



Réception des Associés étrangers élus en 2005 / 12 décembre 2006

LES SYSTÈMES DE NEURONES MIROIRS

Giacomo RIZZOLATTI

Département des Neurosciences

Section de Physiologie

Université de Parme (Italie)

Les neurones miroirs constituent une classe particulière de neurones initialement identifiés dans le cortex précentral du macaque. Leur caractéristique principale est de s'activer aussi bien lorsque le singe effectue une action spécifique ou lorsqu'il observe un autre individu en train d'exécuter la même action. Ainsi un tel neurone s'active quand le singe saisit un objet donné, ou lorsqu'il voit l'expérimentateur saisir le même objet. Certains de ces neurones sont très spécifiques, ne s'activant que si les deux mouvements, saisie observée et saisie exécutée, sont réalisés de la même façon. Récemment, des neurones aux propriétés miroirs ont également été localisés dans le lobule pariétal inférieur, une zone anatomiquement connectée au cortex prémoteur ventral. Des données neurophysiologiques (EEG, MEG, TMS) ainsi que d'imagerie cérébrale (TEP, IRMf) ont apporté de solides arguments en faveur de l'existence d'un système de neurones miroirs chez le sujet humain.

Quel est le rôle fonctionnel des neurones miroirs ? Diverses hypothèses ont été avancées. En fait, leur fonction n'est pas unique. Leur propriété est de constituer un mécanisme qui projette une description de l'action, élaborée dans les aires visuelles complexes, vers les zones motrices. Ce mécanisme de transfert comporte toute une variété d'opérations.

Une de leurs fonctions essentielles est la compréhension de l'action. Il peut paraître bizarre que, pour reconnaître ce que l'autre est en train de faire, on doive activer son propre système moteur. En fait, cela n'est pas tellement surprenant. Car la seule observation visuelle, sans implication du système moteur, ne donne qu'une description des aspects visibles du mouvement, sans informer sur ce que signifie réellement cette action. Cette information ne peut être obtenue que si l'action observée est transcrite dans le système moteur de l'observateur. L'activation du circuit miroir est ainsi essentielle pour donner à l'observateur une compréhension réelle et expérientielle de l'action qu'il voit.

Au-dessus de cette fonction de base, d'autres fonctions dépendent elles aussi du mécanisme des neurones miroirs ; certaines ne sont présentes que chez l'homme. L'une d'elles est l'imitation. Imiter a deux aspects : la capacité de reproduire une action observée, et celle d'apprendre une nouvelle action par l'observation. Or le système neuronal miroir, par sa capacité de fournir des copies motrices d'actions observées, semble le mécanisme idéal pour ces deux classes d'imitation. Il a été clairement établi qu'il est impliqué tout à la fois dans la répétition immédiate des actions de l'autre et dans l'apprentissage par imitation. Toutefois, alors que la répétition immédiate est assurée par le seul système miroir, l'apprentissage par

imitation exige l'intervention du lobe préfrontal. Ce site combine des actes moteurs élémentaires, codés par le système miroir, pour produire des configurations motrices nouvelles.

En observant des actions effectuées par un autre, deux classes d'informations peuvent être obtenues. L'une est « ce » que l'acteur fait et l'autre, « pourquoi » il le fait. En voyant par exemple une petite fille saisissant une pomme, nous comprenons qu'elle saisit un objet. Toutefois, il est fréquent que nous comprenions aussi les raisons de ce geste, c'est-à-dire son *intention*. Nous pouvons décider si elle prend la pomme pour la manger, ou pour la stocker dans un panier. L'hypothèse que les neurones miroirs sont impliqués dans la compréhension de l'intention a été lancée il y a déjà plusieurs années, mais ce n'est que récemment que l'imagerie IRM fonctionnelle l'a confirmé, au moins dans certains cas.

Les données d'imagerie cérébrale montrent ainsi que le système de neurones miroirs est impliqué dans la compréhension de l'intention. Mais elles n'informent pas quant aux mécanismes sous-jacents. Pour mieux connaître ces derniers, des singes ont été dressés à effectuer deux actions avec des buts distincts. Dans la première, le singe devait saisir un objet pour le placer dans un récipient, dans la seconde, il devait prendre la nourriture et la consommer. Les phases initiales de l'acte moteur, atteindre et saisir étaient identiques dans les deux cas, alors que le but final était différent. L'activité unitaire de neurones a été recueillie dans le lobule pariétal inférieur. Les résultats ont montré que bon nombre de ces neurones s'activaient sélectivement lorsque le singe exécutait un acte moteur précis (saisir). Très intéressant, la plupart de ces neurones ne *s'activaient que* lorsque l'acte moteur codé était suivi d'un acte spécifique de placement.

Certains parmi ces neurones moteurs associés à l'action avaient des propriétés miroirs et étaient actifs quand les actes moteurs observés étaient inclus dans une certaine action (par exemple saisir pour consommer, mais non saisir pour placer). Ainsi l'activation des neurones miroirs liée à l'action ne codait pas seulement la préhension, mais l'action de saisir pour consommer ou de saisir pour placer. Cette spécificité permettait à l'observateur, non seulement de reconnaître l'acte moteur observé, mais aussi ce qui sera le prochain acte moteur de l'action à venir. Autrement dit, de comprendre les intentions de l'agent dans son action.

Les fonctions assurées par les neurones miroirs dépendent de l'anatomie et des propriétés physiologiques du circuit auquel ils appartiennent. Les actions analysées dans les premières études de ces neurones ne comportaient pas de contenu émotionnel. De fait, les activations neuronales se déroulaient dans des circuits liés au contrôle moteur. Des données récentes suggèrent que les mécanismes miroirs sont également impliqués dans l'empathie, cette capacité de ressentir la même émotion que l'autre éprouve. Dans une étude IRMf récente, des sujets étaient exposés, dans une première condition, à des substances odorantes suscitant le dégoût, et dans une autre, à de brefs clips animés montrant des individus exhibant un faciès de dégoût. L'exposition aux odeurs répugnantes active spécifiquement deux structures connues pour leur participation aux émotions, l'insula antérieure et le cortex cingulaire antérieur. Il est intéressant de noter que l'observation de l'expression faciale du dégoût active le même secteur de l'insula.

Ces données suggèrent nettement que les deux structures, insula et cortex cingulum, contiennent une population neuronale activée tout à la fois quand le sujet vit une expérience de dégoût et quand cette émotion est déclenchée à la vue de l'expression faciale de l'autre. Des résultats similaires ont été obtenus avec la douleur vécue et l'observation d'une situation douloureuse impliquant une personne aimée de l'observateur. Ces observations suggèrent en somme que l'empathie dépend de l'activation, au cours de l'observation de l'autre en état émotionnel, de circuits qui élaborent les réponses émotionnelles correspondantes chez l'observateur.

Les humains communiquent essentiellement par sons, mais les langues fondées sur le son ne sont pas le seul moyen de communication. Les langues fondées sur les gestes (langages par signes) sont une autre forme de ce système complexe de communication. Depuis Condillac, divers auteurs ont suggéré que la voie menant à la parole était née des communications gestuelles et non des cris des animaux. Ce n'est qu'ensuite dans l'évolution que des sons furent associés aux gestes et devinrent le moyen dominant de communication.

La découverte de neurones miroirs a donné un appui à cette théorie de l'origine gestuelle de la parole. Ces neurones créent un lien direct entre l'émetteur du message et le receveur. Grâce au mécanisme miroir, les actions exécutées par un sujet deviennent des messages qui sont compris par un observateur, sans médiation cognitive. L'observation d'un sujet saisissant une pomme est par exemple immédiatement comprise puisqu'elle évoque la même représentation motrice dans le système miroir de l'observateur.

Partant de ces propriétés fondamentales des neurones miroirs et du fait que l'observation d'actions telles que saisir avec la main, active l'aire de Broca, Rizzolatti et Arbib (1998) ont proposé que le mécanisme miroir soit le système basique à partir duquel a évolué le langage. En fait, le mécanisme miroir aura probablement résolu, à ce stade initial de l'évolution du langage, deux problèmes fondamentaux de la communication, la parité et la compréhension directe. Grâce à ces neurones, ce qui compte pour l'émetteur du message compte aussi pour le receveur. Aucun symbole arbitraire n'est nécessaire ; la compréhension est inhérente à l'organisation neuronale des deux individus.

Il est évident que le mécanisme miroir n'explique pas par lui-même l'extrême complexité de la parole. Mais il peut en revanche aider à résoudre une des difficultés fondamentales de la compréhension de l'évolution du langage, à savoir comment un message valable pour l'émetteur le devient également pour le receveur.

Finalement, la découverte des neurones miroirs a également un impact sur la compréhension de certaines pathologies mentales, telles que l'autisme ou la schizophrénie. Une littérature est en plein développement, traitant des enfants autistes et montrant qu'ils ont un déficit de leur système miroir et, ce qui est particulièrement intéressant, que la sévérité de leur affection semblerait en corrélation avec l'importance du déficit de leur système neuronal miroir.

MIRROR NEURON SYSTEM

I am a neuroscientist. I have worked on several issues concerning vision, attention and the functional organization of the motor cortex. The discovery, however, for which I am best known, is that of mirror neurons.

Mirror neurons are a distinctive class of neurons originally discovered in the ventral premotor cortex of the macaque monkey. The fundamental characteristics of mirror neurons are that they discharge both when the monkey executes a specific action and when it observes another individual doing the same action. For example, a mirror neuron fires when the monkey grasps a certain object, and when it observes the experimenter grasping a similar object. Some of these neurons are very specific, discharging only if the observed and executed grip are done in the same way. More recently, neurons with mirror properties have been also found in the inferior parietal lobule, a region anatomically connected with the ventral premotor cortex. Neurophysiological (EEG, MEG, and TMS) and brain-imaging (PET and fMRI) experiments provided strong evidence that a mirror neuron system is also present in humans.

What is the functional role of the mirror neuron system? Several hypotheses have been put forward. Mirror neurons, however, do not have a unique function. Their properties indicate, rather, that they represent a mechanism that maps the pictorial description of actions, carried out in the higher order visual areas, onto their motor counterpart. This matching mechanism may underlie a variety of functions.

One of the primary functions of mirror neurons is that of action understanding. It may sound bizarre that in order to recognize what another person is doing, one has to activate his motor system. However, as a matter of fact this is not so strange. A mere visual observation, without involvement of the motor system, provides only a description of the visible aspects of the movements. It does not give information, however, on what doing that action really means. This can only be achieved if the observed action is mapped onto the motor system of the observer. Thus, the activation of the mirror circuit is essential to provide the observer with a real, experiential comprehension of the observed action.

On the top of this basic function, other functions depend on the mirror neuron mechanism, some of which present only in humans. One of these functions is imitation. Imitation has two aspects: the ability to replicate an observed action and the capacity to learn a new action by observation. The mirror neuron system, by its capacity to provide motor copies of the observed actions, appears to be the ideal mechanism for both these two imitation aspects. Indeed, clear evidence has been recently provided that the mirror neuron system is involved in both the immediate repetition of actions done by others and in the imitation learning. However, while the immediate repetition of an observed action is carried out by the mirror neuron system itself, imitation learning requires the intervention of the prefrontal lobe. This lobe combines elementary motor acts, coded by the mirror neuron system, into new motor patterns.

When we observe actions done by another individual, there are two distinct types of information that one can get. One is “what” the actor is doing; the other is “why” the actor is doing it. If we see, for example, a girl grasping an apple, we understand that she is grasping an object. Often, however, we can also understand why she is doing it, that is we can understand her intention. We can infer if she is grasping the apple for eating it, or for putting it into a basket. The hypothesis that mirror neurons are involved in intention understanding has been proposed several years ago, but only recently, however, fMRI experiments showed that at least in some cases this is true.

Brain imaging data indicate that the mirror neuron system is involved in intention understanding. These data do not provide information, however, on the mechanisms underlying it. In order to elucidate these mechanisms monkeys were trained to perform two actions with different goals. In the first, the monkey had to grasp an object in order to place it into a container, in the second it had to grasp a piece of food to eat it. The initial motor acts, reaching and grasping, were identical in the two conditions, while the final goal of the two actions was different. The activity of single neurons was recorded from the inferior parietal lobule. The results showed that many parietal neurons discharge selectively when the monkey executes a given motor act (e.g. grasping). Very interestingly, most of them fire, however, only when the coded motor act was followed by a subsequent specific motor act (e.g. placing).

Some of these action-constrained motor neurons had mirror properties and discharged during the observation of motor acts when these were embedded in a given action (e.g., grasping-for-eating but not grasping-for-placing). Thus, the activation of action-constrained mirror neurons coded not only grasping, but grasping-for-eating or grasping-for placing. This specificity allowed the observer not only to recognize the observed motor act, but also to code what will be the next motor act of the not-yet-observed action: In other words to

understand the intentions of the action's agent.

Functions mediated by the mirror neurons depend on the anatomy and physiological properties of the circuit in which these neurons are located. Actions studied in the initial mirror neuron studies were actions without an emotional content. Accordingly, activations were found in circuits related to motor action control. Recent evidence suggests that the mirror mechanism is also involved in empathy, that is in the capacity of feeling the same emotions that others feel. In an fMRI experiment, which we recently performed, participants were exposed, in one condition, to disgusting odorants and, in another, to short movie clips showing individuals displaying a facial expression of disgust. It was found that the exposure to disgusting odorants specifically activates two structures known to be involved in emotions: the anterior insula and the anterior cingulate cortex. Most interestingly, the observation of the facial expression of disgust activated the same sector of the insula.

These data strongly suggest that the insula and the cingulate cortex contain a neural population active both when an individual directly experiences disgust and when this emotion is triggered by the observation of the facial expression of others. Similar data have been obtained for felt pain and during the observation of a painful situation in which a person loved by the observer was involved. Taken together, these experiments suggest that empathy depends on the activation, during observation of others in an emotional state, of circuits that mediate the corresponding emotional responses in the observers.

Humans mostly communicate by sounds. Sound-based languages, however, do not represent the only natural way for communicating. Languages based on gestures (signed languages) represent another form of complex, fully-structured communication system. Starting with Condillac, several authors suggested that the path leading to speech started with gestural communication and not with animals' calls. Only later in evolution sounds were associated with gestures and became the dominant way of communication.

The discovery of mirror neurons provided strong support for the gestural theory of speech origin. Mirror neurons create a direct link between the sender of a message and its receiver. Thanks to the mirror mechanism, actions performed by an individual become messages that are understood by an observer without any cognitive mediation. The observation of an individual grasping an apple is, for example, immediately understood because it evokes the same motor representation in the mirror neuron system of the observer.

On the basis of this fundamental property of mirror neurons and the fact that the observation of actions like hand grasping, activates Broca's area, Rizzolatti and Arbib (1998) proposed that the mirror mechanism is the basic mechanism from which language evolved. In fact, the mirror mechanism could have solved, at the initial stage of language evolution, two fundamental communication problems: parity and direct comprehension. Thanks to the mirror neurons, what counts for the sender of the message also counts for the receiver. No arbitrary symbols are required. The comprehension is inherent to the neural organization of the two individuals.

It is obvious that the mirror mechanism does not explain by itself the enormous speech complexity. Yet, it may help to solve one of the fundamental difficulties for understanding language evolution that is how a message valid for the sender becomes valid also for the receiver.

Finally, the discovery of mirror neurons appears to be highly relevant also for the understanding of some mental diseases such as autism and schizophrenia. In particular, there is now a growing literature, showing that autistic children have a deficit in the mirror neuron system and, most interestingly, that the severity of the disturbance appears to correlate with the impairment of the mirror neuron system.