelli M, Haxby JV, Fadiga L, Pietrini P. Do we really need vision? How blind people "see" the actions of others. *J Neurosci* 2009;29:9719-24.
21. Keysers C, Kohler E, Umiltà MA, Nanetti L, Fogassi L, Gallese V. Audiovisual mirror neurons and action recognition. *Exp Brain Res* 2003;153(4):628-36.
22. Haxby J, Horwitz B, Ungerleider LG, Maisog JM, Pietrini P, Grady CL. The functional organization of human extrastriate cortex: a Pet and r-CBF study of selective attention to faces and locations. *J. Neurosci* 1994;14: 6336-53.
23. Bonino D, Ricciardi E, Sani L, Gentili C, Vanello N, Guazzelli M, Vecchi T, Pietrini P. Tactile spatial working memory activates the dorsal extrastriate cortical pathway in congenitally blind individuals. *Arch Ital Biol* 2008;146:133-46.
24. Bear MF, Connors B, Paradiso M. *Neuroscience: Exploring the Brain*. 3th ed. Hagerstown, MD: Lippincott Williams & Wilkins, 2007:336.
25. Buccino G, Lui F, Canessa N, Patteri I, Lagravinese G, Benuzzi F, Porro CA, Rizzolatti G. Neural circuits involved in the recognition of actions performed by nonconspicuous: An fMRI study. *J Cogn Neurosci* 2004b;16(1):114-26.
26. Field TM, Woodson R, Greenberg R, Cohen D. Discrimination and imitation of facial expression by neonates. *Science* 1982;218(4568):179-81.
27. Ferrari PF, Gallese V, Rizzolatti G, Fogassi L. Mirror neurons responding to the observation of ingestive and communicative mouth actions in the monkey ventral premotor cortex. *Eur J Neurosci* 2003;17(8):1703-14.
28. Reithler J, van Mier HI, Peters JC, Goebel R. Nonvisual motor learning influences abstract action observation. *Curr Biol* 2007;17(14):1201-7.
29. Lahav A, Saltzman E, Schlaug G. Action representation of sound: audiomotor recognition network while listening to newly acquired actions. *J Neurosci* 2007;27:308-14
30. Lepage J, Théoret H. The mirror neuron system: grasping others? actions from birth? *Developmental Science* 2007;(10)5:513-23.