

## Neuroni specchio

Leonardo Fogassi, Luciano Fadiga e Vittorio Gallese

Capire le azioni degli altri e le intenzioni che ne sono alla base è una caratteristica della nostra specie, che ci consente di interagire con i nostri simili e di empatizzare con loro. I meccanismi alla base di queste facoltà cognitive sociali erano fino a non molti anni fa poco conosciuti. La scoperta dei neuroni specchio nella scimmia e la successiva dimostrazione dell'esistenza di un sistema specchio anche nel cervello umano hanno messo in evidenza per la prima volta un meccanismo neurofisiologico capace di spiegare molti aspetti della nostra capacità di relazionarci con gli altri.

I neuroni specchio sono stati scoperti poco più di dieci anni fa nella corteccia premotoria del cervello del macaco (area F5). I neuroni specchio si attivano sia quando la scimmia esegue un atto motorio finalizzato, come afferrare oggetti con la mano o con la bocca sia quando *osserva* un altro individuo eseguire atti motori analoghi (di Pellegrino e al. 1992, Gallese e al., 1996; Rizzolatti e al. 1996a). La risposta visiva dei neuroni mirror può essere evocata solo se lo stimolo osservato è costituito da una mano o una bocca che interagisce in modo finalistico con un oggetto (ad es. per prenderlo, tenerlo, o romperlo, ecc). Una serie di esperimenti di controllo ha dimostrato che né la visione isolata dell'agente né quella dell'oggetto riescono ad evocare una risposta. Similmente inefficace, o molto meno efficace, è l'osservazione di un atto motorio mimato senza oggetto (Gallese et al. 1996). Lo stimolo visivo efficace per attivare questi neuroni è quindi *l'osservazione di un'effettore (mano o bocca) che interagisce con un oggetto*. Parte dei neuroni specchio sono specifici per l'esecuzione/osservazione di atti motori singoli, altri invece sono meno specifici, rispondendo all'esecuzione e all'osservazione di due o più atti motori.

In circa un terzo dei neuroni specchio l'atto motorio eseguito e quello osservato per evocare la risposta devono essere strettamente congruenti sia in termini di scopo che nel modo specifico in cui quest'ultimo viene conseguito. Nei rimanenti neuroni si è riscontrato un rapporto di congruenza di ordine più generale, cioè gli atti motori efficaci eseguiti ed osservati corrispondono in termini di scopo (ad es. afferrare) indipendentemente dal tipo di prensione rispettivamente impiegato ed osservato dalla scimmia. Questo tipo di neuroni specchio è particolarmente interessante perché sembra rispondere allo scopo dell'atto motorio indipendentemente dai vari modi possibili di conseguirlo. Ciò potrebbe consentire un livello più astratto di categorizzazione dell'azione. La congruenza tra risposta visiva e risposta motoria è importante perché suggerisce come lo stesso neurone sia in grado di confrontare ciò che la scimmia *fa* con ciò che la scimmia *vede fare*. In termini più generali quindi i neuroni specchio costituiscono un sistema neuronale che mette in relazione le azioni esterne eseguite da altri con il repertorio interno di azioni dell'osservatore e si configurano come un meccanismo che consente una comprensione implicita di ciò che viene osservato.

La presenza nella corteccia premotoria di neuroni che si attivano sia durante l'osservazione che durante l'esecuzione dello stesso atto motorio solleva il problema di come l'informazione visiva relativa ai movimenti osservati possa combinarsi con la loro rappresentazione motoria. E' noto che nella porzione anteriore del solco temporale superiore (STSa) vi sono neuroni che rispondono alla visione di azioni finalizzate eseguite con la mano, ma che apparentemente sono privi di proprietà motorie (Jellema e Perrett

2001). Questi neuroni potrebbero teoricamente essere la sorgente dell'informazione visiva riguardante i movimenti biologici che verrebbe convogliata alle aree premotorie. Tuttavia tale regione del STS non possiede connessioni anatomiche dirette con le aree premotorie, ma le ha con la corteccia del lobulo parietale inferiore, a sua volta fortemente connessa con le aree premotorie. Il lobulo parietale inferiore appare quindi essere la via tramite cui l'informazione visiva relativa al movimento biologico raggiunge le aree premotorie, rendendo possibile la creazione del sistema neurale specchio di confronto osservazione/esecuzione.

Il lobulo parietale inferiore (LPI) costituisce la parte laterale della corteccia parietale posteriore ed è separato dal lobulo parietale superiore mediante il solco intraparietale. La parte esposta del LPI è suddivisa in quattro aree citoarchitettonicamente diverse. Andando in senso rostro-caudale esse sono state denominate PF, PFG, PG e Opt. Il LPI è ricco di neuroni con risposte somatosensoriali, visive e motorie, già dimostrate dagli studi classici Mountcastle et al. 1975; Hyvärinen 1982). Recentemente si è visto che nel lobulo vi è una codifica di azioni eseguite con differenti effettori rispettivamente, andando in senso rostro-caudale, la bocca, la mano, il braccio e gli occhi (Ferrari et al. 2003a). Le risposte visive e somatosensoriali sono in buon'accordo con la rappresentazione motoria del lobulo, nel senso che le informazioni somatosensoriale e visiva possono essere utilizzate per vari processi di integrazione sensorimotoria, come ad es. l'organizzazione dei movimenti del braccio o degli occhi nello spazio. Tra i neuroni con risposte visive sono stati scoperti neuroni specchio, localizzati nella regione di rappresentazione della mano e in quella di sovrapposizione tra la rappresentazione della mano e quella della bocca (Gallese et al. 2002; Fogassi et al. 2005).

I neuroni specchio del LPI, come i neuroni specchio di F5, rispondono all'osservazione di vari tipi di atti motori della mano e, in misura minore, della bocca. Una considerevole percentuale dei neuroni specchio parietali dimostra, analogamente a quanto dimostrato nell'area F5, una chiara congruenza tra la risposta visiva e quella motoria. Vi è però una classe di neuroni specchio parietali in cui non vi è congruenza diretta. Infatti in questi neuroni l'atto motorio osservato efficace nell'attivare il neurone è effettuato con la mano, mentre l'atto motorio efficace è eseguito dalla bocca. Ciò potrebbe suggerire che questa classe di neuroni specchio parietali riesca a codificare l'atto motorio in termini più astratti, prescindendo dall'effettore usato. Questo processo di generalizzazione potrebbe iniziare nello stadio infantile, verosimilmente quando predominano neuroni correlati al controllo simultaneo dei movimenti della mano e della bocca. È interessante notare che nel LPI sono stati trovati anche numerosi neuroni che rispondono all'osservazione di atti motori ma non hanno risposta motoria. Quest'ultimo dato conferma la posizione del LPI più vicina all'area STSa, di cui rispecchia parzialmente le proprietà puramente visive.

Per mezzo dei neuroni specchio, l'osservazione di un'azione induce nell'osservatore l'attivazione dello stesso circuito nervoso deputato a controllarne l'esecuzione: in altre parole l'osservazione di un'azione induce nell'osservatore l'automatica simulazione di quell'azione. Questo meccanismo consente una forma implicita di comprensione delle azioni degli altri (Gallese et al. 2004). La relazione tra la simulazione interna di un'azione e la sua comprensione emerge chiaramente dai risultati di una serie di recenti esperimenti. L'attività dei neuroni specchio dell'area F5 è stata studiata in due condizioni sperimentali: nella prima condizione, la scimmia poteva vedere l'intero atto motorio (ad es. una mano

che afferra un oggetto). Nella seconda condizione, la parte finale dell'atto motorio osservato era "oscurata" da uno schermo. La scimmia sapeva che l'oggetto era nascosto dietro allo schermo, ma non era in grado di vedere la mano dello sperimentatore afferrarlo. Nonostante questo impedimento, oltre la metà dei neuroni registrati ha continuato a rispondere anche nella condizione oscurata (Umiltà et al. 2001). Questi risultati suggeriscono che i neuroni specchio sono in grado di favorire la comprensione dello scopo di un atto motorio, anche quando esso non è completamente visibile e quindi il suo scopo finale può solo essere inferito.

Alcune azioni dirette su oggetti sono caratteristicamente accompagnate da un rumore. Manipolare un mazzo di chiavi produce un rumore tipico, dal quale è possibile riconoscere l'azione anche senza vederla. Un recente studio ha chiarito i meccanismi nervosi alla base della capacità di riconoscere le azioni dal loro rumore tipico. I neuroni specchio dell'area F5 della scimmia sono stati registrati durante 4 differenti condizioni sperimentali: quando la scimmia eseguiva atti motori rumorosi (ad es. rompere una nocciolina); quando la scimmia vedeva e sentiva l'atto motorio eseguito dallo sperimentatore; e infine quando la scimmia vedeva soltanto o udiva soltanto lo stesso atto motorio. I risultati hanno dimostrato che una consistente percentuale di neuroni specchio si attivano sia quando la scimmia esegue l'atto motorio, sia quando la scimmia ne ascolta il rumore o osserva lo stesso atto motorio in assenza del rumore caratteristico. Questi neuroni sono stati definiti "neuroni specchio audio-visivi" (Kohler et al. 2002). Questi dati dimostrano che il sistema dei neuroni specchio, mappando gli atti motori osservati o ascoltati sugli stessi circuiti nervosi che ne controllano l'esecuzione, mette in essere delle simulazioni motorie che vengono utilizzate non solo per il controllo esecutivo, ma anche per comprenderne il significato di questi atti motori, indipendentemente dalla modalità sensoriale (visiva o acustica) con cui ne facciamo esperienza.

Paragonando le risposte dei neuroni specchio motori e parietali ci si accorge che, in entrambi i casi, tali neuroni si attivano all'osservazione di atti motori. Tuttavia questi atti motori (ad es. l'afferramento) nella vita quotidiana dei primati sono parte di *azioni*, cioè sequenze più complesse dotate di uno scopo finale. Spesso, inoltre, lo stesso atto motorio può appartenere ad azioni differenti. Ad esempio si può afferrare del cibo per mangiarlo o per metterlo in un contenitore. Il primo atto motorio di entrambe le azioni è identico, mentre lo scopo finale delle due azioni è differente. Recentemente si è voluto investigare se l'attivazione dei neuroni specchio parietali ottenuta mentre la scimmia osserva degli atti motori di afferramento può essere influenzata dal fatto che questi atti motori siano inseriti in azioni con scopo diverso. I risultati hanno mostrato che la maggior parte dei neuroni specchio parietali risponde in maniera differente all'osservazione dell'afferramento di un oggetto quando questo precede l'atto di portarlo alla bocca rispetto a quando esso precede l'atto di porlo in un contenitore (Fogassi et al. 2005). Ciò significa che la risposta del neurone specchio predice ciò che verrà fatto successivamente dall'agente. Queste osservazioni suggeriscono che i neuroni specchio possano giocare un ruolo importante non solo nella comprensione delle azioni, ma anche nel riconoscimento dell'intenzione dell'agente che le ha promosse.

Nei Primati i gesti facciali rivestono un ruolo molto importante nel convogliare messaggi con valenza sociale. Per esempio nei gruppi sociali delle scimmie se un individuo vede un conspecifico eseguire azioni ingestive, il riconoscimento di queste

azioni può essere un segnale rilevante che determina nell'osservatore l'inizio di un comportamento analogo. L'esempio più immediato è però sicuramente quello che fa riferimento all'uso dei gesti facciali per la comunicazione inter-individuale. Questi gesti nei Primati hanno spesso forti connotati emozionali (minaccia, paura, ecc.), ma possono essere funzionali anche ad intrecciare relazioni tra due individui. Quest'ultimo aspetto può essere stato determinante nell'evoluzione di quel sofisticato sistema comunicativo che è il linguaggio umano.

Quanto detto fa pensare che per riconoscere i gesti oro-facciali sia necessario un sistema neurale con caratteristiche simili a quelle descritte nei paragrafi precedenti per quanto riguarda le azioni manuali, e cioè un sistema specchio per le azioni oro-facciali. La presenza di un siffatto sistema è in effetti stata dimostrata nella porzione più laterale dell'area F5. Questo settore ha una predominanza di neuroni motori che si attivano durante l'esecuzione di atti motori della bocca. La stimolazione elettrica intracorticale del settore laterale di F5 evoca movimenti delle labbra e della lingua. All'interno di questa regione motoria della bocca si trovano anche neuroni specchio che si attivano quando la scimmia osserva gesti oro-facciali eseguiti da un altro individuo. I gesti efficaci nell'attivare questi neuroni sono per la maggior parte ingestivi, cioè correlati alla presa di possesso ed ingestione di cibo, ma una percentuale significativa è rappresentata anche da gesti comunicativi. I neuroni con queste caratteristiche sono stati chiamati "neuroni specchio della bocca" (Ferrari et al. 2003b).

Le azioni osservate che determinano la risposta dei neuroni specchio ingestivi sono in genere l'afferramento con la bocca, lo spezzamento coi denti, il succhiamento e il leccamento. Questi neuroni mostrano la stessa specificità dei neuroni specchio della mano, che si riscontrano in maggior percentuale nella porzione mediale di F5. Come per i neuroni specchio della mano, nella maggior parte dei neuroni specchio ingestivi vi è un'ottima congruenza tra il gesto osservato e il gesto eseguito che attivano il neurone.

I neuroni specchio "comunicativi" che, come già detto, rappresentano una minor percentuale dei neuroni specchio della bocca, rispondono quando la scimmia osserva gesti comunicativi eseguiti con le labbra, con la lingua o con entrambi gli effettori. Si tratta in genere di gesti di tipo affiliativo, che esprimono cioè un invito rivolto a un conspecifico ad entrare in relazione. Tra questi gesti vi è il cosiddetto "lipsmacking", prodotto dall'alternarsi di piccoli movimenti di apertura e chiusura della bocca, accompagnati da movimenti di protrusione e ritrazione della lingua. Questo gesto è spesso usato tra due scimmie come invito a entrare in relazione e, eventualmente, a iniziare una sessione di "grooming", una caratteristica attività sociale finalizzata alla rimozione di parassiti. Non sono stati rinvenuti neuroni specchio comunicativi attivati dall'osservazione di gesti di minaccia, di rabbia o di paura, cioè gesti a maggior contenuto emozionale. I neuroni specchio comunicativi inoltre non si attivano all'osservazione di gesti ingestivi. La risposta motoria di questi neuroni comunicativi è più complessa: si attivano durante la produzione da parte della scimmia di gesti comunicativi, ma rispondono anche durante la produzione di gesti ingestivi. Tuttavia questi ultimi sono sempre motoricamente simili al gesto comunicativo che, quando osservato, è efficace nel determinare la risposta visiva del neurone. Per esempio un neurone che risponde all'osservazione del lipsmacking risponde anche quando la scimmia esegue un'azione di succhiamento. In entrambi i gesti vi è

un'alternanza tra i movimenti di apertura e chiusura della bocca e tra i movimenti di protrusione e ritrazione della lingua.

Diverse considerazioni evidenziano l'importanza dei neuroni specchio della bocca, presenti in un'area che controlla movimenti della bocca, per una comprensione dell'evoluzione del linguaggio (Rizzolatti e Arbib 1998). L'area F5 è considerata omologa all'area di Broca dell'uomo che, come è noto dagli studi classici, controlla la produzione del linguaggio. La stimolazione elettrica superficiale dell'area F5 laterale provoca la contrazione dei muscoli laringei. D'altro canto nell'uomo è stato dimostrato che l'area di Broca, che occupa la parte posteriore del giro frontale inferiore, si attiva durante l'osservazione di azioni della mano e di azioni della bocca, queste ultime sia di tipo ingestivo che comunicativo. I dati attualmente a nostra disposizione fanno pensare che il sistema ingestivo, controllato dalle aree motorie ventrali, si sia potuto evolvere nel sistema comunicativo. E' da ricordare che MacNeilage (1998) ha proposto che l'alternanza dei movimenti di chiusura e apertura della bocca potrebbe essere all'origine del meccanismo di produzione delle sillabe, attraverso dei prototipi, come il lipsmacking, che, inizialmente usati con significato ingestivo, subirono un processo di ritualizzazione che avrebbe trasformato il loro significato da ingestivo in comunicativo (Van Hoof 1967). Questa transizione sembra essere testimoniata dai neuroni specchio comunicativi, che sono attivati visivamente da un gesto comunicativo, ma dal punto di vista motorio rispondono ancora a gesti ingestivi.

I neuroni specchio comunicativi possono essere importanti per comprendere l'evoluzione del linguaggio in quanto sono filogeneticamente i primi neuroni con significato comunicativo che appaiono nella corteccia laterale. Classicamente, infatti, il controllo della vocalizzazione è attribuito alla corteccia mesiale, ma riguarda soprattutto una produzione vocale i cui messaggi sono rivolti al gruppo, prodotti in modo istintivo e caratterizzati da una forte coloritura emozionale. Con i neuroni specchio comunicativi invece si assiste alla comparsa nella corteccia laterale di neuroni che mediano il controllo volontario di gesti con significato affiliativo, importanti soprattutto per la comunicazione inter-individuale.

L'importanza dei neuroni specchio nella cognizione sociale ha trovato un'ulteriore conferma dalla scoperta dell'esistenza di un analogo sistema specchio anche nell'uomo. La prima dimostrazione dell'esistenza del sistema specchio nell'uomo è venuta da un esperimento di stimolazione magnetica transcranica (TMS). La TMS permette, mediante l'applicazione di uno stimolo magnetico sulla regione frontale della testa di un soggetto, di evocare delle risposte muscolari registrabili a livello periferico mediante elettromiografia. In questo studio (Fadiga et al. 1995), i partecipanti venivano istruiti ad osservare atti motori (un mano che afferra degli oggetti) eseguiti da uno sperimentatore. Durante l'osservazione, uno stimolo magnetico di bassa intensità veniva somministrato in corrispondenza dell'area di rappresentazione dei movimenti della mano nell'area motoria primaria. L'esperimento ha dimostrato che la risposta elettromiografica registrata da alcuni muscoli della mano era molto più ampia quando il soggetto osservava gli atti di afferramento rispetto a quando era a riposo o quando osservava semplicemente degli oggetti. Ciò significa che l'osservazione di un'atto motorio eseguito dalla mano di un altro individuo attiva le regioni motorie dell'osservatore, aumentandone la responsività allo stimolo magnetico. E' interessante notare che le risposte muscolari facilitate si ottenevano

in maniera specifica da quegli stessi muscoli che il soggetto attivava quando doveva a sua volta *eseguire* le azioni osservate. Ciò dimostra che il sistema motorio mappa in modo specifico le azioni osservate sul repertorio di azioni potenzialmente eseguibili dall'osservatore.

La localizzazione anatomica del sistema specchio nell'uomo è stata rivelata mediante le tecniche della tomografia ad emissione di positroni (PET) e della risonanza magnetica funzionale (fMRI), che permettono di rivelare la distribuzione differenziale del flusso sanguigno cerebrale durante l'esecuzione di compiti sensoriali-percettivi, motori, o cognitivi. Le aree coinvolte in uno specifico compito hanno un metabolismo maggiore e quindi richiamano una maggiore quantità di sangue. Studi iniziali hanno mostrato che durante l'osservazione di differenti atti motori di prensione con la mano si ha un'attivazione delle aree 44 e 45 di Brodmann, del lobulo parietale inferiore, e della regione del STS (per una rassegna, vedi Rizzolatti e Craighero 2004; Rizzolatti e Sinigaglia 2006). Questo circuito corticale corrisponde approssimativamente a quello dei neuroni specchio nella scimmia. I risultati di un recente studio fMRI (Buccino e coll. 2001) hanno mostrato che l'osservazione di azioni eseguite da diversi effettori come bocca, mano e piede, determina un'attivazione somatotopicamente organizzata della corteccia premotoria. Durante l'osservazione delle azioni eseguite dalla bocca si ha un'attivazione bilaterale della corteccia premotoria ventrale (corrispondente all'area 6 di Brodmann) e un'attivazione dell'area di Broca. Durante l'osservazione di azioni compiute con la mano invece, oltre all'attivazione dell'area di Broca si osserva un'attivazione dell'area 6 in una posizione più dorsale rispetto a quella attivata dalla bocca. Infine, l'osservazione di azioni eseguite con il piede evoca un'attivazione dell'area 6 dorsale. Lo studio ha anche mostrato come nell'uomo, a differenza dalla scimmia, anche l'osservazione di pantomime senza oggetto induce l'attivazione del sistema specchio. Ogni volta che osserviamo azioni eseguite con diversi effettori si determina quindi una diversa attivazione di settori specifici della nostra corteccia premotoria. Questi settori corticali premotori sono gli stessi che si attivano quando eseguiamo le stesse azioni. Ciò equivale a dire che ogni volta che osserviamo le azioni altrui il nostro sistema motorio "risuona" assieme a quello dell'agente osservato.

Un recente studio fMRI (Buccino e coll. 2004) ha dimostrato come anche nell'uomo il sistema specchio non sia confinato alle azioni transitive su oggetti ma coinvolga anche azioni facciali comunicative. In questo studio i partecipanti osservavano filmati (senza sonoro) in cui azioni bucco-facciali venivano eseguite rispettivamente da uomini, scimmie e cani. Le azioni osservate erano transitive (un uomo, una scimmia o un cane mordono del cibo) ed comunicative (un uomo muove le labbra per parlare, una scimmia esegue il lipsmacking, un cane abbaia). I risultati hanno mostrato che l'osservazione di tutte le azioni transitive (indipendentemente dalla specie di attore osservato) attiva il sistema specchio comprendente la corteccia premotoria ventrale e la corteccia parietale posteriore. L'osservazione di azioni comunicative induce l'attivazione di regioni corticali diverse al variare della specie animale dell'attore. L'osservazione del parlare attiva la parte premotoria della regione di Broca. L'osservazione del lipsmacking della scimmia attiva una porzione più ristretta della stessa regione, bilateralmente. Infine, l'osservazione del cane che abbaia attiva esclusivamente le aree visive. L'osservazione di azioni comunicative che appartengono al repertorio comportamentale umano, oppure che non se ne discostano molto come nel caso della scimmia, inducono l'attivazione di regioni del sistema motorio

dell'osservatore che mediano l'esecuzione di quelle stesse azioni o di azioni analoghe. Azioni comunicative che invece esulano dal repertorio comportamentale umano (come abbaiare) sono mappate e quindi categorizzate sulla base delle caratteristiche percettive visive, senza indurre alcun fenomeno di risonanza motoria nel cervello dell'osservatore. Un altro recente esperimento fMRI (Calvo-Merino et al. 2005) ha evidenziato il ruolo del repertorio motorio dell'osservatore per l'attivazione del sistema specchio. Lo studio è stato condotto su due gruppi di danzatori professionisti: ballerini esperti di Capoeira, una danza brasiliana, e ballerini esperti di danza classica. Ai due gruppi venivano mostrati filmati di entrambi gli stili di danza. I risultati hanno mostrato che il sistema specchio si attivava maggiormente quando i soggetti osservarono i filmati che mostravano lo stile di danza di cui erano esperti. Numerosi altri studi hanno mostrato anche che il sistema specchio nell'uomo è alla base sia dell'imitazione di semplici movimenti che dell'apprendimento imitativo di complesse sequenze motorie, come ad esempio imparare gli accordi di una chitarra (Buccino et al. 2004).

Abbiamo visto che i neuroni specchio possono mediare una comprensione diretta ed implicita del significato delle azioni altrui (Gallese et al. 1996; Rizzolatti et al. 1996), configurandosi come il correlato neurale di un meccanismo di simulazione (Gallese e Goldman 1998; Gallese 2006). Un recente studio fMRI (Iacoboni et al. 2005) sembra suggerire che nell'uomo il sistema specchio possa essere alla base anche della comprensione delle intenzioni alla base delle azioni altrui. In questo studio i soggetti dovevano osservare tre generi di sequenze filmate che illustravano: azioni manuali di afferramento di una tazza senza un contesto, solo contesto (due scene contenenti oggetti disposti su di una tavola che suggerivano il contesto di una colazione da cominciare o già ultimata), e azioni manuali di afferramento della stessa tazza all'interno dei due diversi contesti. Nell'ultima condizione il contesto suggeriva quale diversa intenzione potesse essere associata all'azione di afferramento della tazza (rispettivamente, per bere o per sprecchiare la tavola). L'osservazione delle azioni all'interno del proprio contesto rispetto alle altre due condizioni, ha determinato un significativo incremento dell'attività della parte posteriore del giro frontale inferiore e del settore adiacente della corteccia premotoria ventrale dove sono rappresentate le azioni manuali. Ciò dimostra che le aree premotorie dotate di proprietà caratteristiche dei neuroni-specchio - aree cioè che si attivano sia durante l'esecuzione che l'osservazione di un atto motorio sono coinvolte anche nella comprensione del "perché" dell'azione, cioè dell'intenzione che l'ha promossa, verosimilmente utilizzando un meccanismo neurofisiologico non dissimile da quello scoperto da Fogassi et al. (2005) nei neuroni specchio parietali della scimmia. Un altro risultato interessante dello studio di Iacoboni et al. (2005) è che le aree-specchio premotorie si attivano indipendentemente dal fatto che i soggetti debbano o meno determinare esplicitamente l'intenzione delle azioni osservate. Ciò significa che - almeno per semplici azioni come quelle oggetto di questo studio - l'attribuzione di intenzioni si verifica automaticamente ed è messa in moto dall'attivazione obbligatoria di un meccanismo di simulazione incarnata.

Una facoltà cognitiva peculiare della nostra specie è sicuramente quella linguistica. Nonostante lo studio dei processi di comunicazione verbale siano stati per decenni oggetto esclusivo della linguistica, negli ultimi anni le tecniche di neuroimmagine sono state sempre più utilizzate nel tentativo di localizzare le aree cerebrali del linguaggio umano. In

aggiunta a ciò, la scoperta dei neuroni specchio fornisce un'ulteriore elemento utile a comprenderne i meccanismi neurofisiologici. Lo studio del linguaggio può essere affrontato quantomeno da due prospettive principali. Da un lato l'aspetto semantico-sintattico-lessicale, dall'altro quello fonetico-fonologico. La differenza tra i due approcci potrebbe essere così esemplificata: mediante il primo, l'interesse è rivolto a comprendere come le parole e le frasi che formano il linguaggio sono in grado di evocare nell'ascoltatore le rappresentazioni richiamate dal parlante (la frase "afferrare una mela" è diversa da "prendere una mela" relativamente all'azione evocata). Mediante il secondo, si affronta il problema della trasmissione dell'informazione che permette la comprensione della singola parola, indipendentemente dalla presenza di significato. I neuroni specchio si collocano in questo quadro di riferimento per due ragioni: da un lato, l'omologia citoarchitettonica tra alcuni settori dell'area F5 della scimmia e l'area di Broca dell'uomo (la regione del giro frontale inferiore considerata il centro motorio del linguaggio), dall'altro, l'esistenza di neuroni specchio audio-visivi, prodotta o ascoltata. Una nutrita serie di evidenze sperimentali suggerisce lo stretto collegamento tra sistema dei neuroni specchio e semantica del linguaggio, in particolare per quanto attiene ai verbi di azione (per una rassegna, si veda Rizzolatti e Craighero, 2004).

Un'ulteriore ragione di interesse nasce dalla teoria motoria della percezione del linguaggio parlato, originariamente formulata dall'americano Alvin Liberman (Liberman e Mattingly, 1985). Questa teoria afferma che i costituenti ultimi del linguaggio parlato non sono i suoni, ma i gesti articolatori, che si sono evoluti appositamente al servizio del linguaggio: il linguaggio parlato viene quindi percepito confrontando tali gesti articolatori (automaticamente estratti dal materiale ascoltato) con il repertorio motorio dell'ascoltatore. Questi elementi non necessitano di una traduzione fonologica in quanto sono fonetici di per sé. Inoltre, in tal modo, i processi di percezione e produzione del linguaggio utilizzerebbero il medesimo repertorio di primitive motorie che è alla base della generazione dei gesti articolatori durante la produzione e che verrebbe attivato nell'ascoltatore da un processo di "risonanza motoria" durante la percezione. Questa teoria, nonostante sia per molti versi affascinante, è stata finora considerata troppo speculativa e carente di evidenze sperimentali. L'ipotesi interpretativa suscitata dalla scoperta dei neuroni specchio afferma che le azioni altrui possono essere riconosciute da un osservatore in quanto l'agente e l'osservatore condividono il medesimo repertorio motorio. Appare plausibile, quindi, che la risonanza motoria (evocata visivamente) nel caso del sistema mirror e la risonanza motoria (evocata acusticamente) postulata essere alla base della teoria motoria della percezione del linguaggio, potrebbero condividere meccanismi simili. Quello che differenzerebbe quindi questi due tipi di "risonanza motoria" sarebbe solo la modalità sensoriale che evoca nell'osservatore o nell'ascoltatore le rappresentazioni motorie che egli utilizzerebbe per determinare gli stessi effetti.

La predizione diretta della teoria motoria della percezione del linguaggio è che affinché si verifichi una comunicazione verbale è necessario che, allo stesso tempo, sia nel parlante che nell'ascoltatore si attivino le medesime rappresentazioni motorie rilevanti fonologicamente. Un recente esperimento (Fadiga *et al.*, 2002) ha dimostrato che durante l'ascolto di materiale verbale, i potenziali motori evocati nei muscoli della lingua dalla stimolazione magnetica transcranica della rappresentazione motoria corticale della lingua, vengono modulati in modo specifico dall'ascolto di stimoli verbali: quando le parole



ascoltate richiederebbero, se pronunciate, un rilevante coinvolgimento dei muscoli della lingua, i potenziali motori evocati aumentano in modo significativamente maggiore rispetto a quando gli stimoli verbali ascoltati non possiedono questa caratteristica (ad esempio 'birra' verso 'baffo'). Inoltre, stimoli verbali con significato evocano una facilitazione maggiore di quelli sprovvisti di significato, sia pure fonologicamente regolari per la lingua italiana (ad esempio 'birra' verso 'burra'). Nonostante questi dati non dimostrino di per sé che il sistema dei neuroni specchio costituisce il substrato nervoso per la percezione del linguaggio, essi dimostrano l'esistenza di un coinvolgimento del sistema motorio ad accompagnarne l'ascolto. Sono attualmente in corso vari esperimenti per verificare l'ipotesi secondo cui la facilitazione motoria indotta dall'ascolto di linguaggio sia finalizzata alla percezione (così come predetto dalla teoria motoria della percezione del linguaggio) e non rappresenti un mero epifenomeno.

### Bibliografia

- Buccino, G., Binkofski, F., Fink, G.R., Fadiga, L., Fogassi, L., Gallese, V., Seitz, R.J., Zilles, K., Rizzolatti, G., & Freund, H.-J. (2001). Action observation activates premotor and parietal areas in a somatotopic manner: an fMRI study. *European Journal of Neuroscience*, 13, 400-404.
- Buccino, G., Lui, F., Canessa, N., Patteri, I., Lagravinese, G., Benuzzi, F., Porro, C.A., and Rizzolatti, G. (2004a) Neural circuits involved in the recognition of actions performed by nonconspecifics: An fMRI study. *J Cogn. Neurosci.* 16: 114-126.
- Calvo-Merino B, Glaser DE, Grezes J, Passingham RE, Haggard P (2005). Action observation and acquired motor skills: an FMRI study with expert dancers. *Cerebral Cortex*, 15:1243-9.
- di Pellegrino G., Fadiga L., Fogassi L., Gallese V., Rizzolatti G. (1992) Understanding motor events: a neurophysiological study. *Exp. Brain Res.* 91: 176-180.
- Fadiga L, Craighero L, Buccino G, Rizzolatti G (2002) Speech listening specifically modulates the excitability of tongue muscles: a TMS study. *European Journal of Neuroscience*;15:399-402.
- Fadiga, L., Fogassi, L., Pavesi, G. and Rizzolatti, G. (1995) Motor facilitation during action observation: a magnetic stimulation study. *J Neurophysiol.* 73: 2608-2611.
- Ferrari P.F., Gregoriou G., Rozzi S., Pagliara G., Rizzolatti G., Fogassi L. (2003a) Functional organization of the inferior parietal lobule of the macaque monkey. *Society for Neuroscience Abstracts Program No. 919.7.*
- Ferrari P.F., Gallese V., Rizzolatti G., and Fogassi L. (2003b) Mirror neurons responding to the observation of ingestive and communicative mouth actions in the monkey ventral premotor cortex. *European Journal of Neuroscience* 17: 1703-1714.
- Fogassi, L., Ferrari, P.F., Gesierich, B., Rozzi, S., Chersi, F. and Rizzolatti, G. (2005) Parietal lobe: From action organization to intention understanding. *Science* 302: 662-667.
- Gallese, V. (2006) Intentional attunement: A neurophysiological perspective on social cognition. *Brain Res. Cog. Brain Res.*, 1079: 15-24.

- Gallese, V. and Goldman, A. (1998) Mirror neurons and the simulation theory of mind-reading. *Trends in Cognitive Sciences*: 12; 493-501.
- Gallese V, Keysers C, Rizzolatti G (2004). A unifying view of the basis of social cognition. *Trends Cognitive Sciences*, 8 : 396-403.
- Gallese, V., Fadiga, L., Fogassi, L. and Rizzolatti, (1996) G. Action recognition in the premotor cortex. *Brain* 119: 593-609.
- Gallese, V., Fogassi, L., Fadiga, L., and Rizzolatti, G. (2002). Action representation and the inferior parietal lobule. In W. Prinz, & B. Hommel (Eds.), *Attention & Performance XIX. Common mechanisms in perception and action* (pp. 334-355). Oxford, U.K.: Oxford University Press.
- Hyvärinen, J. (1982). Posterior parietal lobe of the primate brain. *Physiological Review* 62, 1060-1129.
- Jellema T, Baker CI, Oram MW, Perrett DI. (2002). Cell populations in the banks of the superior temporal sulcus of the macaque monkey and imitation. In *The imitative mind. Development, evolution and brain bases*, ed., AN Melzoff, W Prinz. Cambridge: Cambridge University Press.
- Kohler E, Keysers C, Umiltà MA, Fogassi L, Gallese V, Rizzolatti G (2002). Hearing Sounds, Understanding Actions: Action Representation in Mirror Neurons. *Science*, 297: 846-48.
- Liberman AM and Mattingly IG (1985) The motor theory of speech perception revised. *Cognition*;21:1-36.
- MacNeilage, P. F. (1998) The frame/content theory of evolution of speech production. *Behavioral and Brain Sciences* 21: 499–546.
- Mountcastle, V.B., Lynch, J.C., Georgopoulos, A., Sakata, H., and Acuna, C. (1975). Posterior parietal association cortex of the monkey: command functions for operations within extrapersonal space. *J. Neurophysiol.* 38, 871–908.
- Rizzolatti G., Arbib M.A. (1998). Language within our grasp. *Trends in Neuroscience*, 21:188-94.
- Rizzolatti, G. and Craighero, L. (2004) The mirror neuron system. *Ann. Rev. Neurosci.* 27: 169-192.
- Rizzolatti, G. e Sinigaglia, C. (2006) *So quel che fai. Il cervello che agisce e i neuroni specchio*. Cortina.
- Rizzolatti, G., Fadiga, L., Gallese, V. and Fogassi, L. (1996) Premotor cortex and the recognition of motor actions. *Cog. Brain Res.*, 3: 131-141.
- Umiltà MA, Kohler E, Gallese V et al. (2001). "I know what you are doing": A neurophysiological study. *Neuron*, 32: 91-101.
- Van Hoof J. (1967). The facial displays of the catarrhine monkeys and apes. In D Morris, ed. *Primate Ethology*, pp.7-68. Weidenfield & Nicolson, London.