



**UNIVERSITÀ
DI PARMA**

DIPARTIMENTO DI MEDICINA E CHIRURGIA

**CORSO DI LAUREA MAGISTRALE IN PSICOBIOLOGIA E NEUROSCIENZE
COGNITIVE**

**FILOGENESI, ONTOGENESI E ANATOMO-FISIOLOGIA
DEL CERVELLO SOCIALE UMANO**

Relatore:

Chiar.mo Prof. LEONARDO FOGASSI

Controrelatore:

Chiar.mo Dott. CLAUDIO BASILE

Laureando:

ALBERTO LA ROSA

ANNO ACCADEMICO 2022 – 2023

È bene sfregare e lucidare il nostro cervello con quello degli altri.

Michel De Montaigne

ABSTRACT

La vita quotidiana dell'uomo del XXI secolo ruota attorno al lavoro, alle scuole, agli ospedali, al supermercato, al cinema, allo sport. Il presente elaborato si sofferma ad analizzare la peculiarità umana che ha permesso tali invenzioni: la socialità.

Si esordirà con un'indagine di carattere filogenetico, compresa una disamina delle dinamiche sociali e comunicative dei nostri parenti più prossimi, al fine di ricostruire le tappe evolutive che hanno condotto l'homo sapiens verso ciò che Edward O. Wilson ha definito "eusocialità".

Tale ricostruzione culminerà con l'analisi dei modi e dei motivi per cui il cervello umano si è evoluto nel corso della sua storia, fino ad arrivare all'organo oggi accuratamente studiato dalle neuroscienze. Si procederà poi ad un vaglio della letteratura scientifica relativa ai substrati neurofisiologici soggiacenti all'intersoggettività, incentrando l'attenzione su neuroni e sistemi di tipo mirror, i quali consentono di comprendere le azioni altrui attraverso un meccanismo di risonanza motoria. Infine, verranno esaminati alcuni aspetti ontogenetici che sottolineano, ancora una volta, come la socialità rappresenti un elemento essenziale della natura umana.

INDICE

INTRODUZIONE	5
1. FILOGENESI DELLE RELAZIONI SOCIALI UMANE	7
1.1. Le relazioni sociali e la comunicazione nelle grandi scimmie	7
1.1.1. Legami e sistema sociale nelle scimmie antropomorfe	7
1.1.2. Comunicazione intenzionale e studi sul gesto deittico nelle grandi scimmie.	10
1.2. Perché l'uomo?	17
1.2.1. Una specie "fortunata": i preadattamenti utili all'emergenza dell'eusocialità umana.....	19
1.2.2. Come e perché si è evoluto il cervello umano: la social brain hypothesis	27
2. ANATOMO-FISIOLOGIA DEL CERVELLO SOCIALE: NEURONI, CIRCUITI E MECCANISMI DI TIPO MIRROR	32
2.1. Dalle teorie della teoria della mente alla teoria della simulazione incarnata.....	32
2.2. Neuroni e sistemi mirror	36
2.2.1. Il circuito di matching parieto-frontale.....	43
2.2.2. Il sistema mirror nell'uomo	49
2.2.3. Un meccanismo di tipo mirror per il riconoscimento e la comprensione delle emozioni.....	56
3. ASPETTI ONTOGENETICI DELL'INTERSOGGETTIVITA'	65
3.1. Il sistema mirror nel bambino	69
3.2. Neotenia, ontogenesi della capacità comunicativa e linguistica, apprendimento socioculturale e imitazione	73
CONCLUSIONI	83
BIBLIOGRAFIA	85

INTRODUZIONE

L'ambiente umano è un ambiente sociale. Stati, governi, scuole, squadre sportive. Attraverso una raffinata capacità di interagire e collaborare con i propri conspecifici, l'uomo ha dato vita al proprio sistema sociale e culturale.

Il presente elaborato ha lo scopo di mostrare come la socialità costituisca un tratto distintivo, fondante e fondamentale dell'essere umano.

La complessità del sistema sociale umano solleva interessanti quesiti: da dove nasce questa complessità e perché riguarda unicamente la nostra specie? Da dove derivano le spiccate abilità sociali umane? Quali passaggi fondamentali hanno contribuito allo sviluppo di meccanismi relazionali e comunicativi così sofisticati? Nel primo capitolo si cercherà di dare risposta a queste domande, attraverso un'indagine filogenetica. Innanzitutto, si analizzeranno le capacità comunicative delle scimmie antropomorfe, con un occhio di riguardo verso la gestualità deittica. Successivamente, si esaminerà il percorso evolutivo che ha condotto l'uomo verso ciò che Edward Wilson definisce "eusocialità", scrutando i motivi e le modalità attraverso cui il contesto evolutivo ha condotto ad un cervello sociale.

Nel secondo capitolo ci si immergerà nella letteratura scientifica relativa a neuroni, circuiti e meccanismi di tipo mirror, palesando come i substrati neurofisiologici riflettano la tendenza umana ad interpretare il mondo con una costante chiave sociale. Una prima parte sarà dedicata alla presentazione della relativa cornice teorica, incentrata sui modelli di tipo "teoria della teoria" e sulla teoria della simulazione incarnata o embodied cognition. In una seconda parte il focus si sposterà sulle caratteristiche dei neuroni specchio, una categoria cellulare che si attiva sia durante l'esecuzione di atti motori finalizzati sia durante l'osservazione dei medesimi eseguiti da altri. Infine, si procederà ad indagare il sistema di rispecchiamento umano, attraverso

cui giungiamo ad un'immediata, implicita e automatica comprensione delle azioni e delle emozioni altrui.

Il capitolo conclusivo conterà di due parti. Nella prima verranno esposti gli aspetti ontogenetici dell'intersoggettività, rivolgendo un'attenzione particolare al sistema mirror nel bambino. Nella seconda si intrecceranno alcuni temi al fine di illustrare il percorso che, dal bambino all'uomo, conduce alla complessità e alla ricchezza comunicativa e socioculturale umana. Dopo un breve accenno al fenomeno della neotenia, si illustrerà il percorso ontogenetico attraverso cui il bambino passa da una modalità comunicativa gestuale ad una principalmente linguistica, giungendo infine alla tematica dell'apprendimento sociale e dell'imitazione, mediata dal sistema mirror.

1. FILOGENESI DELLE RELAZIONI SOCIALI UMANE

1.1. Le relazioni sociali e la comunicazione nelle grandi scimmie

Prima di addentrarci nell'analisi delle relazioni sociali umane, è opportuno esaminare gli aspetti più rilevanti dei legami e della comunicazione nelle specie di primati filogeneticamente più vicine all'uomo, ovvero le grandi scimmie.

Due premesse risultano utili in questo contesto. In primo luogo, i primati non umani sono rappresentati per lo più da specie sociali in cui gli individui ricercano in modo attivo e assiduo l'interazione con i conspecifici, dimostrando una propensione alla formazione di relazioni sociali e alla cooperazione all'interno del gruppo. In secondo luogo, la natura sociale delle grandi scimmie è intrisa di ricchezza comunicativa, rappresentata in primis da un repertorio gestuale sfruttato con notevole flessibilità.

1.1.1. Legami e sistema sociale nelle scimmie antropomorfe

Il sistema sociale dei primati varia molto a seconda della specie. Prendiamo in considerazione gli scimpanzè. La loro società è del tipo *fission-fusion*: essi vivono all'interno di una comunità, ma si dividono spesso in gruppi più piccoli che variano regolarmente in dimensione e composizione (*Figura 1*). Questa strategia si rivela utile per diminuire i costi associati al vivere in gruppi numerosi (Lehmann, Korstjens & Dunbar, 2007). Sistemi sociali del genere sono tipici di specie animali con neocortece piuttosto sviluppate, ad esempio elefanti, scimmie-ragno, delfini e iene (*ibidem*).

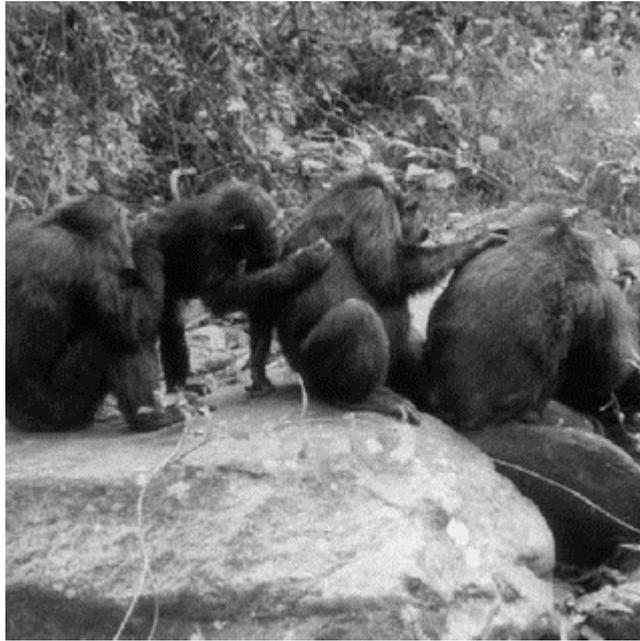


Figura 1. Temporaneo sottogruppo di una tipica società fission-fusion di scimpanzè nelle montagne Mahale. Fotografia di David Watts, in "Recent developments in the study of wild chimpanzee behavior" (Mitani, Watts & Muller, 2002).

In uno studio pubblicato nel 2009, attraverso una raccolta dati durata circa 10 anni, Mitani è giunto alla conclusione che gli scimpanzè maschi instaurano legami sociali a lungo termine, i quali sono influenzati dal rapporto di parentela e dal rango di dominanza sociale; un parametro esemplare in questo senso è rappresentato dalla qualità del *grooming* (pulizia reciproca come forma di interazione sociale): fratelli e maschi dello stesso rango sociale mostrano un grooming reciproco più equo.

I legami sociali tra scimpanzè sono anche caratterizzati da momenti di riconciliazione a seguito di litigi e conflitti. Tali interazioni assolvono ad una funzione omeostatica, in quanto permettono di gestire il livello di tensione sociale, e sono costituite da tocchi, vocalizzazioni di sottomissione, abbracci, hold-out-hand, baci, grooming. Quando i conflitti coinvolgono due maschi, può accadere - soprattutto quando i rapporti di dominanza sono instabili - che una femmina adulta intervenga fungendo da mediatrice (De Waal & van Roosmalen, 1979).

In generale, la formazione di legami sociali nei primati non umani contribuisce in vari modi ad aumentare la fitness (in biologia, intesa come successo riproduttivo individuale). Ad esempio: alleanze a lungo termine in femmine di babbuini, macachi e cercopitechi verdi aiutano ad acquisire e mantenere il rango sociale; alleanze reciproche tra maschi di scimpanzè permettono di competere a livelli migliori con i maschi di altri gruppi, incrementando conseguentemente il numero di femmine nel proprio gruppo (le femmine di scimpanzè tendono a migrare, mentre i maschi rimangono nel gruppo natale); o ancora, legami a lungo termine tra maschi e femmine di babbuino garantiscono maggiore protezione alla prole di quest'ultime (Cheney, Seyfarth & Smuts, 1986).

Quanto esposto, unitamente a numerose altre evidenze nella letteratura scientifica, suggerisce che alla base di queste relazioni potrebbe esserci un meccanismo di altruismo reciproco, in cui il comportamento di un individuo nei confronti di un altro è influenzato dalle esperienze passate che li accomunano. Ciò sembra accadere in particolare quando tra due conspecifici non vi sono legami di parentela: un cercopiteco verde è più invogliato ad aiutare un conspecifico se quest'ultimo ha precedentemente interagito con lui tramite il grooming (Seyfarth & Cheney, 1984).

Un altro esempio di altruismo reciproco è rappresentato dalla condivisione della carne, utilizzata come strumento per formare o rafforzare i legami sociali tra scimpanzè maschi, i quali esibiranno più supporto agonistico mutuale (Mitani & Watts, 2001).

1.1.2. Comunicazione intenzionale e studi sul gesto deittico nelle grandi scimmie

Molti degli studi condotti negli ultimi vent'anni suggeriscono, come vedremo, che la comunicazione intenzionale dei primati non umani sia rappresentata dalla gestualità più che dalle vocalizzazioni. Le evidenze osservate a tal proposito si legano anche ad un'ipotesi filogenetica che vede nella comunicazione gestuale il precursore di quella linguistica; questo tema verrà analizzato nell'ultimo capitolo del presente elaborato.

Prendendo in esame il repertorio vocale degli scimpanzè, esso appare costituito da vocalizzazioni specie-specifiche - come il *pant hoot* - che vengono emesse in accordo con determinati stati emotivi di riferimento, seguendo un rapporto filogeneticamente fissato e abbastanza rigido. Oltre a ciò, le vocalizzazioni fungono da rappresentanti di uno stato emotivo individuale, pertanto sono raramente indirizzate ad un altro individuo.

I richiami vocali dei primati, dunque, non presentano un ampio grado di flessibilità nella produzione, essendo vincolati ad una storia evolutiva che li ha portati ad utilizzare la vocalità primariamente in situazioni di urgenza e pericolo, in primis per sfuggire ai predatori.

In aggiunta, l'informazione che i primati non umani ricevono da un conspecifico sembra essere un effetto collaterale: gli individui che emettono l'allarme non lo fanno con il fine di avvertire gli altri (Seyfarth & Cheney, 2003).

Occorre precisare, ad ogni modo, che Crockford et al (2012), hanno condotto una ricerca sul campo, giungendo alla conclusione che gli scimpanzè tendono maggiormente ad emettere richiami d'allarme in presenza di conspecifici ignari del pericolo, piuttosto che consapevoli; ciò suggerisce la presenza di un'intenzione informativa. Il suddetto studio è stato successivamente criticato da Seyfarth e Cheney (2012) per complicità metodologiche e ambiguità.

Nonostante vi siano evidenze che suggeriscono la possibilità di un apprendimento vocale, come nel caso della produzione di vocalizzazioni gruppo-specifiche o simil-dialetti (Crockford et al.,

2004; Mitani et al., 1992), la comunicazione vocale non sembra mostrare caratteristiche di intenzionalità nei primati non umani.

Per quanto concerne la comunicazione gestuale, invece, sono stati effettuati molti studi che ne mostrano il carattere flessibile e intenzionale, mettendo in luce aspetti di funzionamento simili a quelli della comunicazione umana. Come vedremo, il comportamento gestuale delle grandi scimmie, a differenza di quello vocale, implica un controllo reciproco dell'attenzione e aggiustamenti flessibili in base alle risposte del ricevente nei confronti del comunicatore. In particolare, gli scimpanzè tendono a perseverare nell'utilizzo di gesti quando non ottengono una reazione adatta da parte del ricevente, e cambiano gesto se il precedente non si è rivelato efficace (Roberts, Vick & Buchanan-Smith, 2012).

Tale repertorio gestuale viene utilizzato frequentemente, e in riferimento ad attività sociali come il grooming, il gioco o l'allevamento della prole. Byrne e Hobbaiter (2011) hanno compiuto un'analisi sistematica del comportamento gestuale in una popolazione di scimpanzè in natura, giungendo a descrivere 66 tipi di gesti distinti tra loro e utilizzati intenzionalmente. Inoltre, risulta chiara la flessibilità e l'adattabilità a differenti contesti in queste manifestazioni comportamentali: un esempio paradigmatico è l'utilizzo di gesti visually - based verso individui attenti da un lato e, di gesti tattili per catturare l'attenzione di individui distratti dall'altro. Già in precedenza, era stata registrata e analizzata questa sensibilità verso lo stato attenzionale del ricevente, dalla quale scaturiscono determinate sequenze gestuali e non altre (Liebal, Call & Tomasello, 2004). Gli stessi autori mettono in risalto l'esistenza di una struttura intenzionale formata da due livelli: il primo è rappresentato da movimenti intenzionali in cui si esegue solo la prima parte di una sequenza comportamentale che, grazie ad un processo di ritualizzazione, induce una risposta appropriata da parte del ricevente (è il caso di movimenti eseguiti con le braccia o con la testa che indicano una richiesta di gioco); il secondo livello, di pertinenza forse delle sole grandi scimmie, è rappresentato dai richiami dell'attenzione (ad esempio offrire la

schiena per invitare alla pulizia reciproca) che fungono da mezzi simil-referenziali per raggiungere un'intenzione sociale. Inoltre, per ipotizzare un parallelismo con l'uomo, si potrebbe dire che i richiami dell'attenzione delle grandi scimmie assomigliano ai gesti deittici umani, in quanto dirigono l'attenzione del ricevente verso qualcosa di specifico. Tuttavia, a differenza di quanto accade tra i primati non umani, nell'atto dell'additare umano vi è una forte tendenza a seguire la direzione dello sguardo di chi comunica. Alcuni autori hanno voluto indagare più a fondo quest'aspetto, concludendo che gli scimpanzè seguono la direzione geometrica indicata dallo sguardo umano in modo analogo ai bambini prelinguistici (Tomasello, Hare & Agnetta, 1999).

In aggiunta a ciò, Leavens e Hopkins (1998) hanno notato che gli scimpanzè cresciuti dall'uomo tendono ad alternare lo sguardo tra uno sperimentatore e l'oggetto da questi proposto in misura nettamente maggiore rispetto a scimpanzè cresciuti in natura, e a tale comportamento associano vocalizzazioni e gesti, compreso l'indicare (*Figura 2*).



Figura 2. Scimpanzè indica, con tutta la mano, verso una persona che tiene una banana. Fotografia di Lisa A. Reamer..

Gli stessi Leavens e Hopkins hanno approfondito molto questo tema e nel 2005, insieme a Bard, hanno condotto uno studio che conferma la tendenza spontanea, da parte di scimpanzè cresciuti in cattività, ad indicare verso un cibo desiderato e nella maggior parte dei casi non raggiungibile senza l'aiuto dell'umano. Tale gesto viene effettuato spesso con la mano intera, e più raramente puntando solo l'indice (Leavens & Hopkins, 1999). Per questo motivo, potrebbe sembrare un semplice protendersi dell'animale verso un cibo irraggiungibile; tuttavia, l'animale esprime l'additare solo in presenza degli umani, e ciò ne sottolinea l'intenzione comunicativa. È necessario aggiungere che nello studio è stato esaminato anche il comportamento gestuale scimpanzè cresciuti in natura, i quali propendono a non indicare. Dal momento che sia questi individui che quelli cresciuti in cattività sono stati estratti dallo stesso pool genico, la tendenza spontanea al puntamento da parte di questi ultimi risulta evidentemente attribuibile a processi di apprendimento e influenze ambientali che agiscono sullo sviluppo comunicativo.

Questo gesto deittico – che prima si presumeva di pertinenza esclusivamente umana – è stato osservato e analizzato, oltre che negli scimpanzè, anche in alcune scimmie del vecchio e del nuovo mondo, negli oranghi, nei gorilla e nei bonobo (Leavens & Hopkins, 1999).

In aggiunta, alcuni studi si sono focalizzati su specie al di fuori dell'ordine dei primati, tra cui i cani (Miklösi et al., 1998), i quali sembrano avere performance migliori degli scimpanzè nell'utilizzo di gesti comunicativi umani per recuperare degli oggetti (Kirchhofer, Zimmermann, Kaminski & Tomasello, 2012). Tali risultati sembrano essere frutto del processo di domesticazione. Ciononostante, non è chiaro se i cani comprendano l'altruismo insito nel gesto umano o eseguano il comando imperativamente.

Ad ogni modo, ulteriori ricerche hanno evidenziato l'influenza dei fattori metodologici sui risultati: rendendo il compito più adatto alle abilità tipiche degli scimpanzè, sono emersi risultati migliori in relazione alla comprensione dell'additare umano (Hopkins et al., 2013).

In conclusione, Miklósi e Soproni (2005) hanno condotto un'analisi comparativa tra diverse specie per quanto concerne la comprensione del gesto di indicazione umano. Ne è emerso che le foche, i cani e i gatti mostrano ottimi risultati nelle prove con gesti di puntamento prossimali, mentre i delfini sono stati testati solo con gesti distali, ottenendo anch'essi risultati ottimali.

Tornando alle grandi scimmie, successivi studi hanno evidenziato ulteriormente la flessibilità con cui esse utilizzano l'indicazione. Un esempio, in questo senso, è fornito da una ricerca effettuata da Zimmermann et al (2009), in cui si palesa la tendenza di oranghi e bonobo ad additare verso utensili nascosti di cui l'uomo, ignaro del nascondiglio, necessita per recuperare del cibo da dare al primate. Per aumentare la validità della tesi proposta, sono state inserite anche delle condizioni di controllo che hanno dimostrato che l'animale punta quasi esclusivamente quando è necessario.

Sembra pertanto che le grandi scimmie comprendano il significato insito nel puntamento da parte dell'uomo, ma bisogna prendere alcuni elementi in considerazione. Innanzitutto, questa tipologia di gesto si manifesta spesso nell'interazione uomo-scimmia ma non nell'interazione in natura tra conspecifici. Perché? L'additare da parte dell'uomo viene eseguito spesso in senso altruistico e con un ruolo informativo, utile al ricevente della comunicazione. Le scimmie, invece, non sembrano cogliere l'aspetto cooperativo che riveste questo gesto deittico. Come si evince dagli studi precedentemente citati, pare che i primati non umani usufruiscano dell'indicazione in senso imperativo, sfruttando l'altro per perseguire i propri scopi. Il motivo per cui nelle nicchie ecologiche di riferimento questo gesto tende a non essere eseguito risiede nel fatto che le relazioni sociali che si instaurano tra le grandi scimmie non sono caratterizzate da una natura genuinamente altruistica, come accade nell'uomo (nonostante alcune evidenze di gesti altruistici nei confronti di conspecifici o umani, ad esempio in Warneken et al., 2007).

È dunque possibile che le grandi scimmie, nonostante siano capaci di apprendere e utilizzare il gesto del puntamento, non ne colgano le intenzioni comunicative intrinseche. Per confermare

questa ipotesi, Tomasello, Call e Gluckman (1997) hanno messo a confronto bambini tra i due anni e mezzo e i tre anni e scimpanzè e oranghi in un compito in cui bisognava trovare del cibo nascosto con l'aiuto dell'uomo. Il compito era strutturato come segue: uno sperimentatore nascondeva del cibo in uno tra tre contenitori identici, mentre un secondo sperimentatore fungeva da comunicatore, indicando il contenitore giusto al soggetto sperimentale. Mentre la scelta dei bambini ricadeva sempre sull'oggetto contenente il cibo, le scimmie sceglievano un contenitore a caso, mostrando di non comprendere il ruolo informativo del gesto deittico del comunicatore. Tuttavia, introducendo una condizione competitiva, in cui l'uomo cerca di raggiungere il cesto contenente il cibo prima della scimmia, i primati riescono a selezionare il contenitore corretto con facilità e costanza (Hare & Tomasello, 2004). L'apparato sperimentale è mostrato nella *Figura 3*.

Questi risultati sembrano confermare le difficoltà dei primati nella comprensione dei gesti altruistici, evidenziandone invece le sofisticate abilità cognitive in situazioni competitive.

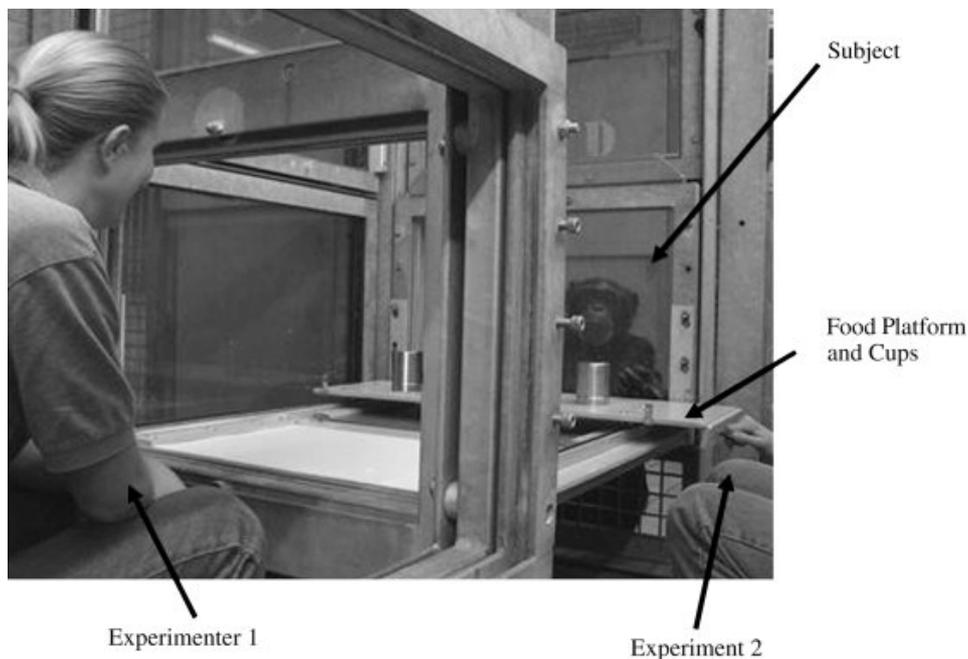


Figura 3. Apparato sperimentale e posizione del soggetto, del partner sociale (competitivo o cooperativo), e dello sperimentatore (Hare e Tomasello, 2004).

Di fatto in situazioni competitive, e in generale in situazioni in cui si può guadagnare egoisticamente, le grandi scimmie si rivelano molto astute. È utile citare uno studio di Hall et al. (2014), i cui risultati suggeriscono che gli scimpanzè comprendono quando altri conspecifici sono a conoscenza di informazioni a loro sconosciute, adattando il proprio comportamento di conseguenza.

In questo paradigma (*ibidem*), infatti, uno scimpanzè dominante segue i movimenti e la direzione dello sguardo di un subordinato che è a conoscenza del luogo in cui è stato nascosto del cibo.

Gli scimpanzè, dunque, sfruttano le informazioni visive fornite dai conspecifici per modificare e adattare le proprie tattiche competitive.

In aggiunta a ciò, sembra che questi primati siano consapevoli di ciò che gli altri possono o non possono vedere e sfruttino tale informazione per un proprio fine, mettendo in atto una tattica manipolatoria molto ricercata e tipicamente umana: l'inganno. Già nel 1988, Whiten e Byrne hanno inaugurato questo filone di ricerca, procedendo ad una prima tassonomia di tattiche utilizzate dai primati; tra queste: nascondere un oggetto o sé stessi alla vista altrui, agire in silenzio per non farsi notare da altri, evitare di guardare un oggetto desiderabile cosicché gli altri non lo notino, distrarre l'altro guardando verso una direzione sbagliata, portare l'altro verso una direzione sbagliata.

Suddette tattiche manipolatorie sono state successivamente riprese in esame da vari autori, tra cui Hare, Call e Tomasello, i quali hanno concluso che gli scimpanzè tendono a sfruttare percorsi nascosti alla vista di altri – umani compresi - per raggiungere del cibo.

1.2. Perché l'uomo?

Perché, tra tutte le specie animali, proprio Homo sapiens ha sviluppato una complessità cognitiva e sociale tanto fitta? Quali sono le motivazioni filogenetiche che hanno permesso all'animale uomo di creare le scuole, la pallacanestro, gli ospedali, la stand-up comedy, le lasagne, le cuffie wireless?

È chiaro che, accanto a quelle filogenetiche, vi sono anche motivazioni ontogenetiche: ciascun uomo non eredita unicamente i geni, ma anche un ambiente socioculturale estremamente ricco e costituito da regole, simboli, leggi, norme, istituzioni. Alla base di suddetta ricchezza, vi sono capacità e continue innovazioni che Homo sapiens ha rapidamente implementato entro – e grazie a – una cornice sociale estremamente laboriosa. La grandiosità culturale umana nasce proprio in virtù dell'intensa relazionalità e cooperazione che contraddistingue una specie unica. Temi così imponenti e, conseguentemente, delicati sono stati affrontati da numerosi studiosi, tra cui Michael Tomasello, il quale definisce l'uomo come *agente socialmente normativo* che opera secondo la propria visione individuale e, al contempo, è parte integrante e consapevole di una visione collettiva che porta a comportamenti socialmente autoregolati (Tomasello, 2022). Il primate umano, quindi, non solo possiede la capacità di agire razionalmente tipica dei suoi parenti stretti, ma vi aggiunge un'abilità comunicativa e collaborativa tale da generare intenzionalità condivise socialmente.

L'identità di ogni uomo, infatti, si plasma attraverso l'incontro con gli altri. Basti pensare che persino il nome proprio, che soggettivizza e identifica, viene dall'altro. Gli umani vivono valutandosi e giudicandosi continuamente a vicenda: non per nulla abbiamo sviluppato un'eccezionale capacità di leggere le intenzioni altrui. Fin dal momento in cui si sono distaccati dalla linea evolutiva degli scimpanzè, circa 6-8 milioni di anni fa (Langerbrager et al., 2012), i gruppi di pre-umani - e gli individui all'interno dei gruppi - hanno dato vita ad una gara verso

l'intelligenza sociale, fatta di cooperazione e competizione, altruismo ed egoismo, lealtà ed inganno. Secondo Edward O. Wilson, fondatore della sociobiologia, questo scontro tra forze opposte insito nel comportamento umano fin dagli albori, è dovuto ad un processo di selezione multilivello in cui da un lato la corda è tirata da meccanismi di selezione individuale, dall'altro da meccanismi di selezione gruppale (Wilson, D.S., & Wilson E.O., 2007). In altre parole, nell'uomo è presente contemporaneamente una spinta verso il successo individuale e una competizione intergruppale, in cui i membri cooperano fra di loro per il successo del proprio gruppo.

Storicamente, le specie si sono sempre adattate a tratti vantaggiosi selezionati a livello individuale. Nei rarissimi casi in cui è prevalsa la selezione di gruppo, si è assistito alla formazione di sistemi sociali molto complessi, definiti *eusociali* (Wilson & Hölldobler, 2005). È il caso di insetti come api, vespe, termiti, formiche o di roditori come l'eterocefalo glabro o il ratto talpa di Damara, ma anche di *homo sapiens*, specie in cui la dimensione gruppale è così funzionale e conveniente da superare la pressione della selezione a livello individuale. In altre parole, nell'uomo, i vantaggi che derivano dall'appartenenza ad un gruppo superano quelli che proverrebbero da una vita condotta in solitaria. Infine, l'appartenenza ad un gruppo influenza e modifica la fitness individuale così come, viceversa, le condotte individuali si ripercuotono sulla fitness del gruppo.

1.2.1. Una specie “fortunata”: i preadattamenti utili all’emergenza dell’eusocialità umana

Le specie socialmente più avanzate, definite eusociali, governano incontrastate il pianeta. Vediamo perché. I sistemi eusociali sono caratterizzati dalla presenza di membri appartenenti a generazioni multiple che basano i propri comportamenti su una divisione del lavoro e un’intensa cooperazione di fondo. Alcuni individui sono disposti a compiere dei sacrifici, rinunciando a parte del proprio potenziale riproduttivo per contribuire alla cura e all’allevamento della prole degli altri membri della comunità, in alcuni casi persino in assenza di un rapporto di parentela. (Nowak, Tarnita & Wilson, 2010). Questo tipo di comportamento sociale risulta evidente sia nell’uomo che negli imenotteri eusociali.

La divisione del lavoro risulta una componente chiave del successo di queste società. Le colonie di insetti sociali sono estremamente avvantaggiate in quanto possono diramarsi in gruppi distinti, occupandosi contemporaneamente di proteggere il nido dai nemici e di cercare il cibo all’esterno.

In alcune specie si assiste ad una mirabile complessità e cura dei dettagli nello svolgimento della propria mansione. È il caso delle formiche tagliafoglie, in particolare la specie *Atta cephalotes* (Figura 4), che dividono i loro compiti in virtù delle diverse dimensioni tra gli esemplari: i più grandi sono specializzati nella difesa della colonia, gli individui di grandezza media nel taglio e nel trasporto delle foglie, e i più piccoli nel processamento di quest’ultime e nella fertilizzazione del composto che ne risulta, da cui viene poi ricavato un fungo (Helanterä & Ratnieks, 2008). In altre parole, le formiche taglia foglie coltivano il proprio cibo.



Figura 4. Formiche tagliafoglie che trasportano una foglia (A), un fiore (B), dell'avena (C). Formiche che si prendono cura del proprio giardino di funghi con nuovo materiale fatto di foglie (D). Fotografia di Don Parsons (Khadempour et al., 2016.)

In modo non dissimile a quanto avviene negli insetti eusociali, le specializzazioni lavorative tipiche delle società umane consentono un'eccezionale efficienza e adattabilità della società stessa, data anche la conseguente condivisione dei risultati ottenuti nelle varie branche di lavoro.

Ma qual è stato il percorso umano verso l'eusocialità? Quali sono stati gli step o, per usare le parole del fondatore della sociobiologia, i preadattamenti fondamentali? Proprio Edward Wilson tratta in dettaglio il tema ne “La conquista sociale della Terra” (2012):

“What drove the hominins on through to larger brains, higher intelligence, and thence language-based culture? That, of course, is the question of questions.”

Wilson sottolinea l'estrema improbabilità e fortuna con cui si palesate le condizioni necessarie all'eusocialità umana, qui di seguito elencate (in ordine non cronologico) e analizzate nella loro importanza.

Tra queste, c'è sicuramente l'evoluzione morfologica a cui i nostri antenati sono andati incontro. Innanzitutto, le dimensioni del corpo umano si sono rivelate ideali per l'avanzamento tecnologico e culturale, a differenza delle formiche, troppo piccole per compiere progressi simili a quelli umani. Per quanto concerne la struttura corporea, il passaggio alla locomozione bipede ha permesso la liberazione delle mani, che si sono sviluppate fino ad un livello di sofisticazione e precisione straordinario nell'afferramento e manipolazione di oggetti.

In base agli studi analizzati da White e colleghi (2009), ad oggi il bipede più antico sembra essere *Ardipithecus ramidus*. I resti di questa specie, risalenti a 4,4 milioni di anni fa, sono stati ritrovati nell'area etiopica del Middle Awash e segnalano una forma di bipedismo più primitiva di quella di *Australopithecus*. La parziale ricostruzione dello scheletro, inoltre, non sembra presentare segni caratteristici dell'arrampicata verticale e del knuckle-walking (camminata sulle nocche) tipico delle grandi scimmie, suggerendo l'esistenza di due percorsi evolutivi distinti in termini di locomozione tra gli ominidi e le attuali scimmie antropomorfe. Nello stesso anno, Kivell e Schmitt hanno presentato prove che indicano come il bipedismo umano non sia evoluto da un antenato che camminava sulle nocche, ma piuttosto da una specie più arborea. Un preadattamento necessario per l'origine dell'eusocialità è la creazione di un nido e la divisione del lavoro che ne consegue. Tutti i casi noti di eusocialità, infatti, prevedono la protezione di un nido e il foraggiamento di cibo da portare a casa per sfamare i piccoli fino alla maturità. In rari – e accidentali – casi, una singola mutazione silenzia la tendenza alla dispersione tipica dell'età matura, portando ad una prima realtà eusociale, in cui individui appartenenti a generazioni multiple formano un gruppo eterogeneo in termini di mansioni individuali e collettive (Wilson, 2012). È il caso di alcune specie di gambero *Synalpheus*, in cui le operaie costruiscono i nidi all'interno delle spugne delle barriere coralline tropicali e vi proteggono la regina madre, intenta a riprodursi. Nella specie *Synalpheus regalis* (Figura 5), le colonie sono costituite da centinaia di individui che difendono costantemente il nido dagli

intrusi, mostrando un chiaro vantaggio rispetto alle altre specie in ambienti competitivi, grazie alla loro coesa struttura eusociale (Duffy, Morrison & Macdonald, 2002)



Figura 5. Synalpheus regalis. Una regina matura all'esterno della spugna abitata dalla colonia. La nidata di embrioni di colore verde chiaro è visibile dorsalmente attraverso il corpo trasparente della regina. Di alcuni embrioni sono già visibili gli occhi. Immagine di J. Emmett Duffy.

Con ogni probabilità, tante specie devono essere giunte alla soglia dell'eusocialità durante il corso dell'evoluzione, senza tuttavia superarla. In tantissimi casi, infatti, la mutazione genetica di cui sopra si estingue perché la selezione a livello di gruppo non è abbastanza forte da superare gli effetti della selezione a livello individuale. In altre parole, il nuovo allele acquisito che evita l'allontanamento degli individui maturi dal nido è sopraffatto dagli alleli concorrenti (Wilson, 2012). O ancora: i vantaggi della vita di gruppo non sono sufficienti per rendere tale stile di vita migliore di quello solitario.

Tornando al primate umano, anch'esso, come le altre specie eusociali, si contraddistingue per la creazione, l'utilizzo e la protezione di un'abitazione. Uno dei siti archeologici più ricchi e interessanti da questo punto di vista è quello della gola di Olduvai (mostrata nella *Figura 6*), in

Tanzania. In base alle analisi ivi svolte, si stima che le prime basi abitative abbiano avuto origine durante il periodo Plio-Pleistocenico o, almeno, costituiscano un antecedente degli accampamenti stabili successivi. Tuttavia, è necessario chiarire cosa si intende esattamente per “basi abitative” (Potts, 1984). Tra i comportamenti e le attività svolte intorno a tali rudimentali abitazioni, è presumibile che vi fossero la condivisione del cibo foraggiato o cacciato, il riposo, la costruzione di strumenti, l’incontro con i membri del gruppo, la cura cooperativa degli individui più piccoli (*ibidem*).



Figura 6. "La gola di Olduvai, in Tanzania, ha restituito numerosi fossili e informazioni sul comportamento degli ominidi primitivi nel tardo Pliocene e nel primo Pleistocene. I sedimenti della Formazione I, visibili nella parte inferiore della fotografia, contengono le tracce di alcuni dei primi siti archeologici conosciuti, risalenti a 1.85 milioni di anni fa." (Fotografia di Richard Potts, 1984)

Secondo Potts, tuttavia, i fossili di carnivori ritrovati nel sito di Olduvai mettono in discussione l'ipotesi di una base abitativa stabile per i primitivi cacciatori-raccoglitori per due motivi principali. In primo luogo, la presenza di questi carnivori potrebbe indicare un'intensa competizione tra loro e i nostri antenati, circostanza inusuale per un rifugio che dovrebbe

garantire protezione. Inoltre, tali fossili non mostrano evidenze di un completo processamento di carne e ossa; quindi, non è certo che si condividesse e consumasse cibo.

Un passo – e preadattamento – fondamentale successivo fu il controllo del fuoco, che permise due ulteriori preadattamenti: il passaggio ad una dieta ricca di carne, sempre più frequentemente cotta, e l'albeggiare del progresso tecnologico (Wilson, 2012).

È difficile collocare con precisione l'inizio dell'uso controllato del fuoco da parte dell'uomo, per due motivi principali. In primo luogo, è raro che i resti del fuoco si conservino in buone condizioni. In secondo luogo, è estremamente complesso distinguere tra incendi boschivi naturali e dolosi. Ciononostante, sono stati scoperti numerosi siti che mostrano evidenze di materiale bruciato, risalenti fino a 1.5 milioni di anni fa (Gowlett, 2016).

È probabile che l'origine della cucina sia stata accidentale: prima di imparare a gestire il fuoco, i nostri antenati erano soliti sfruttare gli incendi boschivi per cibarsi degli animali che vi rimanevano intrappolati. Quest'attività, definita *fire foraging*, divenne sempre più comune e l'uso del fuoco sempre più affinato, portando poi alla pratica intenzionale della cottura (*ibidem*). Questa notevole modificazione delle abitudini alimentari risulta evidentissima nei ritrovamenti fossili. Wrangham e colleghi (1999) trattano ampiamente questo tema, suggerendo che prove dell'avvento della cucina siano rilevabili già nei fossili di *Homo erectus* di circa 1,9 milioni di anni fa. Si colloca intorno a quest'epoca, infatti, l'inizio della repentina modificazione morfologica che ha poi condotto al corpo umano moderno. Si passa dal marcato dimorfismo, dalle dimensioni cerebrali ridotte e dai grandi denti delle australopithecine (Klein, 1989, citato in Wrangham et al., 1999), a caratteristiche simili a quelli dei successivi *Homo*. Queste includono dimensioni cerebrali aumentate, un accrescimento delle dimensioni corporee soprattutto nelle femmine (riflettendo un maggiore apporto di energia alimentare derivante dalla carne cotta), riduzione del dimorfismo sessuale, denti più piccoli indicanti un ridotto sforzo

digestivo, riduzione del prognatismo, proporzioni degli arti più adatte al bipedismo (Wrangham et al., 1999).

Tuttavia, lo studio di Wrangham e colleghi è stato ampiamente commentato e criticato sotto certi aspetti. Secondo Milton, ad esempio, le ossa ritrovate non mostrano segni tangibili di cottura, e le evidenze sull'uso frequente e controllato del fuoco risultano troppo esigue nei siti citati da Wrangham e colleghi, i quali risalgono a un periodo compreso tra 2.5 e 1.5 milioni di anni fa (commento di Milton in Wrangham et al., 1999).

Lo stesso Wrangham riprende la sua “cooking hypothesis” nel 2017, sottolineando come le evidenze dell'uso frequente e controllato del fuoco siano scarse prima di 400.000 anni fa.

È possibile, pertanto, che le varie popolazioni di ominini emigrate in Europa durante il basso paleolitico siano sopravvissute per migliaia di anni senza l'ausilio abituale del fuoco e nutrendosi di carne e piante crude. Le evidenze nei siti archeologici risalenti al tardo medio pleistocene in Europa e in quelli risalenti al tardo pleistocene in Europa e Sud Africa mostrano che i Neanderthal e le altre specie premoderne di umani utilizzavano il fuoco con abilità e costanza non solo per cuocere alimenti o riscaldarsi, ma anche per produrre strumenti e altri materiali tecnologici (Roebroeks & Villa, 2011).

Infine, l'uso abituale del fuoco e la luce da esso emanata permisero un prolungamento delle ore di veglia. Non è un caso che queste ammontino a circa 16 ore giornaliere nella specie umana, paragonate alle 8 ore della maggior parte dei mammiferi (Gowlett, 2016).

È possibile che vi sia un collegamento tra questo cambiamento nelle abitudini degli ominini e l'emergenza del linguaggio. Wiessner, a questo riguardo, ha condotto uno studio (2014) in cui sono state confrontate 174 conversazioni diurne e notturne tra i Ju/'hoan (o !Kung) Bushmen del Botswana (Africa meridionale) cacciatori-raccoglitori che presentano un sistema sociale simile a quello che ha caratterizzato gran parte della storia evolutiva umana. I risultati mostrano che le conversazioni della comunità diurne vertono maggiormente su questioni economiche e

produttive, mentre quelle serali tendono ad allontanarsene per rifugiarsi in argomenti di natura sociale come storie (rappresentano l'81% tra gli argomenti serali e solo il 6% tra quelli diurni), pettegolezzi, canto, danza e cerimonie. Secondo l'autrice, questi momenti sociali serali suscitano l'immaginazione, promuovendo lo sviluppo della teoria della mente (si veda Premack & Woodruff, 1978), la coesione sociale e la trasmissione culturale.

Lo studio di Wiessner è stato commentato da Dunbar (2014) che ne condivide l'importanza e sostiene l'ipotesi che l'utilizzo del fuoco, e l'allungamento delle giornate che ne è derivato, sia stato fondamentale per lo sviluppo del linguaggio e del sistema sociale umano.

Si presume che, quando l'ausilio del fuoco divenne abituale, gli accampamenti si trasformarono in veri e propri nidi: la condivisione di cibi cotti si rivelò un eccellente mezzo di socializzazione, così come la permanenza vicino al fuoco, utilizzato non solo per riscaldarsi ma anche come strumento di protezione. Tutto ciò, unito agli abbondanti raccolti di carne, portò ad una maggiore stabilità e coesione, nonché ad un'organizzazione più complessa nella divisione del lavoro, che includeva la caccia, la sorveglianza del nido e degli individui più piccoli, la gestione ed il mantenimento del fuoco. Era l'alba della reciprocità umana odierna.

I rapporti sociali si fecero più complessi e con essi si complessificarono anche le abilità sottostanti: bisognava affinare le capacità intuitive e comunicative, mantenere legami equilibrati tra i membri del gruppo, leggere e interpretare le intenzioni altrui e agire di conseguenza.

Con impressionante rapidità, presero vita delle comunità con un'identità sociale e collettiva che si esprimeva anche nella cooperazione mostrata durante i conflitti con gli altri gruppi.

1.2.2. Come e perché si è evoluto il cervello umano: la social brain hypothesis

Dato il percorso evolutivo umano appena discusso, con i suoi adattamenti comportamentali, le innovazioni tecnologiche, le implementazioni cognitive in risposta alle sfide ambientali, l'evoluzione dell'organizzazione sociale, l'affinamento delle capacità comunicative, sorge spontanea la domanda: come è cambiato il cervello umano in questo contesto di crescente complessità?

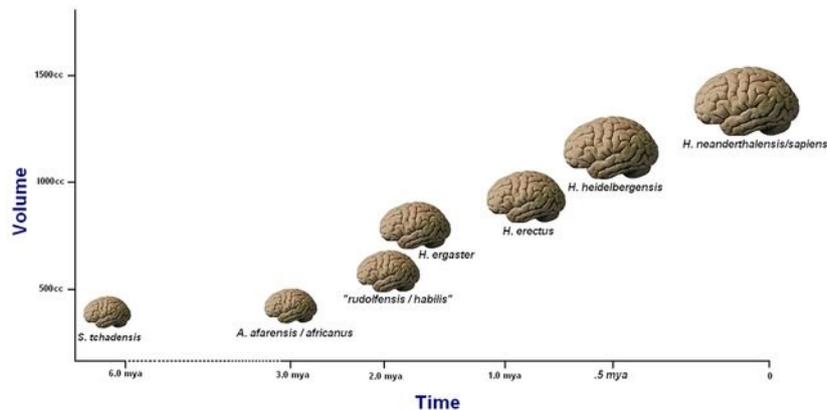


Figura 7. Grafico che mostra le dimensioni medie del cervello delle varie specie di ominidi. Nel corso del tempo, le dimensioni cerebrali degli antenati dell'uomo sono aumentate, fino ad arrivare ad Homo sapiens. Illustrazione di Gisselle Garcia ("An Evolutionary Framework for the Acquisition of Symbolic Cognition by Homo sapiens", Ian Tattersall).

Nel corso dell'evoluzione che ha condotto all'emergere di Homo sapiens, si è verificato un notevole incremento delle dimensioni volumetriche del cervello, raggiungendo l'apice con la nostra specie (Figura 7). Questo aumento, come precedentemente menzionato, si è manifestato in modo particolarmente repentino e significativo durante l'era di Homo erectus. Secondo la "cooking hypothesis", tale sviluppo cerebrale è stato favorito dall'aumentato apporto calorico derivante dalla carne cotta e da un processo digestivo reso meno dispendioso (Wrangham et al., 1999).

Da un lato, l'avvento della cucina ha reso il consumo dei pasti più semplice e veloce. Dall'altro, l'uso del fuoco ha permesso di estendere le ore di veglia. Queste due innovazioni hanno regalato

ai nostri antenati un tempo crescente da dedicare alla socializzazione, rendendola sempre più elaborata. Ed è proprio sul sistema sociale e sull'unione in gruppi che si basa la "social brain hypothesis" di Robin Dunbar, ovvero l'ipotesi più accreditata per spiegare l'aumento del volume cerebrale dai nostri antenati a noi.

Consideriamo per un attimo il mondo in cui viviamo oggi, anno 2024, era dei social network. Il nostro cervello, soprattutto quello delle nuove generazioni, è costantemente immerso in una realtà sociale spasmodicamente operosa e competitiva. Spendiamo gran parte del nostro tempo ed energia ad interessarci agli altri, a preoccuparci di cosa questi altri possano pensare di noi, a perfezionare il nostro profilo sui social network per renderlo conforme all'ambiente sociale, ma al contempo abbastanza originale per sperare di spiccare agli occhi vigili del giudizio altrui. Valutazioni, commenti, mi piace, non mi piace: una perenne analisi di tutti nei confronti di tutti in un turbinio quasi caotico. Ricondivisione dei video condivisi dagli altri. Ri- condivisione? Come siamo arrivati a questo punto? Facciamo un passo indietro, partendo da una premessa: la selezione naturale ci ha costretti a vivere in gruppi. I comportamenti sociali si sono evoluti, con tutta probabilità, per evitare ai nostri antenati di venire mangiati. Come risultato, le nostre decisioni odierne sono basate e modellate sull'ambiente sociale in cui vengono prese. I social network di oggi non sono che il sottoprodotto delle reti sociali degli ominini di ieri. Sembra così ovvio e implicito da non prestarci attenzione: l'essere umano è la creatura sociale per eccellenza.

Come evidenziato nel relativo capitolo, le grandi scimmie manifestano un sistema sociale molto complesso, vivendo in gruppi consolidatisi nel tempo in cui i membri competono per l'accesso alle risorse. In un contesto sociale simile, è evidente che gli individui dotati di notevoli abilità, comprensione e conoscenze sociali risultino avvantaggiati, in modo non dissimile da quanto accade nel mondo umano moderno. Gli scimpanzè, infatti, dimostrano elaborate capacità di manipolazione, riuscendo ad ingannare i propri conspecifici attraverso tattiche sofisticate.

Queste abilità, che potremmo definire simil-umane, sono state analizzate e descritte nel dettaglio da Whiten e Byrne nel 1988, i quali sono in seguito giunti ad ipotizzare che fu proprio la complessificazione della vita sociale a condurre a quella che Byrne ha definito come “intelligenza machiavellica” (Byrne, 1996). Più tardi, nel 2004, Byrne e Corp hanno sostenuto con convinzione il legame tra l’intelligenza machiavellica dei primati e le loro dimensioni e funzioni cerebrali. Gli autori, infatti, hanno trovato una correlazione positiva tra l’utilizzo dell’inganno tattico ed il volume della neocorteccia nei primati (Byrne & Corp, 2004), come mostrato nella *Figura 8*.

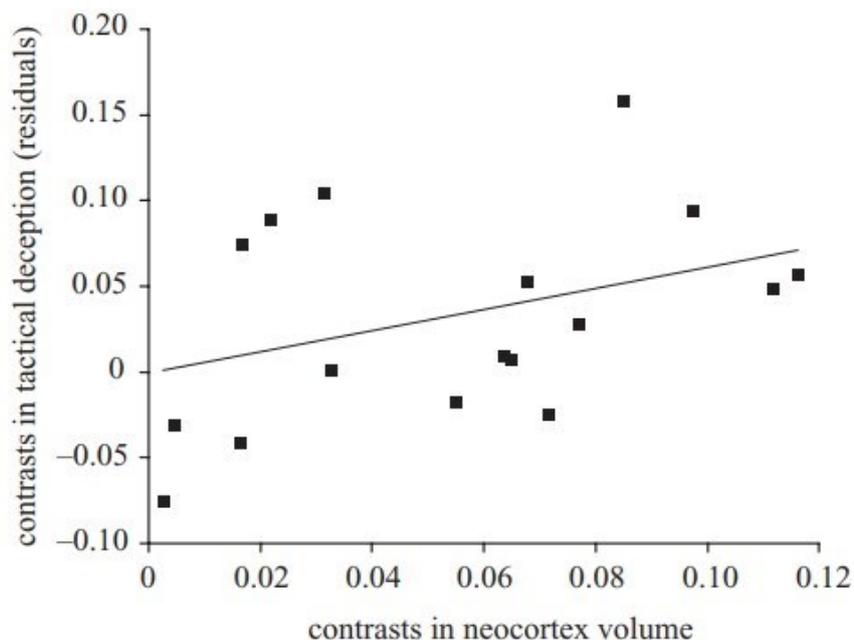


Figura 8. Correlazione tra l'uso dell'inganno tattico e il volume della neocorteccia nei primati. Sono stati utilizzati contrasti indipendenti per evitare un bias tassonomico. Dallo studio di Byrne e Corp, in Proceedings of the Royal Society of London, 2004.

Con Dunbar, l’ipotesi dell’intelligenza machiavellica si evolve e prende il nome di social brain hypothesis. Partendo dalla premessa che l’incremento volumetrico del cervello dei primati – sarebbe più corretto prendere in considerazione solo la neocorteccia, come sottolineerà lo stesso

Dunbar in seguito (1998) - si sia verificato in risposta alle richieste cognitive del vivere in gruppi sociali sempre più complessi, l'autore mette in evidenza la correlazione (*Figura 9*) tra volume relativo del neocortex e dimensione del gruppo nei primati non umani (Dunbar, 1993).

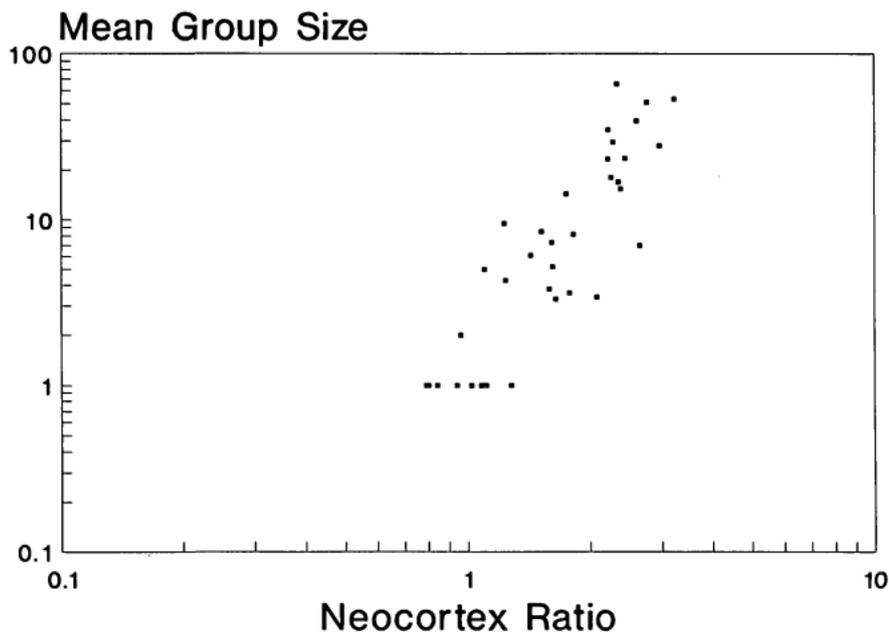


Figura 9. La dimensione del gruppo rappresentata in funzione del rapporto neocorticale nei primati non umani (in Dunbar, 1993, grafico ripreso da Dunbar 1992a).

La regressione effettuata da Dunbar predice una dimensione del gruppo per gli esseri umani moderni simile a quella di alcuni gruppi distintivi presenti nelle società contemporanee e storiche. L'antropologo britannico sostiene l'esistenza di un limite cognitivo, direttamente correlato alla dimensione relativa della neocorteccia, al numero di persone con cui un individuo può mantenere una relazione stabile. È questo che delimita la dimensione del gruppo (*ibidem*). Il numero calcolato dall'autore, conosciuto infatti come "numero di Dunbar" (*Figura 10*), si aggira intorno al valore di 150 (Dunbar, 1998).

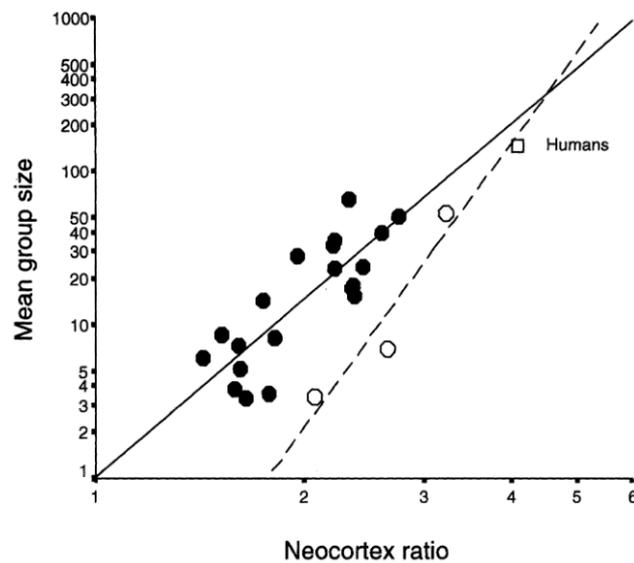


Figura 10. Dimensione media del gruppo sociale per singole tassonomie di primati rappresentata in funzione del volume relativo della neocorteccia. I primati umani sono rappresentati dai simboli bianchi, quelli non umani dai simboli neri. Figura riprodotta da Dunbar, 2003.

I primati non umani utilizzano il grooming come lubrificante sociale, e l'analisi statistica di Dunbar rivela che il tempo impiegato in quest'attività è linearmente correlato alla dimensione del gruppo. L'autore propone l'ipotesi che l'espansione delle dimensioni dei gruppi umani abbia richiesto lo sviluppo di un mezzo più sofisticato per stabilire e mantenere relazioni sociali di qualità: il linguaggio. Questa necessità deriverebbe dall'eccessivo impegno di tempo richiesto per il grooming reciproco in gruppi numerosi. Il linguaggio, quindi, emerge come il modo più efficace per prendersi cura degli altri e può essere utilizzato contemporaneamente ad altre attività – contrariamente al grooming - come la caccia o gli spostamenti.

Questa forma di comunicazione, inoltre, permette all'uomo moderno di formare gruppi che superano ampiamente i 150 individui, grazie ad un processo di categorizzazione degli stessi. Ne consegue, tuttavia, una minore coesione e conoscenza reciproca rispetto ai gruppi che rientrano nella soglia calcolata dal ricercatore inglese. In altre parole, il numero di Dunbar si rivela comunque corretto (Dunbar, 1993; Dunbar, 2003).

2. ANATOMO-FISIOLOGIA DEL CERVELLO SOCIALE: NEURONI, CIRCUITI E MECCANISMI DI TIPO MIRROR

2.1. Dalle teorie della teoria della mente alla teoria della simulazione incarnata

In un esperimento divenuto celebre, Heider e Simmel (1944) hanno mostrato la tendenza insita nell'uomo a cogliere e interpretare le intenzioni e gli stati mentali altrui, e come tale propensione possa estendersi anche ad oggetti inanimati, purché rappresentino un comportamento che possa apparire intenzionale agli occhi dell'uomo.

Lo studio dei due autori prevedeva la visione di un filmato animato (*Figura 11*) che mostrava tre figure geometriche in movimento ed un'ulteriore figura (un rettangolo) immobile, eccetto per una sezione che poteva aprirsi o chiudersi come una porta. Alla richiesta di descrivere cosa fosse accaduto nel filmato, era chiara la tendenza generale ad antropomorfizzare le figure geometriche, attribuendo loro intenzionalità e stati mentali.

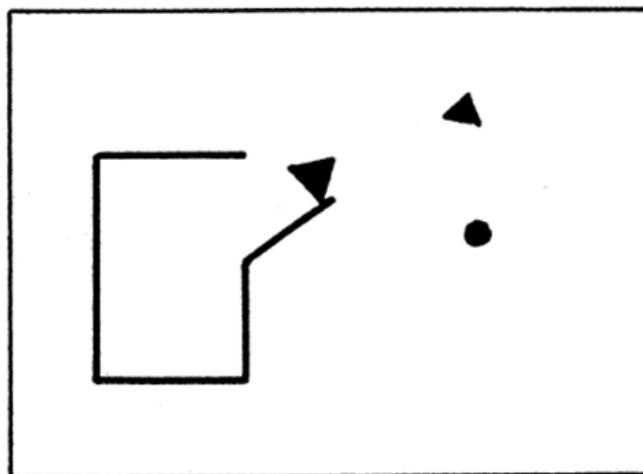


Figura 11. Oggetti esposti in varie posizioni e configurazioni dal film animato. Figura riprodotta da Heider e Simmel, 1944.

All'esperimento di Heider e Simmel segue un lungo filone di ricerche sul tema della cognizione sociale e sul costrutto dell'intersoggettività. Una delle concettualizzazioni preponderanti, di matrice cognitivista, nasce nel 1978, ad opera di Premack e Woodruff, ed è nota come teoria della teoria della mente. Essa indica la capacità di attribuire stati mentali come credenze, desideri, intenzioni, conoscenze e dubbi, a sé stessi e agli altri; tale capacità viene sfruttata per interpretare i comportamenti. In altre parole, alla base della teoria della mente vi sarebbe un sistema inferenziale che viene utilizzato per operare previsioni e ipotesi circa il comportamento altrui. Nel loro studio, Premack e Woodruff (*ibidem*) arrivano alla conclusione che la teoria della mente costituisce una qualità unicamente umana, assente negli scimpanzè. Tuttavia, ricerche successive hanno portato a risultati contrastanti. Ad esempio, Krupenye e colleghi (2016), utilizzando la registrazione dei movimenti oculari, hanno concluso che le grandi scimmie sono capaci di comprendere le false credenze altrui.

Secondo vari esponenti della teoria della teoria della mente (tra questi, Wimmer & Perner, 1983), le competenze associate a quest'ultima giungono al completo sviluppo solo dopo i 4 anni di età; tuttavia, studi più recenti hanno condotto a risultati diversi (si veda Onishi & Baillargeon, 2005).

Le capacità inerenti alla teoria della mente, inoltre, risultano significativamente carenti nei soggetti affetti da autismo (Baron-Cohen, Leslie & Frith, 1985), nonostante alcuni di essi mostrino eccellenti abilità inferenziali nel ragionamento logico-matematico. Ne consegue un'ipotesi modulare, di stampo fodoriano (Fodor, 1983), che sostiene l'esistenza di un modulo a sé stante, relativo alla Teoria della mente, che si rifà ad un dominio cognitivo specifico, le cui funzioni risultano indipendenti da quelle degli altri domini. Studi di brain imaging hanno mostrato che tale modulo si "attiva" nel momento in cui un soggetto compie un'operazione di *mindreading* (lettura della mente) su un altro individuo (Saxe & Kanwisher, 2013), chiamando

in causa aree come la giunzione temporo-parietale, la corteccia prefrontale mesiale, e il solco temporale superiore (Gallagher & Frith, 2003).

Tuttavia, i risultati ottenuti da questa serie di ricerche non dimostrano un rapporto di causa-effetto, quanto piuttosto l'esistenza di una correlazione tra l'attività delle suddette aree e le operazioni che si effettuano mettendo in gioco la teoria della mente.

Infatti, diversi studi confutano l'ipotesi che queste aree cerebrali siano coinvolte in modo specifico e selettivo nell'attività di mentalizzazione. I risultati ottenuti da Mitchell (2008), ad esempio, mostrano una sovrapposizione (*Figura 12*): la giunzione temporo-parietale di destra non si attiva solo per task tipicamente usati per indagare la teoria della mente, ma anche per compiti di natura attenzionale.

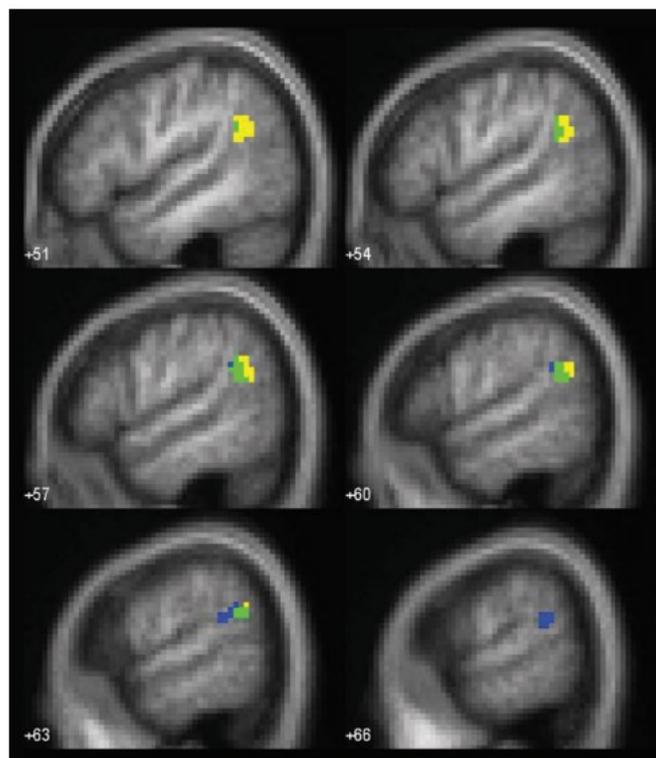


Figura 12. Sovrapposizione nelle attivazioni delle regioni della RTPJ. L'area verde rappresenta i voxel identificati da entrambi i contrasti. Da Mitchell, 2008.

O ancora, Bird e colleghi (2004), in uno studio con una paziente clinica, mostrano come un'ampia lesione bilaterale del lobo frontale mesiale, regione ipoteticamente deputata alla capacità di mentalizzazione, non comprometta in alcun modo le capacità di teoria della mente. La teoria della teoria della mente, come concepita dai cognitivisti, presenta quindi alcune problematiche. Oltre all'assenza di prove che dimostrino la relazione causale tra teoria della mente e ipotetiche regioni cerebrali soggiacenti, e quindi alla mancanza di un collegamento diretto con un substrato neurale, quest'ipotesi presuppone un forte legame con il sistema linguistico e ciò esclude la possibilità di meccanismi filogeneticamente condivisi con altre specie.

Nasce così una teoria che al sistema inferenziale, basato esclusivamente sulle rappresentazioni mentali, sostituisce un meccanismo di simulazione.

La teoria della simulazione, a differenza delle concettualizzazioni del tipo "teoria della teoria", presuppone dei processi impliciti e automatici, indipendenti dal linguaggio. Quest'approccio risulta pertanto in accordo con gli studi precedentemente citati che evidenziano la capacità di comprendere le false credenze da parte di scimpanzè e bambini prelinguistici.

L'ipotesi della simulazione, infatti, implica meccanismi che legano percezione, cognizione e azione, in contrasto con la visione cognitivista che sostiene un funzionamento basato sull'inferenza dei contenuti mentali.

Tra i principali esponenti della teoria troviamo Gordon, Heal e Goldman, i quali propongono ipotesi diverse circa il meccanismo che sottende il processo di simulazione (Shanton & Goldman, 2010).

Secondo la prospettiva di Gallese (2007), la cognizione sociale include una dimensione incarnata, in cui l'accesso all'altro passa attraverso una comprensione diretta e immediata. La metacognizione sociale, fenomeno di mentalizzazione complesso che presuppone un sofisticato processo inferenziale e linguistico circa i contenuti mentali dell'altro, rappresenterebbe soltanto

una parte dei meccanismi sottesi all'intersoggettività. L'autore propone, pertanto, l'idea di un processo di *embodied simulation* (simulazione incarnata) in cui la relazione con l'altro sarebbe mediata da fenomeni più semplici, diretti e impliciti.

L'immediatezza alla base dell'intersoggettività e della comprensione delle azioni altrui è resa possibile dalla condivisione di un substrato neurale tra chi agisce e chi osserva, cioè da meccanismi neurofisiologici che si attivano sia quando un soggetto compie un'azione finalizzata, sia quando osserva la stessa azione compiuta da qualcun altro (Gallese & Goldman, 1998; Gallese, 2007).

È questa la proprietà peculiare dei neuroni specchio, cellule scoperte nel corso degli anni '90 nella porzione più rostrale della corteccia premotoria del macaco (Di Pellegrino et al., 1992; Gallese et al., 1996; Rizzolatti et al., 1996).

2.2. Neuroni e sistemi mirror

La scoperta dei neuroni mirror e gli studi che ne sono conseguiti forniscono alla simulazione incarnata delle basi neurofisiologiche consistenti, rendendola un'ipotesi plausibile anche in termini ontogenetici e filogenetici; tale letteratura scientifica, infatti, include numerosi esperimenti a livello di singolo neurone.

Di Pellegrino e colleghi (1992) hanno osservato neuroni con proprietà mirror nell'area F5 della corteccia premotoria ventrale (PMv) del macaco. Tali cellule scaricano (o cessano la propria scarica, nel caso di neuroni inibitori) in risposta ad azioni finalizzate della mano o della bocca, osservate o eseguite, in particolare atti di afferramento (*Fig.13*); molti di questi neuroni risultano specifici per differenti tipologie di afferramento. Inoltre, questa categoria di neuroni

premotori non risponde alla mera presentazione dell'oggetto o a gesti che non includono l'interazione diretta con esso (come le pantomime), il che supporta l'ipotesi che questi neuroni codifichino atti motori finalizzati (*ibidem*).

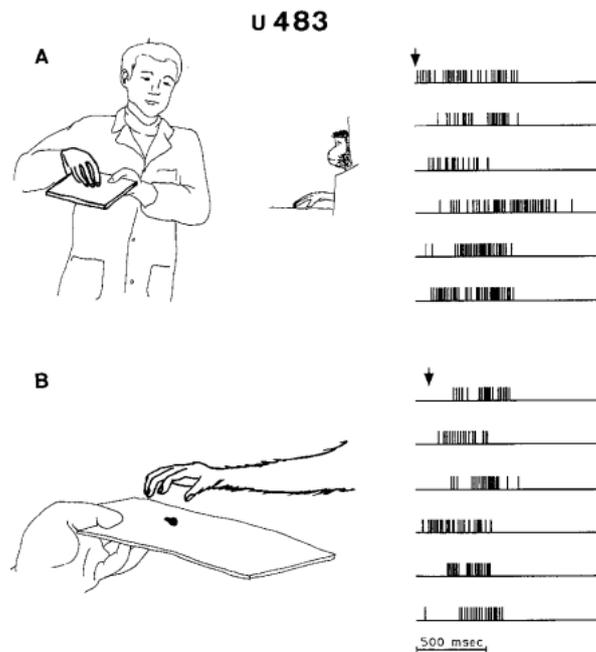


Figura 13. L'unità 483 aumenta selettivamente la propria frequenza di scarica durante l'afferramento da parte della scimmia e durante l'osservazione dello stesso atto motorio effettuato dallo sperimentatore. A) Lo sperimentatore afferra il cibo. B) La scimmia afferra il cibo. Le frecce indicano approssimativamente l'inizio dell'afferramento. Da Di Pellegrino et al., 1992.

Per procedere con ordine, occorre inquadrare il discorso dei neuroni specchio entro una cornice anatomico-funzionale (Fig.14). Innanzitutto, la corteccia motoria primaria (F1) coincide con l'area 4 di Brodmann, mentre la corteccia premotoria mesiale (F3 e F6), quella dorsale (F2 e F7) e quella ventrale (F4 e F5) coincidono con l'area 6 di Brodmann. Le aree F4 e F5 sono elettricamente eccitabili e contengono, rispettivamente, le rappresentazioni motorie di braccio, collo e faccia, e di mano e bocca (Rizzolatti & Luppino, 2001; Rizzolatti & Sinigaglia, 2006).

L'area F5 è suddivisa a sua volta in due regioni: una si trova nella convessità dorsale (F5c, in cui sono stati scoperti per la prima volta i neuroni specchio), l'altra è situata nella parte posteriore del solco arcuato inferiore (F5p). Anche il lobo parietale riveste una grande importanza all'interno del sistema motorio, in quanto esistono connessioni parieto-frontali da cui originano circuiti specifici coinvolti nelle trasformazioni sensori-motorie, ovvero processi mediante cui si utilizza l'informazione sensoriale per agire. In particolare, sono le aree premotorie posteriori (da F2 a F4) ad essere parieto-dipendenti, mentre quelle anteriori (F5, F6 e F7) ricevono maggiori afferenze dalla corteccia prefrontale. Il circuito utile agli atti di afferramento è rappresentato dalla connessione tra l'area F5 e l'area intraparietale anteriore (AIP); il circuito mirror è rappresentato dalla connessione tra l'area F5c e l'area PFG (*ibidem*).

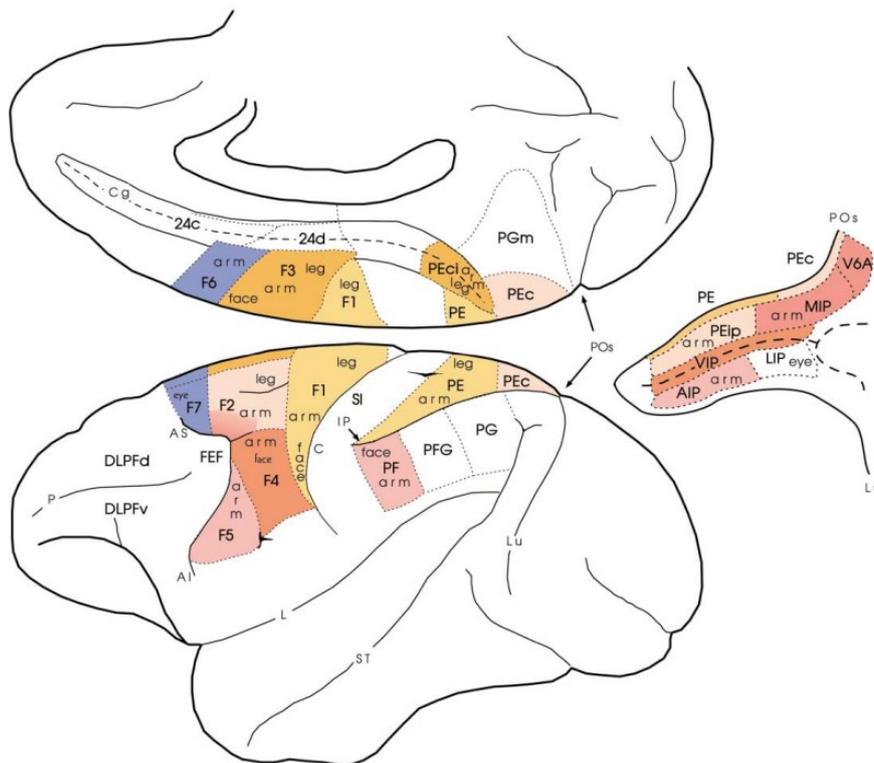


Figura 14. Visione mesiale e laterale del cervello di scimmia che mostra la parcellizzazione della corteccia motoria, della corteccia parietale posteriore e delle cortecce cingolate. Le aree motorie parieto-dipendenti e le aree parietali ad esse collegate sono indicate con lo stesso colore. Le aree prefronto-dipendenti sono indicate in blu. AI, solco arcuato inferiore; AS, solco arcuato superiore; C, solco centrale; Cg, solco cingolato; DLPFd, corteccia prefrontale dorsolaterale, dorsale; DLPFv, corteccia

prefrontale dorsolaterale, ventrale; L, solco laterale; Lu, solco lunato; P, solco principale; POs, solco parieto-occipitale; ST, solco temporale superiore. Da Rizzolatti e Luppino, 2001.

Abbiamo visto che i neuroni specchio permettono un processo di accoppiamento tra esecuzione ed osservazione degli atti motori. In altre parole, la comprensione del significato sottostante alle azioni altrui passa attraverso il confronto tra i movimenti osservati e quelli propri.

Un'ulteriore conferma del fatto che questa categoria di cellule codifica lo scopo degli atti motori osservati, è fornita dallo studio di Umiltà e colleghi (2001). Gli autori hanno scoperto che la maggior parte dei neuroni mirror dell'area F5 scarica all'osservazione di un atto di afferramento, anche quando la fase finale dello stesso è preclusa alla vista della scimmia, mentre non risponde alla pantomima né visibile né parzialmente nascosta (*Fig. 15*).

Se il neurone rispondesse in virtù della natura pittorica dell'atto di prensione, non dovrebbe rispondere quando quest'ultimo viene parzialmente nascosto; inoltre, dovrebbe scaricare anche alla mera presentazione dell'oggetto, ma così non è. L'ipotesi più plausibile è che la scarica del neurone sia dovuta ad una rappresentazione motoria interna dell'atto. In altre parole, viene evocata la rappresentazione dell'atto motorio, che permette la ricostruzione della parte oscurata.

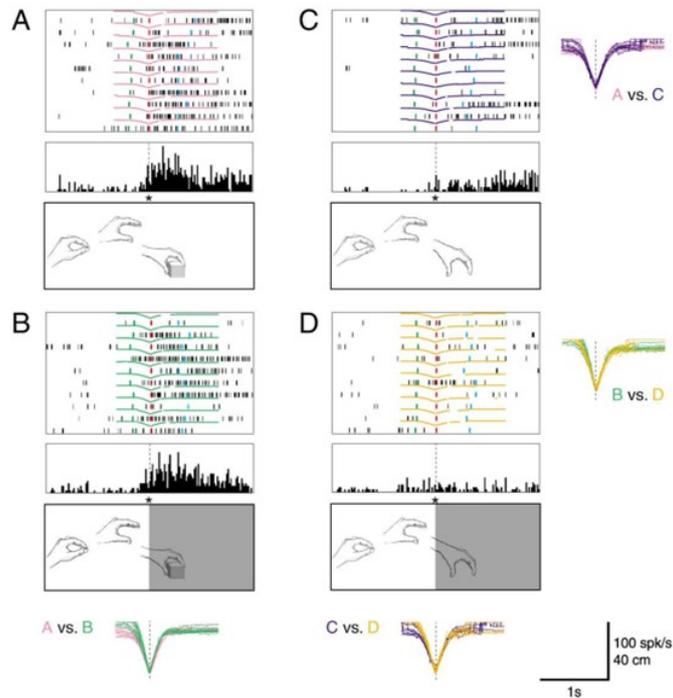


Figura 15. Esempio di un neurone che risponde all'atto motorio osservato in piena visione e in visione parzialmente nascosta, ma non in condizioni mimate. (A) afferramento in piena visione. (B) Afferramento in visione parzialmente nascosta. (C) Afferramento mimato in piena visione. (D) Afferramento mimato in visione parzialmente nascosta. Da Umiltà et al., 2001.

Vi sono anche ulteriori prove del fatto che la scarica dei neuroni specchio non riflette la natura pittorica dell'atto motorio osservato, bensì il significato di quest'ultimo. Ad esempio, Kohler e colleghi (2002) hanno dimostrato che vi sono neuroni di F5 che codificano lo scopo dell'atto motorio anche quando quest'ultimo viene presentato acusticamente. Queste cellule sono state denominate neuroni mirror audio-visivi e discriminano tra suoni di atti differenti, mostrando una selettività. Ad esempio, vi sono neuroni che rispondono specificamente all'atto di rompere della carta, sia questo eseguito, osservato o ascoltato, e non a suoni prodotti da altri atti motori. La proprietà più importante dei neuroni mirror è la congruenza tra l'atto motorio eseguito e quello osservato. Usando questo criterio di classificazione, si possono distinguere neuroni

specchio strettamente congruenti, e neuroni specchio congruenti in senso lato (Rizzolatti et al., 1996).

Altri studi si sono focalizzati sugli atti motori eseguiti con la bocca, analizzando regioni più ventrali di F5. Ferrari e colleghi (2003) hanno visto che anche in quest'area vi sono cellule con proprietà mirror, che rispondono allo stesso atto motorio, sia esso eseguito o osservato. Nello specifico, gli autori hanno preso in considerazione atti ingestivi e comunicativi. Per quanto riguarda i primi, i neuroni analizzati hanno mostrato delle proprietà simili a quelle dei neuroni mirror che codificano atti di mano (regione più mediale di F5) e sono stati denominati neuroni ingestivi. Risposte neuronali sono state ottenute anche per ciò che concerne i gesti comunicativi. Tali neuroni, denominati neuroni comunicativi, codificano, dunque, atti intransitivi, in cui non vi è interazione tra effettore e oggetto. L'aspetto più interessante è che molti dei neuroni comunicativi analizzati scaricavano all'esecuzione di atti ingestivi e all'osservazione di atti comunicativi, rivelando una non completa congruenza, in termini di scopo dell'atto, tra esecuzione ed osservazione (*Fig. 16*). Tuttavia, gli aspetti motori dell'atto eseguito e di quello osservato erano assai simili (ad esempio suzione da una siringa e protrusione delle labbra da parte dello sperimentatore).

Per spiegare la condivisione di un substrato neurale per gesti comunicativi e ingestivi, gli autori si avvalgono dell'ipotesi di Van Hooff, secondo cui i gesti comunicativi tipici delle scimmie sarebbero il frutto di un processo di ritualizzazione di atti ingestivi usati per scopi affiliativi, primo fra tutti il grooming (Van Hooff, 1962, 1967, citato in Ferrari et al., 2003). Gli atti ingestivi rappresenterebbero, dunque, la base di una forma di comunicazione. L'area F5 del macaco, omologa dell'area di Broca umana, sembra quindi implicata in funzioni di tipo comunicativo-affiliativo.

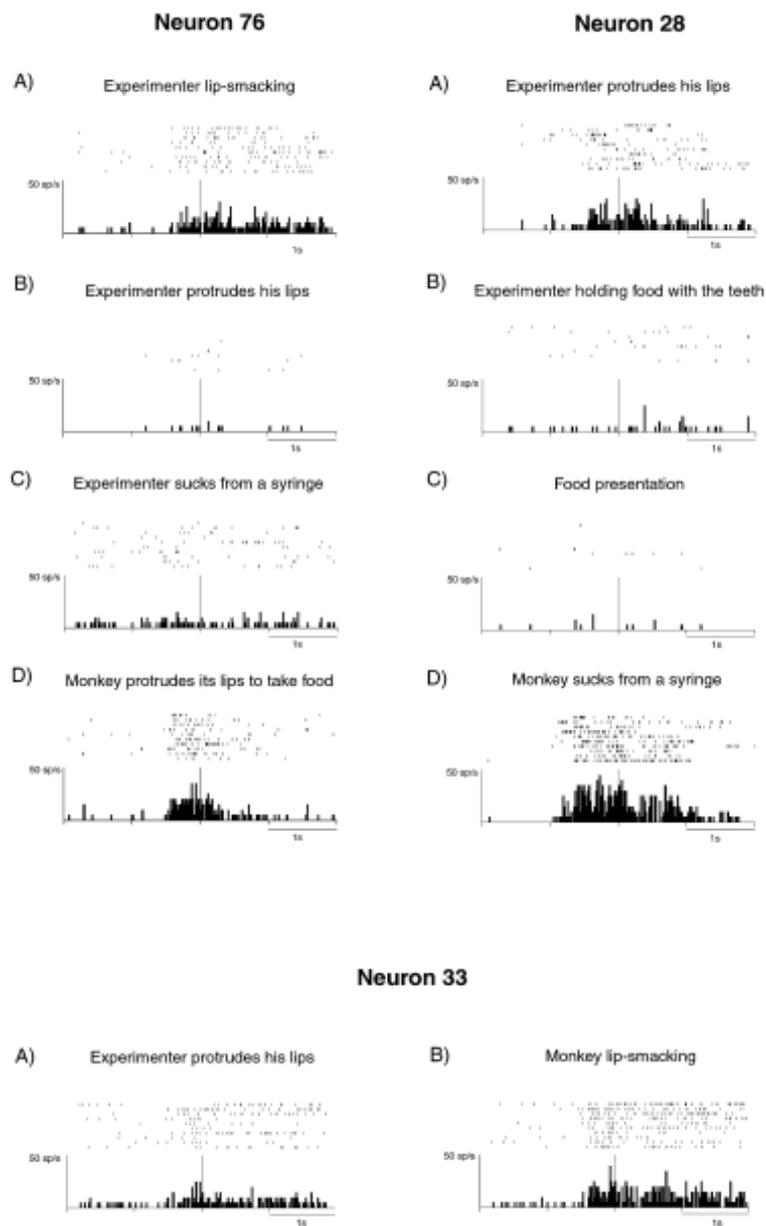


Figura 16. Esempio di 3 neuroni comunicativi. Il neurone 76 risponde all'osservazione del lip smacking (A) e all'esecuzione di un atto ingestivo con protrusione delle labbra (D). Il neurone 28 risponde all'osservazione della protrusione delle labbra (A) e all'esecuzione di un atto di suzione da una siringa (D). Il neurone 33 risponde all'osservazione della protrusione delle labbra (A) e all'esecuzione del lip smacking (B). Da Ferrari et al., 2003.

2.2.1. Il circuito di matching parieto-frontale

Se il meccanismo mirror permette di accoppiare risposte visive e motorie, è lecito chiedersi come tale processo venga generato.

Il punto di partenza potrebbe essere rappresentato dal solco temporale superiore (STS). Già nel 1989, Perrett e colleghi vi individuavano dei neuroni con proprietà simili, dal punto di vista visivo, a quelle dei neuroni mirror di F5. La differenza sostanziale risiede nel fatto che i neuroni di STS non scaricano durante l'esecuzione di atti motori, quindi sono unicamente visivi.

Dato che non esistono connessioni dirette tra il STS e l'area F5, è possibile che l'informazione visiva venga mediata, prima di raggiungere la corteccia premotoria ventrale, dal lobo parietale inferiore (Gallese et al., 2002, Rizzolatti & Sinigaglia, 2010).

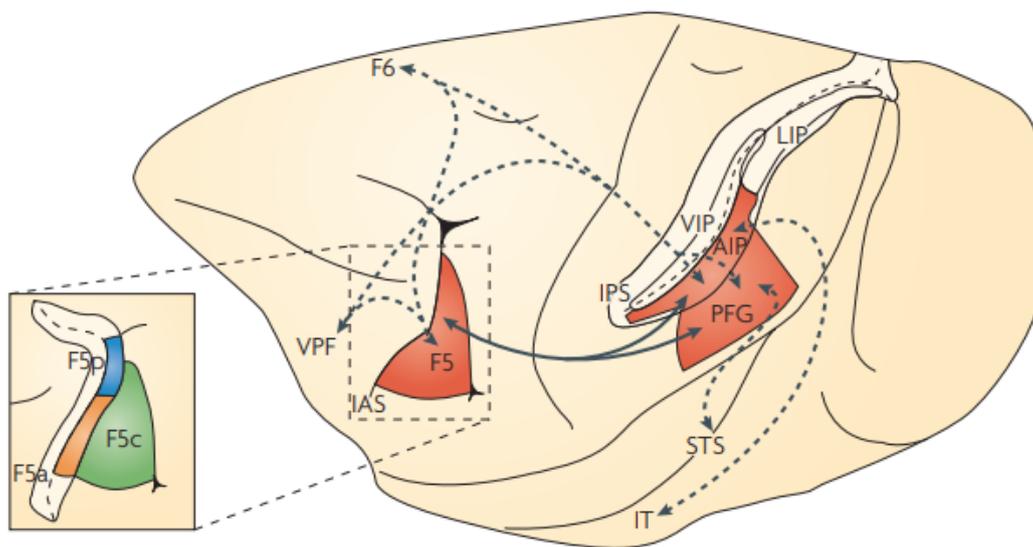


Figura 17. Visione laterale del cervello del macaco. Le aree colorate formano il circuito parieto-frontale che contiene in neuroni mirror: F5 (corteccia premotoria ventrale), area PFG (tra le aree parietali PF e PG), e area intraparietale anteriore (AIP). Il circuito parieto-frontale riceve input visivi dalle regioni del solco temporale superiore (STS) e del lobo temporale inferiore (IT). Le regioni temporali non hanno proprietà motorie. Da Rizzolatti e Sinigaglia, 2010.

L'ipotesi del circuito di matching parieto-frontale (*Fig.17*) è corroborata dal fatto che cellule con proprietà specchio sono state trovate anche nelle aree PF e PFG, nella parte più rostrale del lobo parietale inferiore. Queste due aree ricevono input da STS e inviano output alla corteccia premotoria ventrale, quindi anche a F5. La maggior parte dei neuroni di PF scarica in risposta a stimoli sensoriali e circa la metà di essi scarica anche durante l'esecuzione di azioni e movimenti compiuti dalla scimmia (Fogassi et al., 1998, citato in Rizzolatti & Craighero, 2004, e in Gallese et al., 2002). I neuroni di PF che rispondono a stimoli sensoriali (93%) sono stati ulteriormente suddivisi in somatosensoriali, visivi, bimodali; parte dei neuroni visivi risponde specificamente all'osservazione di atti motori e la maggior parte di questi mostra anche proprietà motorie (Gallese et al., 2002).

Questi ultimi, date le loro proprietà, sono stati denominati neuroni mirror parietali.

Tali cellule, così come i neuroni mirror di F5, permettono la comprensione dell'azione osservata, attraverso un meccanismo di risonanza: la comprensione dell'atto osservato si basa sul patrimonio motorio di chi la osserva, che viene attivato concependo l'atto osservato come una possibilità motoria (Rizzolatti & Sinigaglia, 2010). Inoltre, i neuroni mirror parietali, così come i neuroni mirror premotori, codificano atti motori finalizzati; quindi, scaricano in funzione dello scopo dell'azione. Ulteriori prove a riguardo sono state fornite da Fogassi e colleghi (2005). Registrando dai neuroni parietali in PFG, hanno proposto due compiti di raggiungimento-afferramento che differivano tuttavia per lo scopo finale: in un caso il macaco doveva afferrare del cibo per mangiare, nell'altro per riporlo in un contenitore. Larga parte dei neuroni registrati rispondeva solo in una delle due condizioni (*Fig.18*). Dopo una serie di controlli per escludere l'influenza di altre variabili come la forza dell'afferramento, gli aspetti cinematici o il tipo di oggetto da afferrare, gli autori hanno concluso che la codifica neuronale riguardasse lo scopo finale dell'azione.

Unit 43

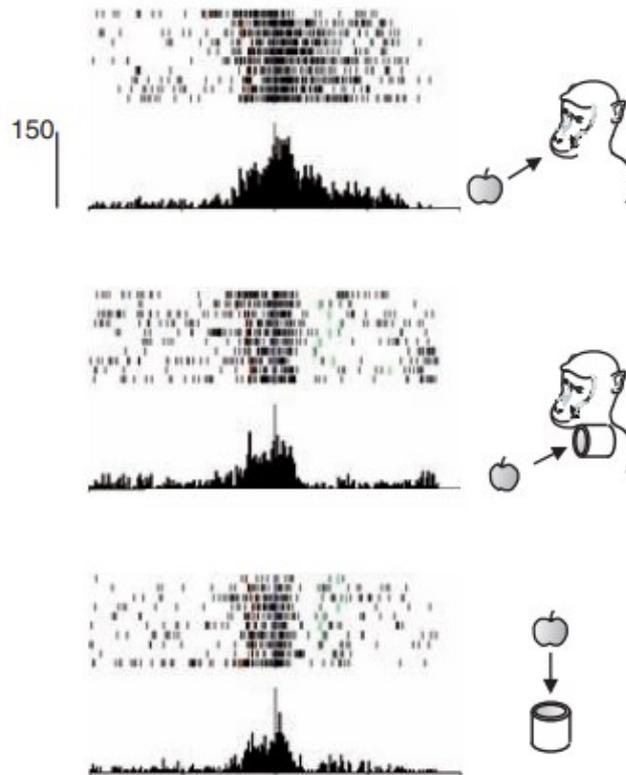


Figura 18. Scarica di un neurone del lobo parietale inferiore durante l'afferramento. L'unità 43 mostra una scarica intensa quando la scimmia afferra un pezzo di cibo con lo scopo di mangiarle, mentre mostra una scarica molto più debole quando la scimmia afferra un pezzo di cibo per posizionarlo in un contenitore, sia esso vicino all'oggetto afferrato o alla bocca dell'animale. Da Fogassi et al., 2005.

Gli autori ipotizzano un sistema di catene d'atti motori che permette la fluidità dei movimenti. I neuroni dell'afferramento sarebbero legati all'atto motorio successivo, all'interno di una catena motoria codificante l'intera azione. Tali catene intenzionali si attiverebbero in modo analogo sia in esecuzione che in osservazione: difatti, vi è una chiara congruenza tra le risposte neuronali nei due casi (Fig.19). La scarica inizia già durante la fase iniziale di afferramento, attivando una specifica catena motoria, che si rafforzerà, o si indebolirà lasciando spazio ad un'altra catena motoria, attraverso gli indizi contestuali, permettendo all'osservatore di rappresentarsi internamente lo scopo finale dell'atto osservato. L'organizzazione somatotopica del lobo parietale inferiore (IPL) facilita l'ipotesi delle catene intenzionali.

In conclusione, questa particolare organizzazione neuronale permette all'osservatore di apprendere in anticipo l'intenzione dell'agente e ciò permette ai primati – uomo compreso – di organizzare azioni appropriate all'interno delle relazioni sociali.

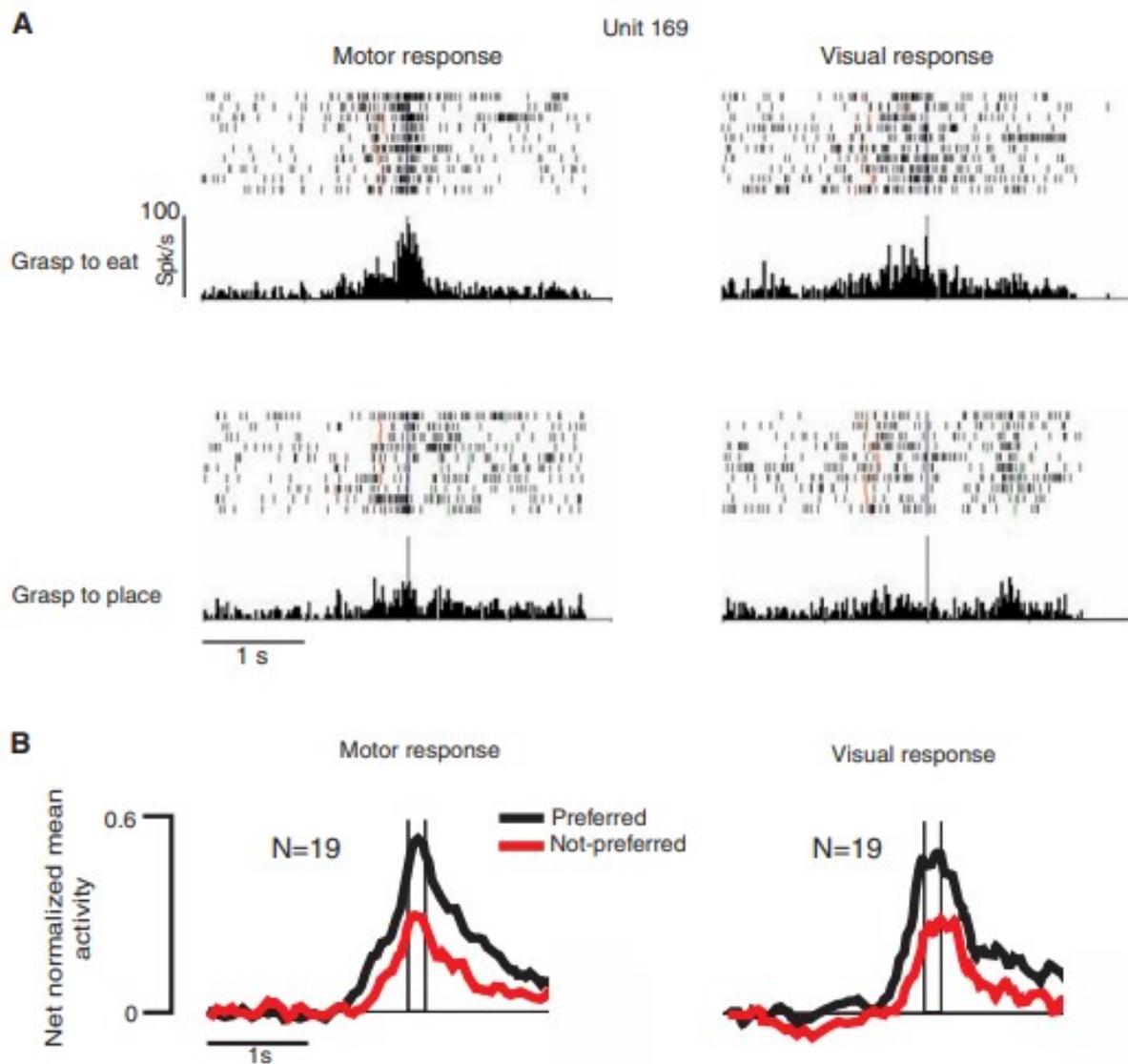


Figura 19. Congruenza tra risposte visive e motorie di un neurone mirror parietale. Quest'unità scarica più intensamente durante l'afferramento per mangiare, piuttosto che per piazzare. Da Fogassi et al., 2005.

L'ipotesi delle catene intenzionali ha portato alla nascita di un modello computazionale secondo il quale esisterebbero pool neuronali specifici per azioni con diverse finalità, nonostante gli atti motori che le compongono possano essere gli stessi (ad esempio afferrare per mangiare e afferrare per piazzare). Una tipica catena intenzionale parietale che si attiva durante un compito motorio (Fig.20) sfrutta le connessioni con la corteccia prefrontale (PFC), la quale codifica l'intenzione dell'azione. Dal lobo parietale inferiore (IPL), l'informazione passa alle aree premotorie e infine alla corteccia motoria primaria per la fase esecutiva. Infine, vi è un meccanismo di feedback a carico delle aree sensoriali, le quali permettono di monitorare l'esecuzione motoria che è stata pianificata (Chersi et al., 2011).

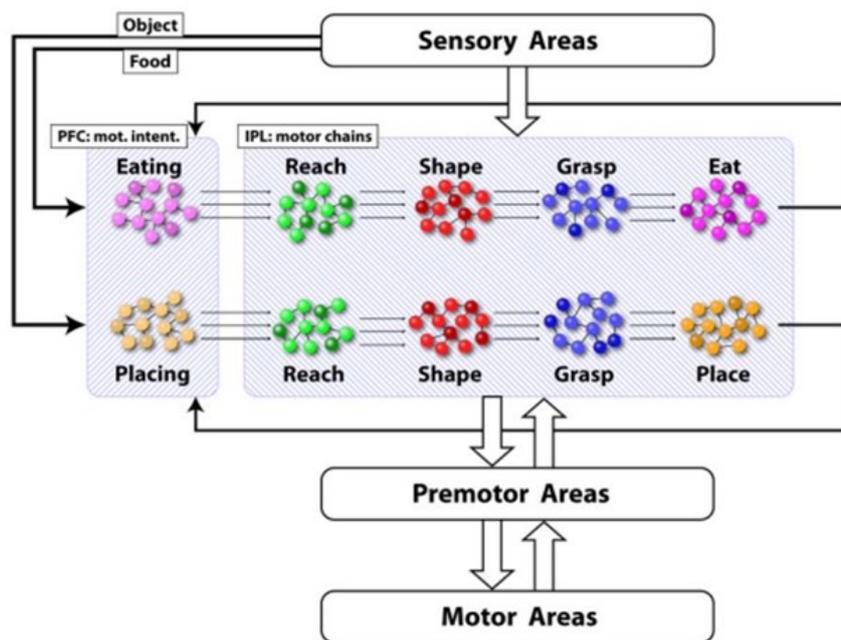


Figura 20. Rappresentazione schematica delle aree e delle popolazioni neuronali attive durante un compito motorio. Da Chersi et al., 2011.

Le catene intenzionali formate dai neuroni mirror si attivano sia durante l'esecuzione che l'osservazione. A differenza di una catena intenzionale attiva per un compito motorio, una catena tipica per un compito visivo (Fig.21) non ha un output verso la corteccia motoria primaria, poiché interviene un meccanismo di inibizione; inoltre, a differenza di quanto avviene

durante l'esecuzione, l'attivazione di una specifica catena intenzionale piuttosto che di un'altra, durante l'osservazione di un'azione, si basa su un'intenzione ipotetica, guidata dagli indizi contestuali (Chersi et al., 2011).

Ancora una volta, pare che la comprensione delle azioni ed intenzioni altrui sia mediata da un meccanismo immediato, in accordo con quanto proposto dalla teoria della simulazione e in disaccordo con quanto ipotizzato dalle teorie della teoria.

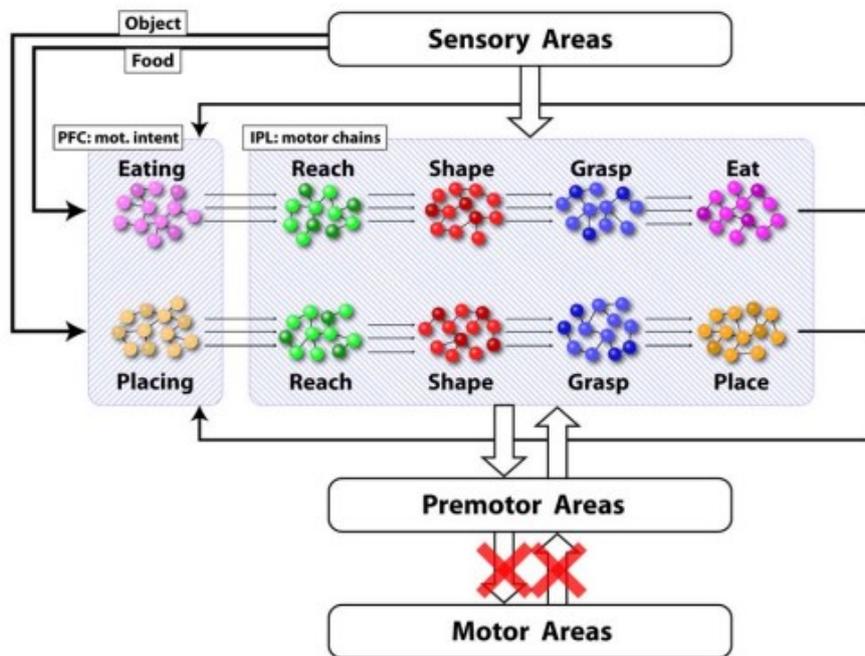


Figura 21. Rappresentazione schematica delle aree e delle popolazioni neuronali attive durante un compito visivo. Da Chersi et al., 2011.

2.2.2. Il sistema mirror nell'uomo

La scoperta dei neuroni specchio nella scimmia ha spinto a ipotizzare la presenza di un meccanismo simile anche nell'uomo. Le evidenze, oggi piuttosto numerose, circa l'esistenza e il funzionamento del sistema mirror umano sono arrivate da studi condotti sulle popolazioni neuronali, data l'impossibilità di utilizzare tecniche invasive sull'uomo.

Già nel 1995, Fadiga e colleghi hanno fornito una prima prova attraverso l'utilizzo della stimolazione magnetica transcranica (TMS). La loro ipotesi era semplice: se la corteccia premotoria umana, così come quella della scimmia, si attiva durante l'osservazione di atti motori, tale attivazione dovrebbe produrre un aumento dei potenziali motori evocati (MEP) elicitati attraverso la stimolazione magnetica della corteccia motoria.

Gli autori hanno quindi analizzato i MEP in risposta a varie condizioni, notando come sia nell'osservazione di atti motori finalizzati, come l'afferramento, che di gesti intransitivi, è stato rilevato un aumento dei MEP solo nei muscoli coinvolti nell'esecuzione dello stesso atto osservato. Quindi, proprio come accade nel sistema mirror della scimmia, osservazione ed esecuzione di uno stesso atto reclutano gli stessi circuiti motori. Non vi era aumento dei MEP, invece, nel caso di osservazione di un oggetto statico o di un compito di natura attenzionale.

Appena qualche anno più tardi, le tecniche di brain imaging hanno permesso di localizzare le aree coinvolte nel meccanismo mirror umano (gli studi elettrofisiologici non consentono una localizzazione precisa). I primi studi (Grafton et al., 1996; Rizzolatti et al., 1996) hanno evidenziato l'attivazione di aree temporali, parietali e frontali omologhe a quelle che compongono il circuito mirror della scimmia. In particolare, Rizzolatti e colleghi (1996) hanno utilizzato la tomografia a emissione di positroni (PET) per vedere le aree attive durante l'osservazione e l'esecuzione di atti di afferramento, utilizzando la mera osservazione di un oggetto come controllo. I risultati hanno mostrato l'attivazione della corteccia medio-temporale

e della parte più caudale del giro frontale inferiore. Queste due attivazioni corrispondono alle aree 21 e 45 di Brodmann e sembrano essere gli omologhi funzionali di STS ed F5 nella scimmia. I risultati di Grafton e colleghi (1996) hanno evidenziato, durante l'osservazione di atti di afferramento, l'attivazione del solco temporale superiore nella sua parte più rostrale, del giro frontale inferiore (area 45), della corteccia parietale inferiore nella sua parte più rostrale (area 40, presunta omologa di PF nella scimmia), e della corteccia premotoria dorsale.

Con l'utilizzo della risonanza magnetica funzionale (fMRI), studi successivi hanno portato ad una localizzazione più precisa rispetto alla PET (si veda, ad esempio, Grèzes et al., 2003).

Buccino e colleghi (2001) hanno evidenziato come il sistema mirror umano consti di circuiti motori organizzati somatotopicamente: l'osservazione di atti di bocca attiva porzioni più laterali della corteccia premotoria, quella degli atti di mano attiva porzioni mediali, e quella degli atti di piede porzioni ancora più mediali. Oltre alle attivazioni premotorie, sono emerse anche attivazioni parietali, anch'esse organizzate somatotopicamente, seppure in modo più grossolano. In particolare, l'osservazione di atti di bocca attivava regioni più rostrali, quelle di mano regioni caudali, e quelle di piede regioni ancor più caudali. Un atto motorio compiuto da un altro, quindi, "risuona" nel cervello di chi osserva, attraverso l'attivazione della rappresentazione motoria corrispondente.

Filimon e coll. (2007), analizzando le attivazioni in fMRI in risposta a tre condizioni diverse (*Fig.22*), hanno dimostrato che l'osservazione di un atto di raggiungimento, quindi un atto finalizzato del braccio, attiva il solco intraparietale (fino al lobulo parietale superiore) e un'ampia regione premotoria, in una zona più dorsale rispetto a quella che si attiva per atti di afferramento. L'esecuzione dello stesso atto attiva le stesse aree, confermando la natura mirror delle risposte, oltre alle ovvie attivazioni della motoria primaria e della corteccia somatosensoriale. Un'ultima condizione, di immaginazione dello stesso atto motorio, attiva le stesse aree cerebrali della condizione osservativa, con l'aggiunta di un'attivazione premotoria

mesiale che coinvolge la corteccia supplementare (SMA) e la corteccia pre-supplementare (pre-SMA), utili all'attività immaginativa. Tutte e tre le condizioni attivano lo stesso network parieto-frontale: vi sono sovrapposizioni a livello della corteccia premotoria dorsale, in quella parietale superiore e a livello del solco intraparietale.

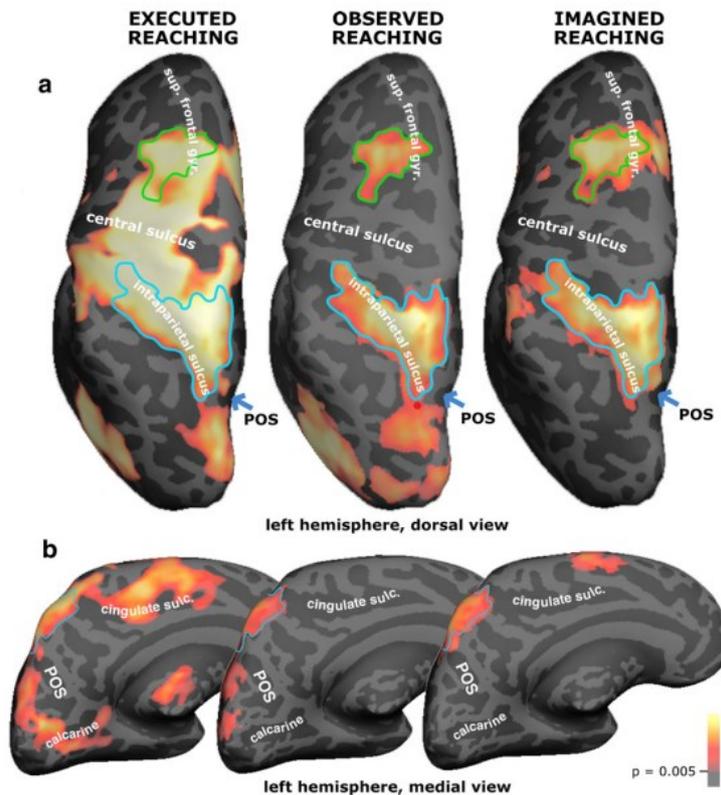


Figura 22. Risultato della sovrapposizione tra atti di raggiungimento eseguiti, osservati e immaginati nell'area premotoria dorsale sinistra (solco e giro frontale superiore) e nelle aree parietali posteriori sinistre. (A) vista dorsale dell'emisfero sinistro. (B) vista mediale dell'emisfero sinistro. Calcarine = solco calcarino; cingulate sulc. = solco cingolato; POS = solco parieto – occipitale; Sup. frontal gyr. = giro frontale superiore. Le aree delineate in verde e azzurro rappresentano attivazioni comuni per tutte le tre condizioni.

In base ai contributi delle tecniche di brain imaging emerge, quindi, una serie di attivazioni parieto-frontali (Cattaneo & Rizzolatti, 2009). Tali attivazioni sono riportate nella Figura 23.

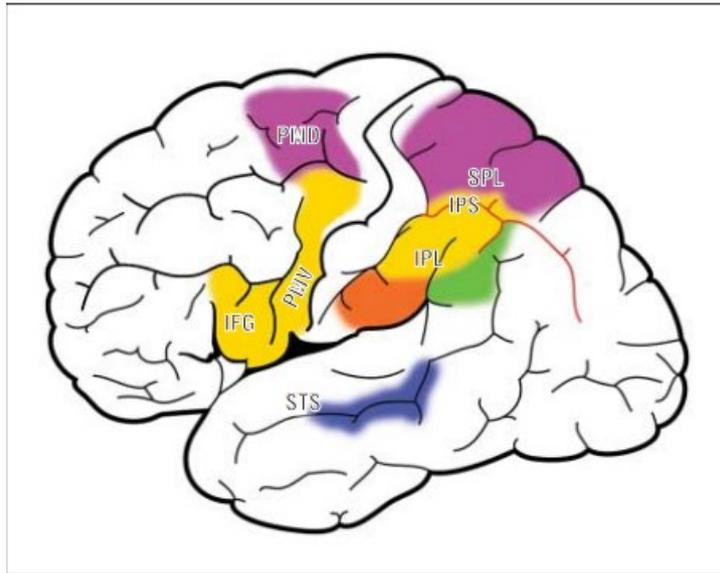


Figura 23. Aree corticali coinvolte nel sistema mirror parieto-frontale in risposta a differenti tipi di atti motori. Il giallo indica movimenti transitivi di tipo distale: attivazioni del giro frontale inferiore (IFG, area 44 e parte dell'area 45 di Broadmann), della corteccia premotoria ventrale (PMV, omologa di F4 ed F5), del solco intraparietale (IPS) e del lobulo parietale inferiore (IPL); Il viola indica movimenti di raggiungimento: attivazioni della corteccia premotoria dorsale (PMD) e del lobulo parietale superiore (SPL); in blu: porzioni del solco temporale superiore (STS) che rispondono all'osservazione di movimenti dell'arto superiore; l'area arancione indica l'utilizzo di strumenti (parte più rostrale del giro sovramarginale); l'area verde indica la risposta a movimenti di tipo intransitivo (parte posteriore del giro sovramarginale, che si estende nel giro angolare). Da Cattaneo & Rizzolatti, 2009.

Il sistema specchio umano sembra quindi coinvolgere più aree rispetto alla scimmia, tenendo tuttavia presente che le tecniche utilizzate per le indagini differiscono molto tra le due specie. Un'altra differenza tra i due circuiti è data dalla capacità di quello umano di attivarsi in risposta ad atti intransitivi; inoltre sembra esservi anche un'area specchio specifica per l'utilizzo di strumenti, situata nella parte anteriore del lobulo parietale inferiore. Nonostante l'abilità di alcuni primati non umani nell'utilizzo di strumenti, sembra che la capacità di comprendere le azioni svolte con gli utensili e la relazione causale tra il loro utilizzo e il risultato che ne consegue sia una prerogativa esclusivamente umana (Peeters et al., 2009).

Il funzionamento del sistema mirror sembra, quindi, in perfetto accordo con la teoria dell'Embodied Cognition (Gallese, 2007). La cognizione sociale è sostenuta e mediata dalla natura corporea e da meccanismi di tipo specchio, e la comprensione dell'azione altrui nasce

dal repertorio motorio di chi osserva l'azione, a partire dal quale avviene il processo di matching tra esecuzione e osservazione. Non è un caso, infatti, che l'osservazione di atti che non rientrano nel patrimonio motorio dell'osservatore non elicitino una risposta di natura mirror. A tal proposito, Buccino e collaboratori (2004) hanno condotto uno studio di fMRI, i cui risultati (*Fig.24*) hanno evidenziato che l'osservazione di un atto comunicativo lontano dal repertorio motorio dell'uomo non attiva, in quest'ultimo, nessuna area mirror. La prima parte dell'esperimento comportava l'osservazione di tre videoclip in cui un uomo, una scimmia e un cane effettuavano lo stesso atto motorio: mordere. In tutte e tre le condizioni, è emersa la stessa attivazione mirror, a livello del lobulo parietale inferiore, del giro frontale inferiore e della corteccia premotoria ventrale. Ciò è plausibile, in quanto l'atto di mordere fa parte del repertorio motorio umano. La seconda parte dello studio, invece, ha dato risultati diversi. Le attivazioni corticali ricavate mostravano una forte attività a livello dell'area di Broca (regione posteriore del giro frontale inferiore) nel caso dell'osservazione di un uomo che muove le labbra e, in misura minore, di una scimmia che effettua lip-smacking, atti motori conosciuti e riproducibili dall'uomo. Nel caso dell'osservazione di un cane che abbaia, invece, non è stata rilevata alcuna attivazione del giro frontale inferiore, né di altre regioni mirror. L'abbaiare del cane, dunque, come altre azioni di cui l'uomo non ha esperienza diretta, non viene mappato sul sistema motorio dell'essere umano che lo osserva. Gli autori hanno concluso suggerendo che la comprensione di un atto motorio assente nel repertorio umano passa, piuttosto, da un riconoscimento di tipo visivo. Non a caso, vi è una forte attivazione del solco temporale superiore, noto per essere un'area utile alla codifica del movimento biologico, in risposta all'osservazione del cane che abbaia (Buccino et al., 2004).

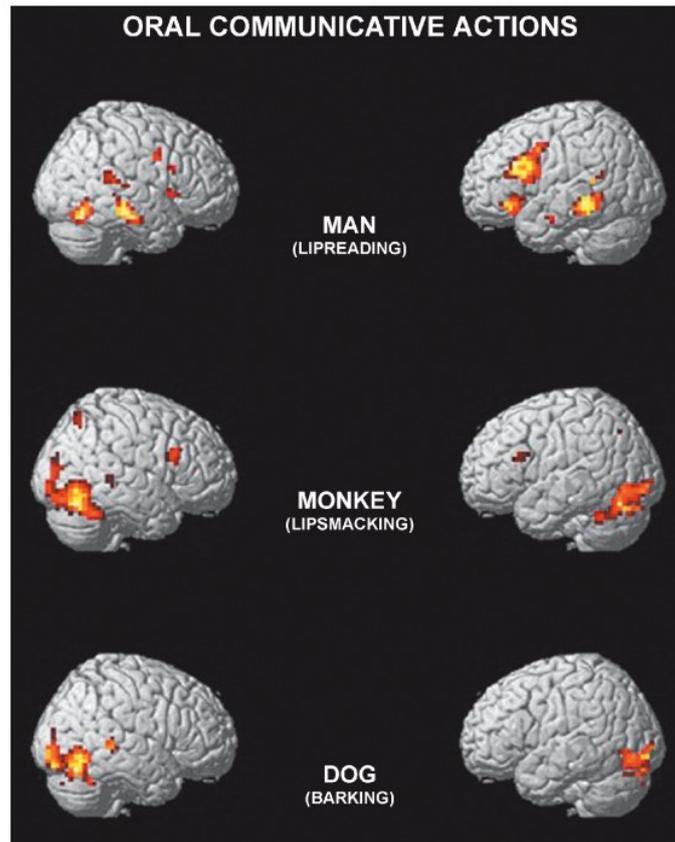


Figura 24. Aree corticali attive durante l'osservazione di atti comunicativi orali eseguiti da un uomo (silent speech), una scimmia (lip-smacking), e un cane (abbaiare). Da Buccino et al., 2004.

Vi sono, dunque, altri meccanismi che permettono la comprensione di un'azione eseguita da qualcun altro; sembra chiaro, tuttavia, che solo un meccanismo di simulazione incarnata, mediato dall'attività del sistema specchio, permette di comprendere in modo implicito, pieno e immediato “come ci si sente” ad eseguire un determinato atto motorio (Gallese, 2007).

Inoltre, sono stati effettuati alcuni studi che dimostrano che maggiore è la familiarità, a livello esecutivo, con le azioni osservate, più intensa sarà la risposta del sistema mirror.

Tra questi, un esperimento fMRI di Calvo-Merino e colleghi (2005) ha voluto mettere a confronto la risposta mirror di tre gruppi di soggetti: uno formato da esperti danzatori classici, uno da maestri di capoeira e uno da inesperti in qualunque forma di danza. Alla visione di due videoclip diversi, uno che mostrava passi classici e uno passi di capoeira, è stato visto che in generale le aree mirror si attivavano maggiormente negli esperti piuttosto che negli inesperti;

in aggiunta, il sistema specchio dei due gruppi di ballerini si attivava maggiormente all'osservazione del proprio stile di danza. L'anno successivo, gli stessi autori hanno approfondito lo studio per escludere che le differenze attivazionali tra i gruppi fossero dovute ad una maggiore esperienza visiva piuttosto che esecutiva. Ai maestri di capoeira è stato chiesto di osservare passi compiuti da uomini o da donne (i passi della capoeira differiscono in base al genere). È emerso che l'attivazione mirror era maggiore quando il genere dell'osservatore e del protagonista del filmato coincidevano, ovvero quando i passi osservati riflettevano maggiormente il repertorio dell'osservatore (Calvo-Merino et al., 2006).

Ancora una volta, il funzionamento del sistema mirror passa dalle competenze motorie di chi lo sfrutta. È plausibile supporre che le eccezionali abilità di LeBron James nell'anticipare i passaggi avversari, leggere gli schemi con estrema immediatezza, prevedere con largo anticipo le intenzioni altrui sul campo, si riflettano in un sistema mirror che dà il meglio di sé durante l'attività cestistica, sia essa eseguita o osservata. Difatti, come sottolineato nello studio precedentemente citato, un soggetto esperto in una determinata attività motoria non si basa solo sulle informazioni visive ma soprattutto su un elevato livello di risonanza motoria. Ciò è corroborato anche da un esperimento del 2008, a cura di Aglioti e collaboratori, nel quale sono stati indagati i meccanismi di risonanza motoria in giocatori di basket professionisti. È stato evidenziato che, in confronto a giocatori novizi e watchers, gli esperti sono in grado di predire con maggior anticipo e accuratezza l'esito di un tiro libero. Inoltre, l'analisi psicofisica ha rivelato che il giudizio relativo a quest'ultimo viene fornito a partire dalla lettura della cinematica del movimento di tiro, mentre le altre due categorie di soggetti si basano su informazioni visive relative alla traiettoria del tiro (infatti sono più tardivi nel fornire un giudizio sulle conseguenze del tiro). Infine, l'utilizzo della TMS ha mostrato un aumento dell'eccitabilità motoria nei giocatori esperti durante l'osservazione del tiro libero; non vi era, invece, aumento dell'eccitabilità motoria durante l'osservazione di un calcio di punizione.

Effettivamente, l'accresciuta attività neuronale nella corteccia motoria sembra essere selettiva per l'osservazione di azioni ampiamente apprese e praticate. Gli autori hanno concluso che la condivisione di codici cognitivi e neurali tra percezione e azione potrebbe risultare cruciale ai fini dell'eccellenza sensorimotoria da parte degli atleti professionisti.

È chiaro, quindi, che la capacità di leggere e anticipare le azioni, così come le intenzioni degli avversari, da parte dei giocatori esperti riposa su un meccanismo di risonanza motoria, quindi su un sistema che matcha esecuzione e osservazione in modo eccellente. In particolare, sembra che il giro frontale inferiore caudale giochi un ruolo predominante nella predizione delle intenzioni altrui (Iacoboni et al., 2005).

2.2.3. Un meccanismo di tipo mirror per il riconoscimento e la comprensione delle emozioni

Arrivati a questo punto, è lecito porsi delle domande circa il riconoscimento delle emozioni altrui. Innanzitutto, è ovvio che le azioni e le intenzioni altrui, la cui comprensione è mediata da meccanismi di tipo mirror, non sono asettiche, ma intrise di emotività. Ogni azione è caratterizzata da una forza affettiva intrinseca all'azione stessa. Una stessa azione, compiuta in due momenti diversi, può avere lo stesso scopo ma essere espressa in modo diverso, ad esempio con tranquillità nel primo caso e con rabbia nel secondo. Queste dinamiche affettive che si riflettono nelle caratteristiche dell'azione, rivestendo il modo in cui essa si presenta, sono state definite "vitality forms" da Daniel Stern (2010). L'autore suggerisce che la vitalità di un'azione emerge, come una Gestalt, dal legame che si forma tra le caratteristiche del movimento, quali direzionalità, spazio, tempo e forza, e l'intenzione (*ibidem*).

Di Cesare e colleghi, in collaborazione con Daniel Stern, hanno inaugurato un filone di studi in fMRI relativo ai vitality forms. In un primo studio (Di Cesare et al., 2014) si sono valutate due condizioni, what e how, in cui i soggetti studiati dovevano osservare due clip video indicando, nel primo caso, se tali clip differivano in termini di scopo dell'azione e, nel secondo caso, se le stesse clip differivano in termini di vitality forms (in una clip, l'azione era effettuata in modo energico, nell'altra in modo gentile). I risultati hanno mostrato, soprattutto nella condizione what, forti attivazioni del lobo parietale posteriore, della corteccia premotoria dorsale e inferiore sinistra e del giro frontale inferiore; la condizione how ha rivelato un'intensa attività nel lato destro della regione dorso-centrale dell'insula. Inoltre, è stata riscontrata anche un'attivazione da parte dell'ippocampo. Secondo gli autori, la comprensione dei vitality forms che accompagnano le azioni potrebbe essere mediata da un circuito formato da insula dorso-centrale destra, aree somatosensoriali e ippocampo.

L'argomento è stato ripreso l'anno successivo, attraverso uno studio fMRI che valutava i soggetti in tre condizioni: osservazione, immaginazione ed esecuzione. In ognuna di queste, un'azione (nello specifico, porgere un oggetto) veniva svolta in modo rude o gentile, esprimendo dunque due vitality forms differenti.

Gli autori hanno osservato che in tutti i casi vi era un'attivazione dell'insula dorso-centrale, oltre che del circuito parieto-frontale, in particolare a livello della corteccia parietale posteriore e della premotoria dorsale (Di Cesare et al., 2015). I risultati sono riportati nella *Figura 25*.

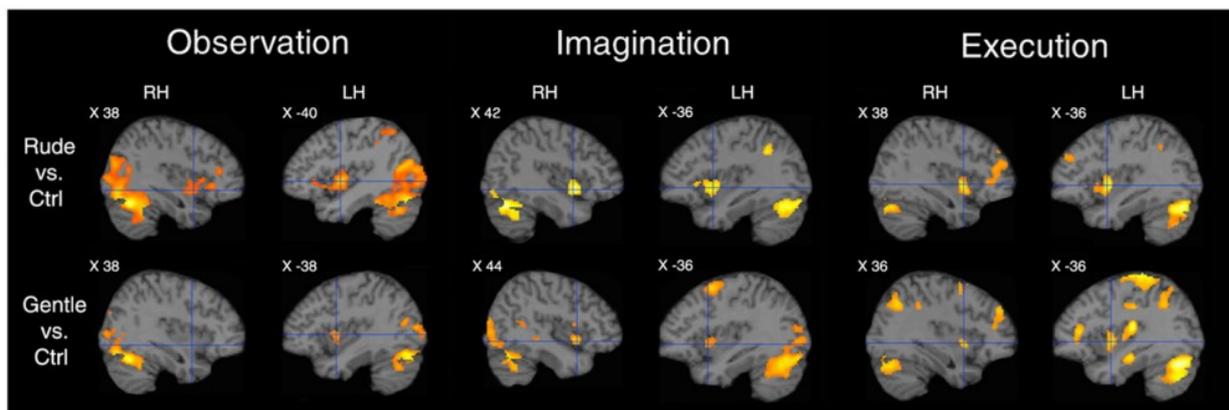


Figura 25. Attivazioni cerebrali durante l'osservazione, l'immaginazione e l'esecuzione di azioni con due vitality forms differenti. Le sezioni parasagittali in figura mostrano le attivazioni dell'insula nei due emisferi nell'analisi del contrasto tra azione rude e controllo (in alto) e azione gentile e controllo (in basso). Da Di Cesare et al., 2015.

A differenza dei vitality forms, che colorano costantemente le azioni umane, le emozioni basilari si presentano sotto forma di eventi brevi e intensi, accompagnati da risposte visceromotorie (Stern, 2010). È possibile che il riconoscimento delle emozioni altrui passi da un meccanismo di tipo specchio e da una logica di risonanza motoria? Che anche le emozioni vengano comprese a partire dalla condivisione e attivazione dello stesso substrato neurofisiologico in esecuzione e osservazione?

Sono numerosi gli studi che, negli ultimi due decenni, hanno mostrato che le stesse regioni coinvolte nel controllo e nella regolazione delle emozioni, si attivano anche durante l'osservazione di manifestazioni emotive da parte degli altri. Tra le regioni in questione vi sono l'amigdala, l'insula e la corteccia cingolata, le quali formano un network coinvolto nell'espressione e percezione delle manifestazioni emotive (Bonini et al., 2022).

Già nel 1999, Nakamura e collaboratori hanno utilizzato la tomografia a emissione di positroni (PET) per identificare le aree coinvolte durante l'osservazione e valutazione di emozioni facciali. Gli autori hanno riscontrato l'attivazione più intensa a livello della corteccia frontale inferiore destra, evidenziando il coinvolgimento di tale regione nel processamento dei segnali

comunicativo-emozionali e sottolineando il legame che potrebbe intrattenere con il meccanismo mirror che accoppia osservazione ed esecuzione di una stessa azione.

Studi più recenti hanno offerto una migliore risoluzione delle immagini grazie all'utilizzo della fMRI. Tra questi, un esperimento di Leslie, Johnson-Frey e Grafton (2004), ha rimarcato la lateralizzazione attivazionale durante l'osservazione di emozioni facciali, a livello della corteccia premotoria ventrale destra (mentre l'attivazione risultava bilaterale in una condizione di imitazione), fortificando l'ipotesi un meccanismo di rispecchiamento utile all'elaborazione delle espressioni emotive e di un substrato neurale per l'empatia.

Tra gli studi più rilevanti, va sicuramente menzionato il lavoro del gruppo di Carr (2003), in cui i soggetti vengono sottoposti ad una condizione di osservazione e ad una di imitazione di sei volti che esprimono le sei emozioni di base: sorpresa, gioia, paura, rabbia, tristezza e disgusto (si veda Paul Ekman, 1992). I risultati (*Fig.26*) segnalano l'attivazione di regioni premotorie (inclusa la corteccia frontale inferiore), della corteccia temporale superiore, dell'insula e dell'amigdala. Tale attività cerebrale risulta più intensa nel caso dell'imitazione. Gli autori concludono che la nostra comprensione delle emozioni altrui passa da un meccanismo di rappresentazione dell'azione che permette un processo empatico. In questo contesto, l'insula gioca un ruolo fondamentale, date le connessioni della sua parte anteriore disgranulare con il sistema limbico, la corteccia frontale inferiore, la corteccia parietale posteriore e quella temporale superiore.

L'ipotesi, pertanto, è che il processo empatico coinvolga il sistema di rispecchiamento temporo-fronto-parietale e le aree del sistema limbico, utilizzando l'insula disgranulare come perno del processo. Di fatto, la maggiore attività di amigdala e insula durante la condizione di imitazione riflette l'influenza modulatoria che il circuito mirror di rappresentazione dell'azione esercita sul sistema limbico (Carr et al., 2003).

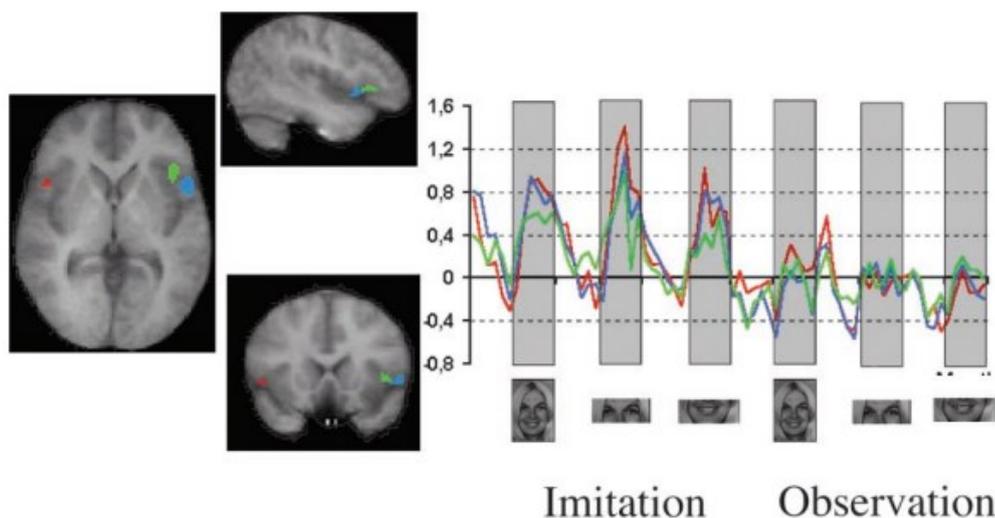


Figura 26. Attivazioni dell'insula destra (in verde) e della corteccia frontale inferiore destra (in blu) e sinistra (in rosso). Le serie temporali sono codificate con i colori corrispondenti. Il profilo di attività di queste tre regioni è estremamente simile per l'intera serie di compiti. Da Carr et al., 2003.

Infine, i ricercatori (*ibidem*) puntualizzano che, in base allo scopo del loro lavoro, hanno trattato l'emozione in qualità di entità unificata, avendo ben noto che emozioni di base differenti sono legate a regioni cerebrali differenti. Nel caso dell'insula, un'ampia letteratura dimostra che tale struttura mostra una differenziazione anatomico-funzionale. Allo scopo del presente elaborato, risulta sufficiente evidenziare che la regione anteriore dell'insula risulta specificamente implicata nella percezione del disgusto. Essa, infatti, presenta connessioni con i centri gustativi e olfattivi, attivandosi in risposta a stimoli di tale natura e provocando reazioni visceromotorie se stimolata (Rizzolatti & Sinigaglia, 2006).

Tale regione insulare, inoltre, riceve input da un'area del solco temporale superiore che risponde alla visione dei volti. Non è un caso, d'altronde, che l'osservazione di espressioni facciali di disgusto negli altri attivi proprio il lobo insulare anteriore (Phillips et al., 1997).

Ulteriori evidenze sono fornite da studi di neuropsicologia clinica. Paradigmatico è il caso del paziente NK, che a seguito di una lesione a livello dell'insula e di alcune regioni ad essa collegate come il putamen e il nucleo caudato, non percepisce più l'emozione del disgusto: né

alla vista di scenari disgustosi, né quando gli vengono presentate espressioni rappresentanti tale emozione, né con presentazioni di suoni tipicamente associati al disgusto; la percezione e il riconoscimento delle altre cinque emozioni basilari risulta conservata (Calder et al., 2000).

La compromissione della capacità di percepire il disgusto è dimostrata anche dai soggetti con la malattia di Huntington, i quali presentano danni al putamen e ad altre regioni striatali (Sprengelmeyer et al., 1996).

Alla luce degli studi citati, sembra che, anche nel caso dell'insula, emerga un meccanismo di rispecchiamento: la regione insulare anteriore si attiva sia alla percezione del disgusto in prima persona, che all'osservazione dello stesso, espresso sul volto degli altri.

Ciò è stato confermato da uno studio fMRI apposito, in cui i soggetti erano sottoposti a due condizioni: una di percezione del disgusto in prima persona, attraverso l'inalazione di un odore, e una di osservazione, attraverso la visione di videoclip rappresentanti l'espressione facciale del disgusto. I risultati (Fig.27) sono stati quelli previsti: entrambe le condizioni attivavano la medesima regione sinistra dell'insula anteriore e, in misura minore, anche della corteccia cingolata anteriore dell'emisfero destro (Wicker et al., 2003).

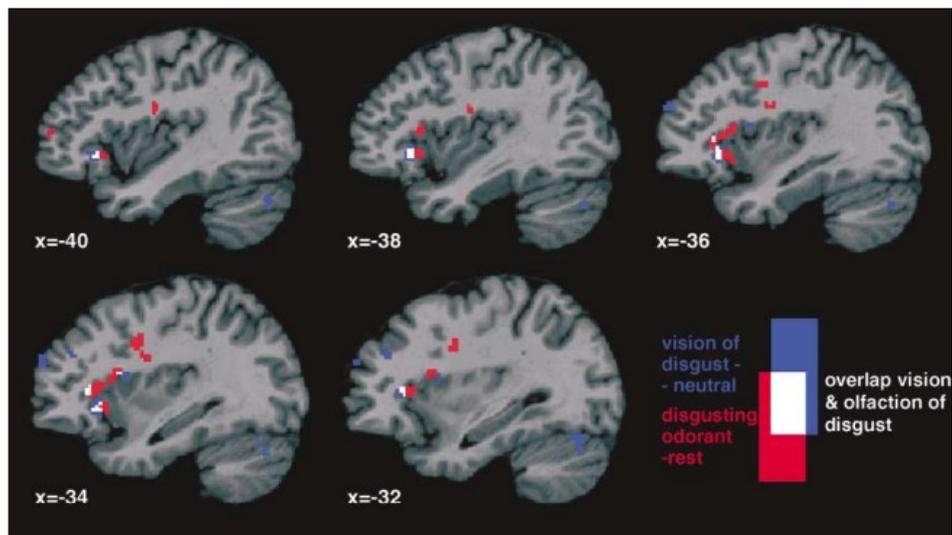


Figura 27. Sovrapposizione (in bianco) tra le attivazioni durante l'osservazione (in blu) e durante la percezione, in prima persona, del disgusto. I risultati sono sovrapposti su sezioni parasagittali di un cervello MNI standard. Da Wicker et al., 2003.

Un lavoro più recente ha analizzato il riconoscimento dell'emozione del disgusto attraverso tre condizioni: una di percezione in prima persona, attraverso l'ingerimento di un liquido, una di osservazione di espressioni facciali, e una di immaginazione tramite la lettura di un brano.

Anche in questo caso, tutte le condizioni esaminate hanno portato all'attivazione dell'insula anteriore. Tali risultati rappresentano un'ulteriore prova di un meccanismo di rispecchiamento unificante per la comprensione del comportamento altrui (Jabbi et al., 2008).

Un aspetto molto interessante dello studio di Jabbi e colleghi (*ibidem*) risiede nel fatto che, sebbene tutte e tre le condizioni attivino la stessa porzione insulare e l'operculum frontale inferiore (legato ad una consapevolezza di tipo enterocettivo), le suddette aree daranno vita a percorsi connettivi - con il resto del cervello - diversi per ciascuna delle tre condizioni. Ciò spiega il motivo per cui il riconoscimento del disgusto negli altri (o tramite un'esperienza immaginativa) non conduca ad un'esperienza visceromotoria tipica del disgusto percepito in prima persona. Ancora una volta, ci troviamo davanti ad un processo di embodied simulation.

Per quanto concerne l'altra struttura precedentemente menzionata, ovvero l'amigdala, è noto il suo legame con la paura (Phillips et al., 1997; Phillips et al., 1998)

Questa regione cerebrale, infatti, si attiva in risposta ad espressioni facciali o vocali di paura; inoltre, anche l'ippocampo destro si attiva in risposta a stimoli paurosi (Phillips et al., 1998).

Un'altra emozione legata al lavoro dell'amigdala è la rabbia. Essa, infatti, si attiva in risposta all'espressione facciale della rabbia; in più, sembra esservi una risposta lateralizzata in funzione del livello di consapevolezza dello stimolo da parte del soggetto (Morris, Öhman & Dolan, 1998).

Ancora per quanto concerne la rabbia, è stato riscontrato che l'osservazione di un'azione effettuata da un soggetto che esprime rabbia, attiva il circuito mirror (in particolare giro precentrale, giro frontale inferiore sinistro e area motoria pre-supplementare) in modo più

intenso rispetto alla visione del solo volto che esprime rabbia o ad un'azione neutra. Tale modulazione del meccanismo di rispecchiamento non si osserva per l'emozione della gioia (Ferri et al., 2013).

Una terza struttura del network neurale per l'espressione e riconoscimento delle emozioni è rappresentata dalla corteccia cingolata.

Anche in questo caso ritroviamo un meccanismo di rispecchiamento, in quanto è stato dimostrato, attraverso l'analisi di singoli neuroni in pazienti neurochirurgici pronti per essere sottoposti a procedure di cingulotomia, che la parte anteriore della corteccia cingolata (ACC) si attiva sia alla percezione di stimoli dolorosi che all'osservazione della medesima percezione da parte degli altri (Hutchison et al., 1999).

I risultati di molti esperimenti indicano l'esistenza di un circuito sottostante alla percezione empatica del dolore, costituito da corteccia cingolata anteriore e insula anteriore, le quali si attivano sia quando si esperisce dolore in prima persona, sia quando lo si osserva (*Fig.28*), anche attraverso una semplice fotografia (Jackson, Meltzoff & Decety, 2005).



*Figura 28. Fotografie di mani e piedi rappresentanti condizioni di dolore (Pain) e neutrali (No Pain).
Da Jackson, Meltzoff & Decety, 2005.*

Il lavoro più impattante sui meccanismi empatici del dolore è, probabilmente, quello di Tania Singer e collaboratori, attraverso cui si è riscontrato che per attivare il circuito formato da corteccia cingolata anteriore e insula anteriore è sufficiente sapere che l'altro sta provando dolore. Non è necessario, pertanto, osservare direttamente il dolore esperito dall'altro. Nell'esperimento, infatti, queste due regioni si attivavano ogni volta che appariva un simbolo su uno schermo, indicando che in quel momento preciso il partner del soggetto stava ricevendo una breve scarica elettrica. Gli autori, in conclusione, hanno suggerito che il processo empatico è mediato da caratteristiche affettive (Singer et al., 2004)

In aggiunta, sembra che le differenze individuali legate al processo empatico si riflettano in attivazioni più intense nella corteccia cingolata anteriore e nell'insula anteriore sinistra (*ibidem*); in modo analogo, un alto quoziente empatico si riflette in maggiori attivazioni della mimica facciale di chi osserva le espressioni emotive altrui (Sonnby-Borgström, Jönsson & Svensson, 2003).

Un meccanismo di tipo mirror è stato ritrovato anche in una regione ancora più anteriore della corteccia cingolata, stavolta in relazione all'emozione della gioia. Difatti, è stato osservato che la stimolazione di questa regione produce gioia e riso (Caruana et al., 2015); la stessa regione risulta attiva durante lo stimolo visivo o acustico della risata (Caruana et al., 2017).

Riassumendo, il sistema mirror permette di comprendere implicitamente, automaticamente e immediatamente il comportamento altrui. Appare chiara, dunque, la funzione sociale del sistema specchio, come si è potuto constatare dagli studi relativi al riconoscimento e alla comprensione dell'intenzione e delle emozioni altrui.

In conclusione, il sistema mirror appare implicato anche nei processi di tipo imitativo e in quelli linguistici; questi aspetti saranno analizzati nell'ultimo capitolo.

3. ASPETTI ONTOGENETICI DELL'INTERSOGGETTIVITA'

Fin dalla nascita, gli esseri umani manifestano una marcata e naturale propensione all'interazione con gli altri, tanto che si potrebbe ipotizzare che siano "pre-cablati" per interagire socialmente. È ciò che hanno fatto Castiello e colleghi nel 2010, attraverso uno studio sui movimenti dei gemelli in utero (Fig.29). Analizzandone i profili cinematici alla 14^a e alla 18^a settimana di gestazione, sono stati identificati tre tipi distinti di movimenti: quelli diretti verso l'esterno, quelli auto-diretti e movimenti sociali diretti al gemello.

Dai risultati si evince che questi ultimi sono contraddistinti da una maggiore lentezza e da una fase finale di marcata decelerazione - suggerendo un maggior coinvolgimento e controllo esecutivo da parte del sistema motorio - che permette una maggiore precisione del movimento stesso. In altre parole, sembra che tali movimenti, effettuati con cura, diretti all'altro non siano accidentali, quanto piuttosto il risultato di un piano motorio.

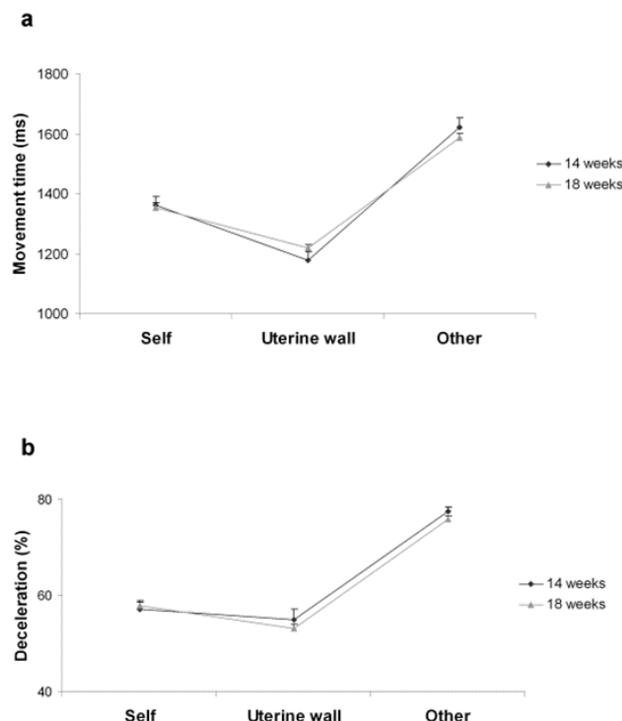


Figura 29. Profili cinematici per diversi tipi di movimento alla 14^a e 18^a settimana di gestazione. Sono indicati durata del movimento e tempo di decelerazione per movimenti auto-diretti, movimenti non

mirati e movimenti sociali. In a, la durata del movimento è stata maggiore per i movimenti del braccio eseguiti verso il fratello/sorella rispetto ai movimenti eseguiti verso sé stessi e ai movimenti diretti verso l'esterno sia alla 14^a settimana che alla 18^a settimana di gestazione. In b, indipendentemente dal periodo di gestazione, la percentuale di tempo trascorsa in decelerazione è stata maggiore per i movimenti eseguiti verso il fratello/sorella rispetto a quelli eseguiti verso sé stessi e ai movimenti diretti verso l'esterno. Le barre di errore rappresentano gli errori standard della media. Figura riprodotta da Castiello et al., 2010.

Altre evidenze che mostrano come la socialità costituisca un ingranaggio intrinseco dell'uomo, emergono dagli studi sul comportamento in epoca neonatale. Un esempio significativo in questo senso è rappresentato dallo studio condotto nel 1977 da Meltzoff e Moore sull'imitazione neonatale. Presentando una sequenza di gesti ed espressioni facciali a neonati tra i 12 e i 21 giorni, è emerso che quest'ultimi, pur non avendo mai avuto esperienza di tali stimoli, tendevano ad imitare ciò che osservavano (Fig.30). Secondo gli autori, questo comportamento imitativo non può essere spiegato in termini di condizionamento o di meccanismo di rilascio innato in quanto ogni gesto eseguito dall'infante veniva riprodotto unicamente in risposta all'osservazione del medesimo.



Figura 30. Fotografie campione da registrazioni video di neonati di 2-3 settimane che imitano (a) protrusione della lingua, (b) apertura della bocca e (c) protrusione delle labbra dimostrati da uno sperimentatore adulto. Da Meltzoff & Moore, 1977.

Meltzoff e Moore (*ibidem*) sono giunti alla conclusione che alla base dei suddetti comportamenti imitativi vi sia un processo di matching mediato da un sistema di rappresentazione.

È chiaro, dunque, che fin dalla vita intrauterina vi è una tendenza persistente e automatica ad entrare in relazione con gli altri.

Non sorprende che l'uomo soffra quando la vita sociale diventa scarna.

Alcuni studi hanno indagato una condizione comunemente nota come solitudine. Tra questi, Hawkley e Cacioppo (2002) hanno riscontrato una correlazione tra la qualità della vita sociale e il rischio di malattia. Sembra infatti che l'isolamento sociale aumenti l'intensità e la durata di risposte di stress neuroendocrine e costituisca un predittore di morbilità e mortalità legato a malattie cardiovascolari e cancro (*ibidem*).

Già negli anni '50, Harlow sottolineava la rilevanza del problema dell'isolamento sociale. Il suo filone di studi sulla deprivazione sociale nei macachi rhesus ha avuto un grande impatto sul tema della relazione e dell'attaccamento.

Lo psicologo statunitense ha osservato le conseguenze dell'isolamento totale nei piccoli di macaco: movimenti stereotipati, distacco dall'ambiente circostante, intensa ostilità, difficoltà e incapacità nel formare legami sociali adeguati con gli altri durante la successiva adolescenza ed età adulta. Dai risultati degli esperimenti (*Fig.31*), è emerso che, mentre gli effetti di una deprivazione sociale della durata 3 mesi risultavano reversibili, quelli conseguenti ad un isolamento sociale della durata di 6, e ancor più di 12 mesi, si rivelavano catastrofici una volta reinseriti gli animali in un ambiente sociale (Harlow, Dodsworth, & Harlow, 1965).

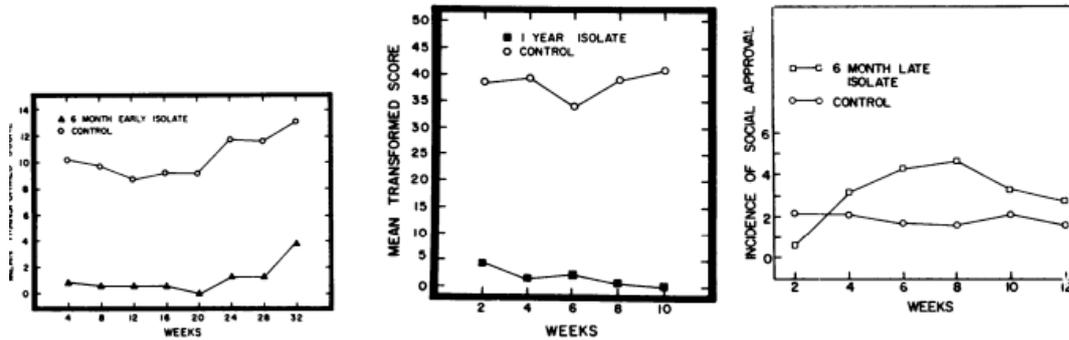


Figura 31. I grafici mostrano l'intensità dell'attività sociale dei macachi rhesus dopo 3 mesi, 1 anno o 6 mesi di deprivazione sociale. Da Harlow, Dodsworth & Harlow, 1965.

Gli studi di Harlow sono stati fondamentali per evidenziare l'importanza della relazione d'attaccamento nelle prime fasi della vita. Uno dei suoi lavori prevedeva l'isolamento sociale dei piccoli di macachi rhesus, dopo la separazione dalla madre a poche ore dalla nascita, con l'inserimento di due tipi di surrogato-madre. Uno di questi era fatto di ferro e offriva nutrimento attraverso un biberon, l'altro era fatto di pezza e non erogava cibo. Dall'osservazione del comportamento del piccolo, è emerso che quest'ultimo, seppur nutrendosi attraverso il surrogato di ferro, preferiva fermamente la madre fatta di pezza (Fig.32).

Harlow ne ha concluso che la qualità delle cure materne non è dettata dalla sua capacità di fornire nutrimento, bensì protezione e calore (Harlow & Zimmerman, 1959).

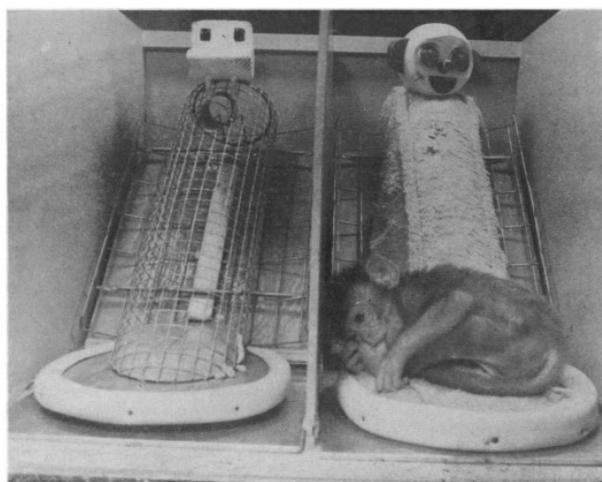


Figura 32. Madri-surrogato di ferro e di tessuto. Da Harlow & Zimmerman, 1959.

Negli stessi anni, John Bowlby dava vita alla sua teoria dell'attaccamento, che si sarebbe affermata definitivamente alcuni anni dopo attraverso la collaborazione con Mary Ainsworth. Questi autori sono stati tra i primi a sostenere con insistenza l'idea che il bambino sia un agente socialmente attivo che necessita di una madre reattiva e pronta a costruire un legame affettivo, predittore della successiva qualità relazionale del bambino una volta adulto (Bretherton, 2013).

3.1. Il sistema mirror nel bambino

Nel capitolo precedente è stato esaminato il sistema mirror umano come meccanismo soggiacente la comprensione immediata e prelinguistica del comportamento altrui, sia da un punto di vista agentivo che emotivo. Come precedentemente discusso, tale sistema poggia su un processo di risonanza motoria secondo cui il comportamento agentivo altrui si riflette sull'attività neuronale dell'osservatore, attivando un'operazione di simulazione incarnata.

Come già ribadito attraverso l'illustrazione di numerosi studi fMRI, il meccanismo mirror prevede l'attivazione delle medesime aree cerebrali in chi esegue le azioni e in chi le osserva.

Un quesito che alcuni ricercatori si sono posti all'inizio degli anni 2000 è: esiste un sistema mirror nei bambini? E se esiste, intorno a quale età si sviluppa?

Già gli studi di Meltzoff e Moore (1977) sull'imitazione neonatale suggerivano l'esistenza, già alla nascita, di un meccanismo soggiacente la comprensione delle azioni altrui.

Date le ovvie difficoltà nell'utilizzo della risonanza magnetica funzionale nei bambini piccoli, sono state impiegate altre tecniche per valutare le attivazioni mirror in questi soggetti. Un esempio è rappresentato dagli studi elettrofisiologici.

Nel 2001, Cochin e collaboratori hanno analizzato l'attività elettroencefalografica in bambini tra i 2 e gli 8 anni mentre osservavano dei movimenti biologici in videoclip. Gli autori hanno riscontrato una desincronizzazione, con lateralizzazione nell'emisfero sinistro, nelle bande di frequenza più basse, in particolare nella banda theta 1 (corrispondente al ritmo mu, nella banda alfa del cervello adulto), indicando un'attivazione corticale a livello fronto-temporale e centrale. Tale desincronizzazione risultava meno intensa durante l'osservazione di fermo-immagini e movimenti di oggetti. In conclusione, Cochin e colleghi (*ibidem*) hanno suggerito che la lateralizzazione sinistra corrobora l'ipotesi di un coinvolgimento dell'area di Broca durante l'osservazione del movimento umano.

Già un paio di anni prima, gli stessi autori pubblicavano uno studio di elettroencefalografia (EEG), condotto su soggetti adulti, i cui risultati mostravano l'attivazione delle medesime aree motorie e frontali durante l'esecuzione e l'osservazione degli stessi movimenti (Cochin et al, 1999).

Sembra pertanto che un sistema di rispecchiamento sia presente già in bambini di pochi anni. Uno studio apposito è stato condotto da Fecteau e colleghi (2004), i quali hanno evidenziato la presenza di un meccanismo mirror di matching tra esecuzione ed osservazione in una bambina di 3 anni con epilessia. È emerso un chiaro decremento nella banda alpha a livello della zona di rappresentazione sensorimotoria della mano e del braccio, durante l'esecuzione e l'osservazione di un'attività di disegno con la mano destra.

Ulteriori evidenze si hanno grazie a Lepage e Theoret (2006), i quali hanno riscontrato una modulazione del ritmo mu, con aumento della frequenza e diminuzione dell'ampiezza, durante l'esecuzione e l'osservazione di azioni di mano da parte di bambini di età compresa tra i 4 e gli 11 anni (*Fig.33*). L'esperimento prevedeva quattro condizioni. Com'era atteso, la modulazione del ritmo mu si è rivelata più intensa per la condizione di esecuzione di afferramento, seguita

dall'osservazione dello stesso, poi dall'osservazione della mano statica, e infine dalla condizione di riposo, la quale mostrava l'ampiezza maggiore del ritmo mu.

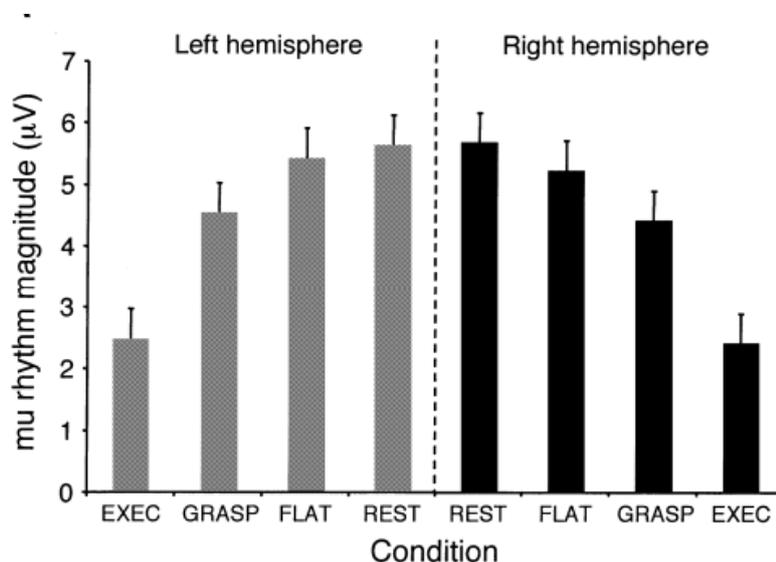


Figura 33. Ampiezza del ritmo mu negli elettrodi C3 e C4 in 15 bambini durante l'esecuzione di un afferramento (EXEC), l'osservazione di un afferramento (GRASP), l'osservazione di una mano statica (FLAT) e l'osservazione dell'apparato del test. Da Lepage e Theoret, 2006.

Si rafforza ulteriormente l'ipotesi dell'esistenza di un sistema mirror nel cervello in via di sviluppo. Ciò potrebbe avere un grande impatto a livello clinico, in condizioni associate ad un funzionamento mirror compromesso, come ad esempio nei disturbi dello spettro autistico.

Evidenze di desincronizzazione del ritmo alpha in EEG per esecuzione e osservazione di azioni sono state rilevate anche in bambini di 14 mesi (Marshall, Young & Meltzoff, 2011). Nello specifico, gli autori hanno analizzato l'attività EEG durante l'esecuzione e l'osservazione di azioni di raggiungimento e pressione di un pulsante., riscontrando una desincronizzazione a livello degli elettrodi centrali nel caso dell'esecuzione, e a livello frontale, centrale e parietale nel caso dell'osservazione. Infine, Marshall e colleghi (*ibidem*) notano che la desincronizzazione rilevata è meno intensa rispetto quella tipicamente osservata in bambini più

grandi e negli adulti, suggerendo che tale risultato possa essere spiegato da un meccanismo di risonanza motoria in via di sviluppo.

Un lavoro più recente si è focalizzato proprio sul paragone tra bambini e adulti nelle attivazioni cerebrali dell'action observation network e del mirror neuron system (AON/MNS). Data l'età dei bambini, tra i 9 e i 15, è stato possibile utilizzare la fMRI. Il paradigma prevedeva l'osservazione di un videoclip in prospettiva soggettiva raffigurante un'azione complessa, un'azione semplice o il solo contesto. Ciascuna di queste tre condizioni era suddivisa in ulteriori tre. Per l'azione complessa: afferramento e posizionamento di cubi, scala semplice alla pianola, rotazione di una chiave in una serratura. L'azione semplice era costituita dalla prensione di un cubo all'interno degli stessi contesti in cui veniva svolta l'azione complessa. La condizione contesto mostrava gli stessi contesti dell'azione complessa. Le azioni osservate venivano eseguite sia con la mano destra che con la sinistra. I risultati (Fig.34) hanno mostrato un'attivazione di AON/MNS simile in bambini e adulti, relativa a corteccia premotoria, lobo parietale posteriore e parte posteriore del giro frontale inferiore (Biagi et al., 2016).

L'aspetto più interessante dello studio è rappresentato dal fatto che le attivazioni nei bambini mostravano una maggiore dispersione e differenza individuale, e un indice di lateralizzazione sinistra minore in confronto agli adulti: l'AON/MNS si sviluppa in funzione dell'età, passando da forti attivazioni bilaterali ad una lateralizzazione nell'emisfero sinistro (*ibidem*).

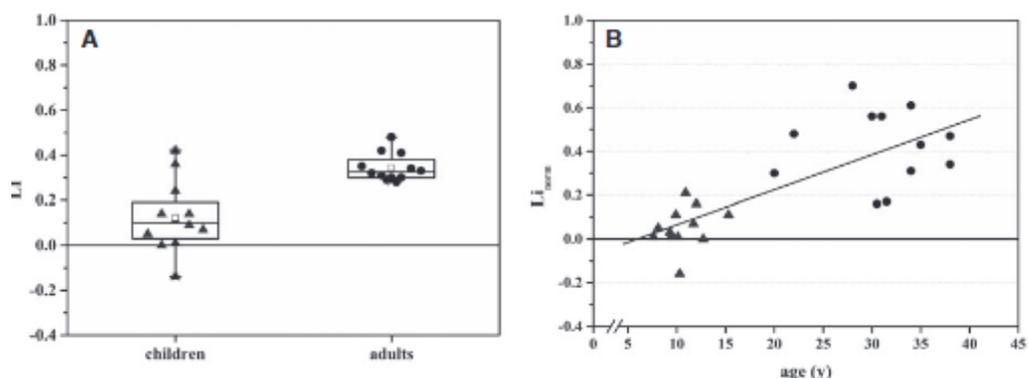


Figura 34. Lateralizzazione dell'action observation network (AON). A) Diagramma mostrante gli indici di lateralizzazione (LI) di ciascun soggetto per il gruppo dei bambini (triangoli) e degli adulti (cerchi). I

quadrati mostrano le rispettive medie. I dati evidenziano la maggiore variabilità nella lateralizzazione dei bambini e una differenza significativa rispetto ai valori degli adulti. B) Grafico a dispersione dell'indice di lateralizzazione normalizzato (L_{norm}) in funzione dell'età del soggetto. La linea continua rappresenta un adattamento lineare dei dati. Da Biagi et al., 2016.

Sembra chiaro, dunque, che un sistema di risonanza motoria e la conseguente e immediata capacità di comprendere il comportamento altrui è presente già in età precoce e, come altri sistemi, si affina con l'età fino a raggiungere una stabilizzazione funzionale in età adulta.

3.2. Neotenia, ontogenesi della capacità comunicativa e linguistica, apprendimento socioculturale e imitazione

Gli esseri umani hanno la fortuna di nascere precocemente. L'uomo viene al mondo immaturo, dal punto di vista anatomico, fisiologico e somatico. Ciò gli permette di trarre molto più beneficio dall'ambiente sociale che lo circonda: il cervello - e le capacità che ne conseguono - si sviluppa attraverso le continue stimolazioni esterne che incontra e di cui ha bisogno per una maturazione efficace. Il termine che rappresenta questa condizione di sviluppo rallentato o ritardato è *neotenia*, letteralmente “tendere alla giovinezza” (Gallese, 2017).

In questo contesto, continua Gallese (*ibidem*), l'epigenetica assume un ruolo fondamentale: essa mostra che l'espressione del corredo genetico è altamente influenzata dall'ambiente che circonda il soggetto che lo possiede. Siamo costantemente plasmati dall'ambiente in cui siamo immersi, dagli incontri che facciamo, dagli aspetti culturali di cui veniamo a conoscenza, dalle esperienze che viviamo. In un lavoro del 2009, Somel e colleghi analizzano il tema della neotenia, rappresentandola come un possibile meccanismo evolutivo che ha contribuito allo sviluppo di tratti umani caratteristici a livello cognitivo, e conseguentemente culturale. Gli autori analizzano la corteccia prefrontale dorsolaterale di primati umani e non umani,

mostrando come la maggior parte delle differenze genetiche riguardi l'espressione genica, cioè nello specifico i cosiddetti geni regolatori. Evidenziando come tale espressione venga intensamente rimodellata durante il periodo di sviluppo postnatale, Somel e collaboratori (*ibidem*) sottolineano che molti dei geni in questione si esprimono a livello della materia grigia, la quale va incontro ad una maturazione ritardata nella corteccia prefrontale umana. Ciò estenderebbe e potenzierebbe gli effetti della plasticità neuronale associata all'apprendimento, permettendo all'uomo di acquisire numerose e complesse capacità e conoscenze durante il periodo neotenico.

È evidente, dunque, che l'uomo è molto più influenzato dall'esperienza postnatale rispetto agli altri animali, e ciò permette lo sviluppo della complessa circuiteria corticale che caratterizza il cervello dell'uomo adulto.

Appurato che, durante il periodo neotenico, il bambino ha intense e continue possibilità d'apprendimento e sviluppo, analizziamo una capacità specifica: il linguaggio.

La capacità di comunicare non è unicamente umana, ma lo è quella di comunicare attraverso un linguaggio verbale. Grazie ad esso diamo significato a ciò che ci succede, esprimiamo i nostri pensieri, inventiamo romanzi e canzoni.

Lo sviluppo di tale capacità è caratterizzato da alcune fasi attraverso cui si passa dalla percezione e produzione di fonemi universali ad una specificità per la propria lingua (*Fig.35*).

A livello percettivo, si arriva al riconoscimento di combinazioni sonore specifiche della propria lingua intorno ai 9 mesi; a livello produttivo, i primi suoni simil-vocali si hanno intorno ai 3 mesi e ad essi segue l'aggiunta di consonanti attraverso la fase del babbling (7 mesi), fino ad arrivare ad una produzione specifica per la propria lingua intorno ai 10 mesi e alla produzione delle prime parole con significato intorno ai 12 (Doupe & Kuhl, 1999).

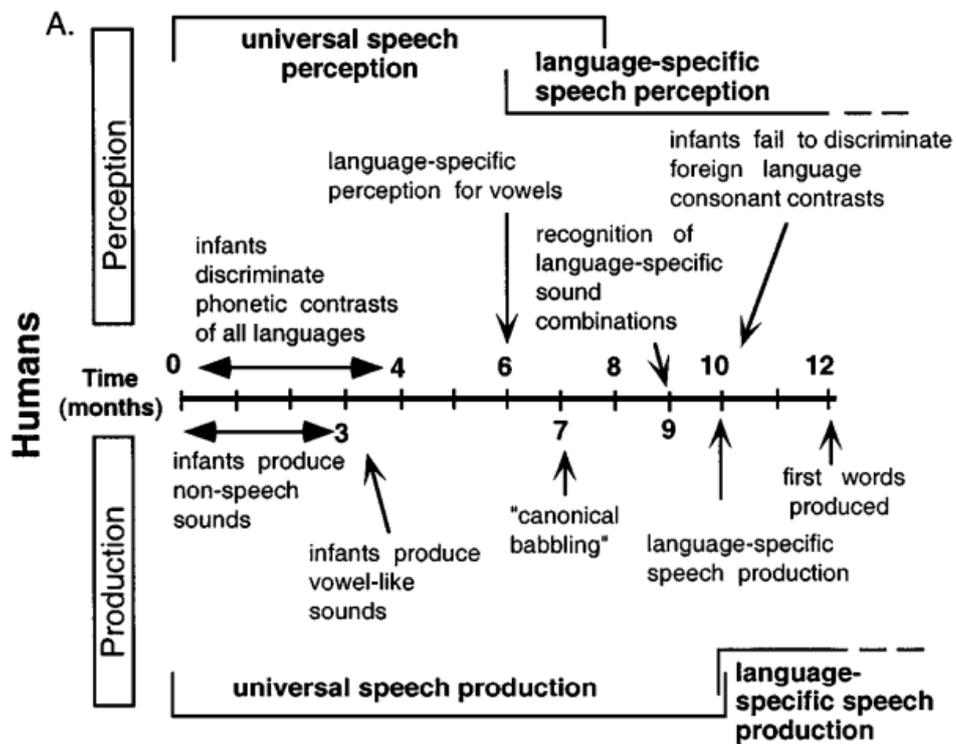


Figura 35. Timeline dell'apprendimento linguistico. Durante il primo anno di vita, lo sviluppo linguistico passa attraverso delle fasi sia a livello percettivo (in alto), che produttivo (in basso). Da Doupe e Kuhl, 1999.

Ma come comunicano i bambini prelinguistici? Un sistema di comunicazione molto utilizzato durante i primi anni di vita è quello della gestualità.

I bambini iniziano ad indicare verso gli 11-12 mesi di età (Carpenter, Nagell & Tomasello, 1998, citati in Tomasello, Carpenter & Liszkowski, 2007). La funzione generale di questo gesto deittico è quella di indirizzare l'attenzione del ricevente verso qualcosa. A quale scopo? Secondo Carpenter, Nagel e Tomasello (1998), il gesto deittico infantile ha due funzioni principali. Una è imperativa: il bambino fa una richiesta all'adulto, ad esempio per farsi porgere un giocattolo. L'altra è dichiarativa: il bambino indica qualcosa all'adulto, al fine di condividere ciò che osserva. In particolare, si distingue una funzione dichiarativa informativa tramite cui il bambino informa l'adulto di qualcosa di cui non è a conoscenza, e una funzione dichiarativa espressiva attraverso cui il bambino crea un'attenzione congiunta e un terreno esperienziale

comune con l'adulto al fine di condividere un atteggiamento o stato emotivo. Difatti, è stato osservato che, quando tale condivisione non si genera perché l'adulto non sembra interessato a ciò che il bambino indica, quest'ultimo smette di eseguire il gesto (Liszkowski, Carpenter & Tomasello, 2007).

Allo stesso modo, i bambini di 1 anno comprendono i gesti deittici utilizzati dagli adulti, ma raggiungono una piena capacità di comprensione di ciò che Tomasello, Carpenter e Liszkowski (2007) definiscono come *intenzioni comunicative* (adulte) solo verso i 3-4 anni di età.

Appare chiaro, tuttavia, che già verso il primo anno di età i bambini sono in grado di costruire, attraverso la gestualità, un terreno attenzionale ed esperienziale comune con gli altri; è il preludio della comprensione e produzione comunicativa cooperativa adulta (*ibidem*).

Verso il secondo anno di età, con la graduale acquisizione del linguaggio, i bambini tendono a combinare gesti deittici e prime parole apprese; la frequenza delle suddette combinazioni aumenta significativamente dai 14 ai 22 mesi di età (Özçalışkan & Goldin-Meadow, 2005).

In conclusione, Tomasello, Carpenter e Liszkowski (2007) sottolineano come la gestualità deittica possa rappresentare una transizione chiave da una forma di comunicazione non linguistica ad una linguistica, dato che molti aspetti della comunicazione linguistica, come la condivisione attenta ed esperienziale, la richiesta, la struttura dell'informazione, la referenzialità, la cooperazione e altre manifestazioni di intenzionalità condivisa, sono già presenti in quella deittica.

Durante il percorso di acquisizione del linguaggio, il bambino sviluppa le proprie abilità di apprendimento culturale, ad esempio attraverso dei processi di tipo imitativo. Non si tratta di una semplice associazione tra suoni e parole, ma di un apprendimento con una forte componente sociale. Il bambino partecipa in modo dinamico alle attività culturali dell'adulto generando un terreno esperienziale comune attraverso cui il primo apprende il significato soggiacente alle parole utilizzate dall'ultimo e impara ad usufruirne a sua volta (Tomasello, 1992).

Alcuni degli aspetti presentati da Tomasello sono condivisi anche da un'ipotesi che lega l'origine del linguaggio al sistema mirror. Da quanto esposto nelle pagine precedenti, appare chiaro che tale sistema permette di generare uno spazio d'azione condiviso in cui due soggetti comprendono automaticamente e immediatamente il significato delle rispettive azioni. In base alle proprietà, precedentemente analizzate, dei neuroni specchio nell'uomo, nasce l'ipotesi del sistema specchio, secondo cui il linguaggio troverebbe le sue origini nella comunicazione gestuale e, ancora prima, negli atti motori transitivi, come l'afferramento (Arbib, 2002; Arbib, 2006; Rizzolatti & Arbib, 1998).

Secondo Corballis (2009), il sistema comunicativo degli antenati di homo sapiens, principalmente gestuale (ipoteticamente non dissimile da quello mostrato dalle grandi scimmie odierne), avrebbe gradualmente incorporato delle produzioni vocali, andando poi incontro ad un processo di "grammaticalizzazione" (Corballis, 2010).

Non sembra un caso che l'area di Broca (44BA), omologa dell'area F5 nella scimmia, mostri sia proprietà motorie inerenti alla produzione linguistica, sia proprietà di tipo mirror per movimenti orolaringeali, orofacciali, e brachiomaneali, permettendo di riprodurre internamente le azioni osservate, generando così un collegamento tra agente e osservatore. È possibile che il sistema mirror, grazie al quale avviene un matching tra osservazione ed esecuzione, costituisca un ponte tra l'azione e la comunicazione gestuale e, successivamente, linguistica (Rizzolatti & Arbib, 1998). Arbib delinea sei fasi evolutive che hanno condotto al linguaggio umano. Le prime tre sono pre-ominidi: l'afferramento, un sistema mirror per l'afferramento condiviso a livello filogenetico, un primordiale sistema di imitazione per l'afferramento condiviso tra antenati comuni dell'uomo e scimpanzè. Le ultime tre sono avvenute dopo la divisione evolutiva di ominidi e grandi scimmie: un sistema di imitazione complesso per l'afferramento, il protosegno (sistema di comunicazione manuale) e il protolinguaggio, ovvero il risultato dell'evoluzione

dei meccanismi di controllo gestuale fino al controllo flessibile dell'apparato vocale (Arbib, 2006).

Tornando agli aspetti ontogenetici circa lo sviluppo delle capacità comunicative del bambino, bisogna rimarcare che l'interazione sociale svolge un ruolo chiave, in quanto gli permette di espandere le proprie conoscenze e di apprendere nuovi comportamenti da mettere in atto.

Anche altri primati sono in grado di apprendere socialmente. Vi sono comunità di scimpanzè africani, ad esempio, in cui gli individui apprendono a rompere le noci dai conspecifici. Osservando un altro rompere una noce colpendola con una pietra, sono capaci di replicare l'azione e giungere allo stesso esito; tale capacità di apprendimento si sviluppa a partire dai 3 anni di età (Marshall-Pescini & Whiten, 2008).

Le abilità di apprendimento sociale dei primati sono fondamentali a livello evolutivo in quanto permettono di trasmettere conoscenze, competenze e comportamenti all'interno delle comunità e da una comunità all'altra, generando un'intensa variabilità culturale e una trasmissione cumulativa del sapere (Whiten et al., 2009).

Riprendiamo in considerazione lo studio di Marshall-Pescini e Whiten (2008): uno scimpanzè osserva un conspecifico rompere una noce colpendola con una pietra e, in breve tempo, apprende a mettere in pratica lo stesso comportamento. Come evidenziato più volte nel capitolo precedente, i neuroni specchio si attivano sia durante l'esecuzione di un atto motorio, sia durante l'osservazione dello stesso eseguito da un altro (Di Pellegrino et al., 1992).

Rispetto a quelle degli scimpanzè o di altre specie animali, le abilità imitative umane sono molto più complesse, efficaci ed affinate. I bambini, in particolare, mostrano una tendenza naturale e auto-motivata ad imitare gli atti motori e vocali che osservano (Marshall & Meltzoff, 2014).

Bisogna chiarire, innanzitutto, che vi è una differenza tra vera imitazione, che consiste nella riproduzione precisa di un'azione osservata, ed emulazione, che consiste nel raggiungimento dello stesso scopo dell'azione osservata (Whiten & De Waal, 2017).

Premesso che, quando si parla di imitazione nell'uomo, ci si riferisce alla prima definizione, è lecito chiedersi se il sistema mirror possa essere implicato in questo tipo di processo.

Il sistema mirror sfrutta un meccanismo di accoppiamento diretto, attraverso cui è possibile mappare l'informazione visiva osservata sul proprio repertorio motorio, attivandone la relativa rappresentazione motoria interna. In questo modo l'osservatore giunge alla comprensione non solo dell'azione osservata, ma anche dei movimenti utilizzati per eseguirla.

Secondo Byrne (citato in Rizzolatti, Fogassi & Gallese, 2001), l'imitazione di un comportamento è resa possibile dalla suddivisione dello stesso in componenti sequenziali (atti motori) più semplici e già presenti nel repertorio motorio dell'osservatore-imitatore.

È probabile che in questo contesto intervengano i neuroni congruenti in senso stretto, i quali mostrano una totale congruenza tra gli atti osservati e quelli eseguiti; quindi, non solo in termini di scopo finale dell'azione ma anche di specificità degli atti motori che compongono l'intero comportamento motorio. Tali cellule si distinguono dalle cellule mirror in senso lato, le quali rappresentano gran parte dei neuroni mirror e mostrano una congruenza, tra atto osservato ed eseguito, solo in termini di scopo (Rizzolatti et al., 1996).

Tra i primi ad indagare il coinvolgimento del sistema mirror nei processi imitativi, vi è stato il gruppo di Iacoboni e colleghi, attraverso un esperimento in cui si chiedeva ai partecipanti umani di osservare e poi imitare un movimento del dito indice o medio. I risultati fMRI hanno mostrato l'attivazione della regione opercolare (corteccia frontale inferiore sinistra) e della regione rostrale del solco temporale superiore (STS) destro sia durante l'esecuzione a sé stante del movimento sia durante l'esecuzione del movimento per imitazione, dopo aver osservato la stessa azione. Dato che nel caso dell'esecuzione imitativa, le attivazioni si sono rivelate più intense, gli autori hanno suggerito l'esistenza di un meccanismo di matching diretto e immediato che traduce l'osservazione dell'azione in una rappresentazione motoria interna della stessa (Iacoboni et al., 1999).

Iacoboni (2005) ha ipotizzato la presenza di un circuito neurale coinvolto nel processo imitativo, costituito dal STS e da aree del MNS, tra cui la regione opercolare nel giro frontale inferiore posteriore e la corteccia premotoria ventrale ad esso adiacente, e il lobo parietale inferiore nella sua parte più rostrale.

In particolare, la regione opercolare, evidentemente corrispondente al settore posteriore dell'area di Broca (area 44 di Brodmann) si è rivelata essenziale per il processo imitativo. Ciò è stato dimostrato attraverso l'utilizzo della TMS per produrre lesioni virtuali. Stimolando la regione opercolare, infatti, si nota una difficoltà significativa nei compiti imitativi; non si riscontrano difficoltà, invece, durante compiti di natura visuomotoria (Heiser et al., 2003).

Buccino e collaboratori (2004) hanno voluto indagare il rapporto tra imitazione ed apprendimento attraverso uno studio fMRI di tipo event-related. Esso prevedeva l'osservazione e, dopo una pausa, il successivo tentativo di riproduzione di un pattern motorio nuovo per i partecipanti: un accordo alla chitarra. È emersa un'attivazione mirror per tutte e tre le fasi dell'esperimento (osservazione per imitare, pausa, imitazione).

È interessante notare che l'attività specchio durante l'osservazione a scopo imitativo risultava più intensa rispetto a delle condizioni di controllo di mera osservazione.

Un ulteriore dato interessante è che durante la fase di pausa, l'attivazione neurale non riguardava solo il circuito mirror, ma anche la corteccia prefrontale dorsolaterale (area 46 di Brodmann), situata nel giro frontale medio, e alcune strutture coinvolte nella preparazione motoria, tra cui corteccia premotoria dorsale, lobo parietale superiore, e aree mesiali rostrali (*Fig.36*).

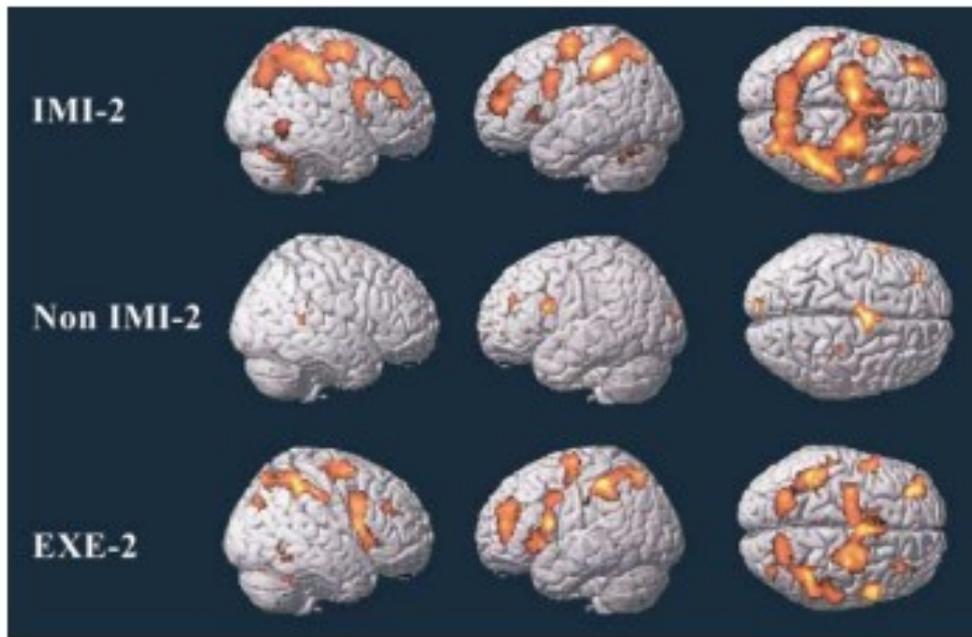


Figura 36. Aree corticali attive durante la fase di pausa nelle diverse condizioni sperimentali. In Imi-2, dopo aver osservato il modello d'azione (accordo di chitarra), i partecipanti dovevano rievocarlo per imitarlo successivamente. In Non-IMI-2, dopo aver osservato il modello, i partecipanti dovevano pianificare l'esecuzione di una tra tre azioni di mano, precedentemente apprese, sul collo della chitarra. In EXE-2, dopo aver osservato il modello, i partecipanti erano liberi di scegliere un accordo da eseguire successivamente. Da Buccino et al., 2004.

Sembra emergere un circuito per l'apprendimento imitativo (Fig.37), formato dalla collaborazione tra il circuito centrale per l'imitazione (aree del sistema mirror parieto-frontale, solco temporale superiore), le aree di preparazione motoria appena menzionate e la corteccia prefrontale dorsolaterale (BA46), probabilmente implicata nella costruzione di sequenze tramite la selezione degli atti motori adatti per generare nuovi pattern d'azione (Buccino et al, 2004; Iacoboni, 2005).

Il circuito centrale per l'imitazione si attiva anche durante forme di rispecchiamento sociale, in collaborazione con l'insula e il sistema limbico (Iacoboni, 2005).

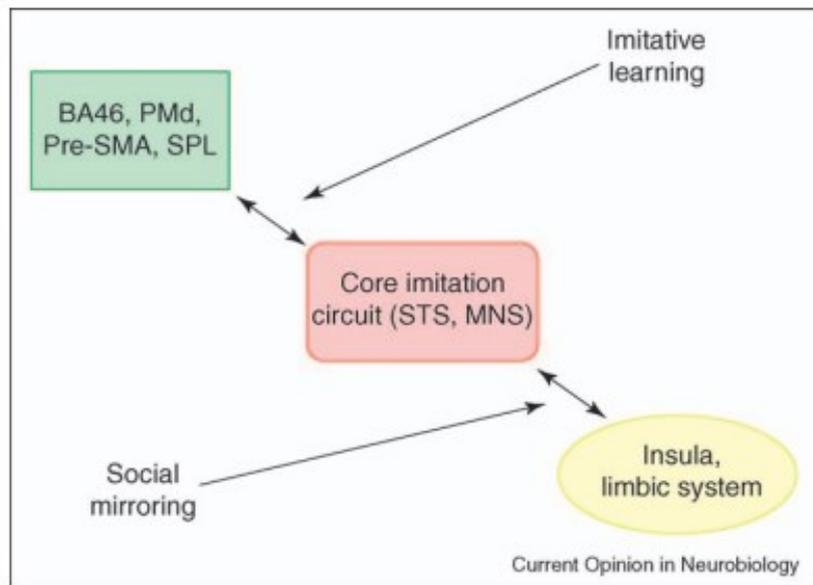


Figura 37. Meccanismi neurali di apprendimento imitativo e rispecchiamento sociale. In questo modello, l'apprendimento imitativo è implementato dall'interazione tra il circuito centrale dell'imitazione, la corteccia prefrontale dorsolaterale (BA46) e una serie di aree rilevanti per la preparazione motoria (PMd, corteccia premotoria dorsale; pre-SMA, area motoria presupplementare; SPL, lobo parietale superiore), mentre il rispecchiamento sociale è implementato dall'interazione tra il circuito centrale di imitazione, l'insula e il sistema limbico. Da Iacoboni, 2005.

CONCLUSIONI

L'obiettivo del presente lavoro è stato quello di evidenziare la rilevanza della socialità nella storia e nella vita dell'uomo. La capacità di relazionarsi e comunicare con gli altri si è evoluta, con un po' di fortuna secondo Edward O. Wilson, in risposta alle condizioni ambientali dei nostri antenati, trascinando con sé una trasformazione anatomico-fisiologica che ha condotto all'emergenza di un ingegnoso sistema corticale – il sistema mirror – che, mediato dalla corporeità e dalle possibilità motorie, permette all'uomo una comprensione diretta, automatica e immediata del comportamento dell'altro. Ciò è possibile grazie al reclutamento degli stessi meccanismi cerebrali condivisi tra osservatore e attore, i quali entrano in uno stato di consonanza intenzionale.

Il sistema mirror sembra, pertanto, costituire il substrato neurofisiologico che più di tutti rappresenta l'agentività sociale dell'uomo, la quale si manifesta fin dalla nascita e si affina progressivamente traendo il proprio nutrimento dalle continue interazioni ed esperienze condivise con gli altri.

Con tutta probabilità, non è un caso che i meccanismi mirror siano implicati anche nelle espressioni emozionali, negli atti comunicativi e nei processi imitativi, rivelando come le azioni umane siano permeate da una condivisione attiva.

Sembrano, infatti, riconducibili a disfunzioni nei meccanismi specchio le condizioni in cui le capacità di relazionarsi, comunicare e condividere con gli altri risultano deficitarie o assenti.

È il caso dell'autismo (Dapretto et al., 2006; Ramachandran & Oberman, 2007; Williams, Whiten, Suddendorf, 2001) e della schizofrenia (Ferri et al., 2014; Gallese, 2003; Mehta et al., 2014). È verosimile che un ulteriore lavoro di ricerca circa la comprensione dei meccanismi di rispecchiamento si rivelerà fondamentale nei prossimi decenni per individuare le basi neurobiologiche di questi e simili disturbi.

In conclusione, occorre ribadire un'ultima volta: l'uomo è un essere sociale. Se così non fosse, non avremmo alcun supermercato, né il denaro (al quale abbiamo cooperativamente deciso di assegnare un significato e un valore) con cui pagare gli alimenti, né la ricetta culinaria che vorremmo preparare. Allo stesso modo, non avremmo un sistema educativo di istruzione né una divisione del lavoro, in quanto verrebbero meno – per dirla con Tomasello - l'intenzionalità condivisa e la tendenza alla cooperazione che formano l'infrastruttura che rende possibile i processi di apprendimento sociale e culturale. Questi ultimi sono visibili fin dalla nascita: il bambino sfrutta l'interazione sociale per comprendere e apprendere dall'altro, osservandolo e poi imitandolo, sviluppando al contempo una propria identità.

La socialità è forse l'aspetto che, più di tutti, rende umana la specie umana.

BIBLIOGRAFIA

- Aglioti, S. M., Cesari, P., Romani, M., & Urgesi, C. (2008). Action anticipation and motor resonance in elite basketball players. *Nature neuroscience*, 11(9), 1109-1116.
- Arbib, M. A. (2002). The mirror system, imitation, and the evolution of language. *Imitation in animals and artifacts*, 229, 38.
- Arbib, M. A. (2006). The Mirror System Hypothesis on the linkage of action and language. *Action to language via the mirror neuron system*, 3-47.
- Baron-Cohen, S., Leslie, A. M., & Frith, U. (1985). Does the autistic child have a “theory of mind”?. *Cognition*, 21(1), 37-46.
- Biagi, L., Cioni, G., Fogassi, L., Guzzetta, A., Sgandurra, G., & Tosetti, M. (2016). Action observation network in childhood: a comparative fMRI study with adults. *Developmental Science*, 19(6), 1075-1086.
- Bird, C. M., Castelli, F., Malik, O., Frith, U., & Husain, M. (2004). The impact of extensive medial frontal lobe damage on ‘Theory of Mind’ and cognition. *Brain*, 127(4), 914-928.
- Bonini, L., Rotunno, C., Arcuri, E., & Gallese, V. (2022). Mirror neurons 30 years later: implications and applications. *Trends in cognitive sciences*, 26(9), 767-781.
- Bretherton, I. (2013). The origins of attachment theory: John Bowlby and Mary Ainsworth. In *Attachment theory* (pp. 45-84). Routledge.
- Buccino, G., Binkofski, F., Fink, G. R., Fadiga, L., Fogassi, L., Gallese, V., ... & Freund, H. J. (2001). Action observation activates premotor and parietal areas in a somatotopic manner: an fMRI study. *European journal of neuroscience*, 13(2), 400-404.

- Buccino, G., Lui, F., Canessa, N., Patteri, I., Lagravinese, G., Benuzzi, F., ... & Rizzolatti, G. (2004). Neural circuits involved in the recognition of actions performed by nonconspecifics: An fMRI study. *Journal of cognitive neuroscience*, 16(1), 114-126.
- Buccino, G., Vogt, S., Ritzl, A., Fink, G. R., Zilles, K., Freund, H. J., & Rizzolatti, G. (2004). Neural circuits underlying imitation learning of hand actions: an event-related fMRI study. *Neuron*, 42(2), 323-334.
- Byrne, R. W. (1996). Machiavellian intelligence. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews: Issues, News, and Reviews*, 5(5), 172-180.
- Byrne, R. W., & Corp, N. (2004). Neocortex size predicts deception rate in primates. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 271(1549), 1693-1699.
- Byrne, R. & Hobaiter, C. (2011). The gestural repertoire of the wild chimpanzee. *Animal Cognition*, 14, 745–767.
- Calder, A. J., Keane, J., Manes, F., Antoun, N., & Young, A. W. (2000). Impaired recognition and experience of disgust following brain injury. *Nature neuroscience*, 3(11), 1077-1078.
- Calvo-Merino, B., Glaser, D. E., Grèzes, J., Passingham, R. E., & Haggard, P. (2005). Action observation and acquired motor skills: an FMRI study with expert dancers. *Cerebral cortex*, 15(8), 1243-1249.
- Calvo-Merino, B., Grèzes, J., Glaser, D. E., Passingham, R. E., & Haggard, P. (2006). Seeing or doing? Influence of visual and motor familiarity in action observation. *Current biology*, 16(19), 1905-1910.
- Carpenter, M., Nagell, K., & Tomasello, M. (1998). Social cognition, joint attention, and communicative competence from 9 to 15 months of age. *Monographs of the Society for Research in Child Development*, 63(4, Serial No. 255).

- Carr, L., Iacoboni, M., Dubeau, M. C., Mazziotta, J. C., & Lenzi, G. L. (2003). Neural mechanisms of empathy in humans: a relay from neural systems for imitation to limbic areas. *Proceedings of the national Academy of Sciences*, 100(9), 5497-5502.
- Caruana, F., Avanzini, P., Gozzo, F., Francione, S., Cardinale, F., & Rizzolatti, G. (2015). Mirth and laughter elicited by electrical stimulation of the human anterior cingulate cortex. *Cortex*, 71, 323-331.
- Caruana, F., Avanzini, P., Gozzo, F., Pelliccia, V., Casaceli, G., & Rizzolatti, G. (2017). A mirror mechanism for smiling in the anterior cingulate cortex. *Emotion*, 17(2), 187.
- Castiello, U., Becchio, C., Zoia, S., Nelini, C., Sartori, L., Blason, L., ... & Gallese, V. (2010). Wired to be social: the ontogeny of human interaction. *PloS one*, 5(10), e13199.
- Cattaneo, L., & Rizzolatti, G. (2009). The mirror neuron system. *Archives of neurology*, 66(5), 557-560.
- Cheney, D., Seyfarth, R. & Smuts, B. (1986). Social relationships and social cognition in nonhuman primates. *Science*, 234, 1361-1366.
- Chersi, F., Ferrari, P. F., & Fogassi, L. (2011). Neuronal chains for actions in the parietal lobe: a computational model. *PloS one*, 6(11), e27652.
- Cochin, S., Barthelemy, C., Roux, S., & Martineau, J. (1999). Observation and execution of movement: similarities demonstrated by quantified electroencephalography. *European journal of neuroscience*, 11(5), 1839-1842.
- Cochin, S., Barthelemy, C., Roux, S., & Martineau, J. (2001). Electroencephalographic activity during perception of motion in childhood. *European Journal of Neuroscience*, 13(9), 1791-1796.
- Corballis M. C. (2009). Language as gesture. *Human movement science*, 28(5), 556–565.
- Corballis, M. C. (2010). Mirror neurons and the evolution of language. *Brain and language*, 112(1), 25-35.

- Crockford, C., Herbinger, I., Vigilant, L. & Boesch, C. (2004). Wild Chimpanzees Produce Group-Specific Calls: a Case for Vocal Learning?. *Ethology: international journal of behavioural biology*, 110, 221-243.
- Crockford, C., Wittig, R.M., Mundry, R. & Zuberbühler, K. (2012). Wild chimpanzees inform ignorant group members of danger. *Current Biology*, 22, 142-146.
- Dapretto, M., Davies, M. S., Pfeifer, J. H., Scott, A. A., Sigman, M., Bookheimer, S. Y., & Iacoboni, M. (2006). Understanding emotions in others: mirror neuron dysfunction in children with autism spectrum disorders. *Nature neuroscience*, 9(1), 28-30.
- De Waal, F. B., & van Roosmalen, A. (1979). Reconciliation and consolation among chimpanzees. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 5, 55-66.
- Di Cesare, G., Di Dio, C., Marchi, M., & Rizzolatti, G. (2015). Expressing our internal states and understanding those of others. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(33), 10331-10335.
- Di Cesare, G., Di Dio, C., Rochat, M. J., Sinigaglia, C., Bruschiweiler-Stern, N., Stern, D. N., & Rizzolatti, G. (2014). The neural correlates of 'vitality form' recognition: an fMRI study: This work is dedicated to Daniel Stern, whose immeasurable contribution to science has inspired our research. *Social cognitive and affective neuroscience*, 9(7), 951-960.
- Di Pellegrino, G., Fadiga, L., Fogassi, L., Gallese, V., & Rizzolatti, G. (1992). Understanding motor events: a neurophysiological study. *Experimental brain research*, 91, 176-180.
- Doupe, A. J., & Kuhl, P. K. (1999). Birdsong and human speech: common themes and mechanisms. *Annual review of neuroscience*, 22(1), 567-631.
- Duffy, E. J., Morrison, C. L., Macdonald, K. S. (2002). Colony defense and behavioral differentiation in the eusocial shrimp *Sinalphus regalis*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 51, 488-495.

- Dunbar, R. I. (1993). Coevolution of neocortical size, group size and language in humans. *Behavioral and brain sciences*, 16(4), 681-694.
- Dunbar, R. I. (1998). The social brain hypothesis. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews: Issues, News, and Reviews*, 6(5), 178-190.
- Dunbar, R. I. (2003). The social brain: mind, language, and society in evolutionary perspective. *Annual review of Anthropology*, 32(1), 163-181.
- Dunbar, R. I. (2014). How conversations around campfires came to be. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(39), 14013-14014.
- Ekman, P. (1992). An argument for basic emotions. *Cognition & emotion*, 6(3-4), 169-200.
- Fadiga, L., Fogassi, L., Pavesi, G., & Rizzolatti, G. (1995). Motor facilitation during action observation: a magnetic stimulation study. *Journal of neurophysiology*, 73(6), 2608-2611.
- Fecteau, S., Carmant, L., Tremblay, C., Robert, M., Bouthillier, A., & Théoret, H. (2004). A motor resonance mechanism in children? Evidence from subdural electrodes in a 36-month-old child. *Neuroreport*, 15(17), 2625-2627.
- Ferrari, P. F., Gallese, V., Rizzolatti, G., & Fogassi, L. (2003). Mirror neurons responding to the observation of ingestive and communicative mouth actions in the monkey ventral premotor cortex. *European journal of neuroscience*, 17(8), 1703-1714.
- Ferri, F., Costantini, M., Salone, A., Ebisch, S., De Berardis, D., Mazzola, V., ... & Gallese, V. (2014). Binding action and emotion in first-episode schizophrenia. *Psychopathology*, 47(6), 394-407.
- Ferri, F., Ebisch, S. J., Costantini, M., Salone, A., Arciero, G., Mazzola, V., ... & Gallese, V. (2013). Binding action and emotion in social understanding. *PloS one*, 8(1), e54091.
- Filimon, F., Nelson, J. D., Hagler, D. J., & Sereno, M. I. (2007). Human cortical representations for reaching: mirror neurons for execution, observation, and imagery. *Neuroimage*, 37(4), 1315-1328.

- Fodor, J. A. (1983). *The modularity of mind*. MIT press.
- Fogassi, L., Ferrari, P. F., Gesierich, B., Rozzi, S., Chersi, F., & Rizzolatti, G. (2005). Parietal lobe: from action organization to intention understanding. *Science*, 308(5722), 662-667.
- Fogassi L, Gallese V, Fadiga L, & Rizzolatti G. (1998). Neurons responding to the sight of goal directed hand/arm actions in the parietal area PF (7b) of the macaque monkey. *Soc. Neurosci.* 24:257.5
- Gallagher, H. L., & Frith, C. D. (2003). Functional imaging of 'theory of mind'. *Trends in cognitive sciences*, 7(2), 77 - 83.
- Gallese, V. (2003). The roots of empathy: the shared manifold hypothesis and the neural basis of intersubjectivity. *Psychopathology*, 36(4), 171-180.
- Gallese, V. (2007). Before and below 'theory of mind': embodied simulation and the neural correlates of social cognition. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 362(1480), 659-669.
- Gallese, V. (2017). 16 Neoteny and Social Cognition: A Neuroscientific Perspective on Embodiment. *Embodiment, enaction, and culture: Investigating the constitution of the shared world*, 309.
- Gallese, V., Fadiga, L., Fogassi, L., & Rizzolatti, G. (1996). Action recognition in the premotor cortex. *Brain*, 119(2), 593-609.
- Gallese, V., Fadiga, L., Fogassi, L., & Rizzolatti, G. (2002). 17 Action representation and the inferior parietal lobule. *The Cogn. Anim.*, 451-461.
- Gallese, V., & Goldman, A. (1998). Mirror neurons and the simulation theory of mind-reading. *Trends in cognitive sciences*, 2(12), 493-501.
- Gowlett, J. A. (2016). The discovery of fire by humans: a long and convoluted process. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 371(1696), 20150164.

- Grafton, S. T., Arbib, M. A., Fadiga, L., & Rizzolatti, G. (1996). Localization of grasp representations in humans by positron emission tomography: 2. Observation compared with imagination. *Experimental brain research*, 112, 103-111.
- Grèzes, J., Armony, J. L., Rowe, J., & Passingham, R. E. (2003). Activations related to “mirror” and “canonical” neurones in the human brain: an fMRI study. *Neuroimage*, 18(4), 928-937.
- Hall, K., Oram, M. W., Campbell, M. W., Eppley, T. M., Byrne, R. W. & De Waal, F. B. (2014). Using cross correlations to investigate how chimpanzees (*Pan troglodytes*) use conspecific gaze cues to extract and exploit information in a foraging competition. *American Journal of Primatology*, 76(10), 932–941.
- Hare, B., Call, J. & Tomasello, M. (2006). Chimpanzees deceive a human competitor by hiding. *Cognition*, 101, 495–514.
- Hare, B. & Tomasello, M. (2004). Chimpanzees are more skilful in competitive than in cooperative cognitive tasks. *Animal Behaviour*, 68, 571-581.
- Harlow, H. F., Dodsworth, R. O., & Harlow, M. K. (1965). Total social isolation in monkeys. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 54(1), 90-97.
- Harlow, H. F., & Zimmermann, R. R. (1959). Affectional response in the infant monkey: Orphaned baby monkeys develop a strong and persistent attachment to inanimate surrogate mothers. *Science*, 130(3373), 421-432.
- Hawkley, L. C., & Cacioppo, J. T. (2003). Loneliness and pathways to disease. *Brain, behavior, and immunity*, 17(1), 98-105.
- Heider, F., & Simmel, M. (1944). An experimental study of apparent behavior. *The American journal of psychology*, 57(2), 243-259.
- Heiser, M., Iacoboni, M., Maeda, F., Marcus, J., & Mazziotta, J. C. (2003). The essential role of Broca's area in imitation. *European journal of neuroscience*, 17(5), 1123-1128.

- Helanterä, H., & Ratnieks, F. L. (2008). Geometry explains the benefits of division of labour in a leafcutter ant. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 275(1640), 1255-1260.
- Hopkins, W. D., Russell, J., McIntyre, J., & Leavens, D. A. (2013). Are chimpanzees really so poor at understanding imperative pointing? Some new data and an alternative view of canine and ape social cognition. *PLoS One*, 8(11), e79338.
- Hutchison, W. D., Davis, K. D., Lozano, A. M., Tasker, R. R., & Dostrovsky, J. O. (1999). Pain-related neurons in the human cingulate cortex. *Nature neuroscience*, 2(5), 403-405.
- Iacoboni, M. (2005). Neural mechanisms of imitation. *Current opinion in neurobiology*, 15(6), 632-637.
- Iacoboni, M., Molnar-Szakacs, I., Gallese, V., Buccino, G., Mazziotta, J. C., & Rizzolatti, G. (2005). Grasping the intentions of others with one's own mirror neuron system. *PLoS biology*, 3(3), e79.
- Iacoboni, M., Woods, R. P., Brass, M., Bekkering, H., Mazziotta, J. C., & Rizzolatti, G. (1999). Cortical mechanisms of human imitation. *science*, 286(5449), 2526-2528.
- Jabbi, M., Bastiaansen, J., & Keysers, C. (2008). A common anterior insula representation of disgust observation, experience and imagination shows divergent functional connectivity pathways. *PloS one*, 3(8), e2939.
- Jackson, P. L., Meltzoff, A. N., & Decety, J. (2005). How do we perceive the pain of others? A window into the neural processes involved in empathy. *Neuroimage*, 24(3), 771-779.
- Kirchhofer, K. C., Zimmermann, F., Kaminski, J., & Tomasello, M. (2012). Dogs (*Canis familiaris*), but not chimpanzees (*Pan troglodytes*), understand imperative pointing. *PloS one*, 7(2), e30913.

- Kivell, T. L., & Schmitt, D. (2009). Independent evolution of knuckle-walking in African apes shows that humans did not evolve from a knuckle-walking ancestor. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(34), 14241-14246.
- Klein, R. G. (1989). *The human career*. Chicago: University of Chicago Press.
- Kohler, E., Keysers, C., Umiltà, M. A., Fogassi, L., Gallese, V., & Rizzolatti, G. (2002). Hearing sounds, understanding actions: action representation in mirror neurons. *Science*, 297(5582), 846-848.
- Kraskov, A., Dancause, N., Quallo, M. M., Shepherd, S., & Lemon, R. N. (2009). Corticospinal neurons in macaque ventral premotor cortex with mirror properties: a potential mechanism for action suppression?. *Neuron*, 64(6), 922-930.
- Krupenye, C., Kano, F., Hirata, S., Call, J., & Tomasello, M. (2016). Great apes anticipate that other individuals will act according to false beliefs. *Science*, 354(6308), 110-114.
- Langergraber, K. E., Prüfer, K., Rowney, C., Boesch, C., Crockford, C., Fawcett, K., ... & Vigilant, L. (2012). Generation times in wild chimpanzees and gorillas suggest earlier divergence times in great ape and human evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(39), 15716-15721.
- Leavens, D. A. & Hopkins, W. D. (1998). Intentional communication by chimpanzees: A cross-sectional study of the use of referential gestures. *Developmental Psychology*, 34, 813–822.
- Leavens, D. A. & Hopkins, W. D. (1999). The Whole-Hand Point: The Structure and Function of Pointing From a Comparative Perspective. *Journal of Comparative Psychology*, 113, 417–425.
- Leavens, D. A., Hopkins, W. D. & Bard, K. A. (2005). Understanding the Point of Chimpanzee Pointing: Epigenesis and Ecological Validity, *Current Directions in Psychological Science*, 14, 185-189.

- Lehmann, J., Korstjens, A. H. & Dunbar, R. I. M. (2007). Fission -fusion social systems as a strategy for coping with ecological constraints: a primate case. *Evolutionary Ecology*, 21, 613–634.
- Lepage, J. F., & Théoret, H. (2006). EEG evidence for the presence of an action observation–execution matching system in children. *European Journal of Neuroscience*, 23(9), 2505-2510.
- Leslie, K. R., Johnson-Frey, S. H., & Grafton, S. T. (2004). Functional imaging of face and hand imitation: towards a motor theory of empathy. *Neuroimage*, 21(2), 601-607.
- Liebal, K., Call, J. & Tomasello, M. (2004). The use of gesture sequences by chimpanzees. *American Journal of Primatology*, 64, 377-396.
- Liszkowski, U., Carpenter, M., & Tomasello, M. (2007). Reference and attitude in infant pointing. *Journal of Child Language*, 34(1), 1-20.
- Marshall, P. J., & Meltzoff, A. N. (2014). Neural mirroring mechanisms and imitation in human infants. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 369(1644), 20130620.
- Marshall-Pescini, S., & Whiten, A. (2008). Social learning of nut-cracking behavior in East African sanctuary-living chimpanzees (*Pan troglodytes schweinfurthii*). *Journal of Comparative Psychology*, 122(2), 186.
- Marshall, P. J., Young, T., & Meltzoff, A. N. (2011). Neural correlates of action observation and execution in 14-month-old infants: An event-related EEG desynchronization study. *Developmental science*, 14(3), 474-480.
- Mehta, U. M., Thirthalli, J., Aneelraj, D., Jadhav, P., Gangadhar, B. N., & Keshavan, M. S. (2014). Mirror neuron dysfunction in schizophrenia and its functional implications: a systematic review. *Schizophrenia research*, 160(1-3), 9-19.

- Meltzoff, A. N., & Moore, M. K. (1977). Imitation of facial and manual gestures by human neonates. *Science*, 198(4312), 75-78.
- Miklósi A., Polgárdi, R., Topál, J. & Csányi V. (1998). Use of experimenter-given cues in dogs. *Animal Cognition*, 1, 113-121.
- Miklósi A. & Soproni, K. (2005). A comparative analysis of animals' understanding of the human pointing gesture. *Animal Cognition*, 9, 81-93.
- Mitani, J. C. (2009). Male chimpanzees form enduring and equitable social bonds. *Animal Behaviour*, 77, 633-640.
- Mitani, J. C., Hasegawa T., Gros-Louis J., Marler P. & Byrne R. (1992). Dialects in wild chimpanzees?. *American Journal of Primatology*, 27, 233-243.
- Mitani, J. C. & Watts, D. P. (2001). Why do chimpanzees hunt and share meat?. *Animal Behaviour*, 61, 915–924.
- Mitchell, J. P. (2008). Activity in right temporo-parietal junction is not selective for theory-of-mind. *Cerebral cortex*, 18(2), 262-271.
- Morris, J. S., Öhman, A., & Dolan, R. J. (1998). Conscious and unconscious emotional learning in the human amygdala. *Nature*, 393(6684), 467-470.
- Nakamura, K., Kawashima, R., Ito, K., Sugiura, M., Kato, T., Nakamura, A., ... & Kojima, S. (1999). Activation of the right inferior frontal cortex during assessment of facial emotion. *Journal of neurophysiology*, 82(3), 1610-1614.
- Nowak, M. A., Tarnita, C. E. & Wilson, E. O. (2010). The evolution of eusociality. *Nature*, 466, 1057–1062.
- Onishi, K. H., & Baillargeon, R. (2005). Do 15-month-old infants understand false beliefs?. *Science*, 308(5719), 255-258.

- Özçalışkan, Ş., & Goldin-Meadow, S. (2005). Gesture is at the cutting edge of early language development. *Cognition*, 96(3), B101-B113.
- Peeters, R., Simone, L., Nelissen, K., Fabbri-Destro, M., Vanduffel, W., Rizzolatti, G., & Orban, G. A. (2009). The representation of tool use in humans and monkeys: common and uniquely human features. *Journal of Neuroscience*, 29(37), 11523-11539.
- Perrett, D. I., Harries, M. H., Bevan, R., Thomas, S., Benson, P. J., Mistlin, A. J., ... & Ortega, J. E. (1989). Frameworks of analysis for the neural representation of animate objects and actions. *Journal of experimental Biology*, 146(1), 87-113.
- Phillips, M. L., Young, A. W., Scott, S., Calder, A. J., Andrew, C., Giampietro, V., ... & Gray, J. A. (1998). Neural responses to facial and vocal expressions of fear and disgust. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 265(1408), 1809-1817.
- Phillips, M. L., Young, A. W., Senior, C., Brammer, M., Andrew, C., Calder, A. J., ... & David, A. S. (1997). A specific neural substrate for perceiving facial expressions of disgust. *Nature*, 389(6650), 495-498.
- Potts, R. (1984). Home bases and early hominids: Reevaluation of the fossil record at Olduvai Gorge suggests that the concentrations of bones and stone tools do not represent fully formed campsites but an antecedent to them. *American Scientist*, 72, 338-347.
- Premack, D., & Woodruff, G. (1978). Does the chimpanzee have a theory of mind?. *Behavioral and brain sciences*, 1(4), 515-526.
- Ramachandran, V. S., & Oberman, L. M. (2007). Broken mirrors: a theory of autism. *Scientific American*, 17(2), 20-29.
- Rizzolatti, G., & Arbib, M. A. (1998). Language within our grasp. *Trends in neurosciences*, 21(5), 188-194.

- Rizzolatti, G., & Craighero, L. (2004). The mirror-neuron system. *Annu. Rev. Neurosci.*, 27, 169-192.
- Rizzolatti, G., Fadiga, L., Gallese, V., & Fogassi, L. (1996). Premotor cortex and the recognition of motor actions. *Cognitive brain research*, 3(2), 131-141.
- Rizzolatti, G., Fadiga, L., Matelli, M., Bettinardi, V., Paulesu, E., Perani, D., & Fazio, F. (1996). Localization of grasp representations in humans by PET: 1. Observation versus execution. *Experimental brain research*, 111, 246-252.
- Rizzolatti, G., Fogassi, L., & Gallese, V. (2001). Neurophysiological mechanisms underlying the understanding and imitation of action. *Nature reviews neuroscience*, 2(9), 661-670.
- Rizzolatti, G., & Luppino, G. (2001). The cortical motor system. *Neuron*, 31(6), 889-901.
- Rizzolatti, G., & Sinigaglia, C. (2006). *So quel che fai: il cervello che agisce e i neuroni specchio*. Milano: R. Cortina.
- Rizzolatti, G., & Sinigaglia, C. (2010). The functional role of the parieto-frontal mirror circuit: interpretations and misinterpretations. *Nature reviews neuroscience*, 11(4), 264-274.
- Roberts, A. I., Vick, S. & Buchanan-Smith, H. M. (2012). Communicative intentions in wild chimpanzees: persistence and elaboration in gestural signalling. *Animal Cognition*, 16, 187-196.
- Roebroeks, W., & Villa, P. (2011). On the earliest evidence for habitual use of fire in Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(13), 5209-5214.
- Saxe, R., & Kanwisher, N. (2013). People thinking about thinking people: the role of the temporo-parietal junction in “theory of mind”. *Social neuroscience*, 171-182. Psychology Press.
- Seyfart, R. M. & Cheney, D. L. (1984). Grooming, alliances and reciprocal altruism in vervet monkeys. *Nature*, 308, 541-543.

- Seyfart, R. M. & Cheney, D. L. (2003). Signalers and receivers in animal communication. *Annual Review of Psychology*, 54, 145-173.
- Seyfarth, R. M., & Cheney, D. L. (2012). Animal cognition: Chimpanzee alarm calls depend on what others know. *Current Biology*, 22(2), R51-R52.
- Shanton, K., & Goldman, A. (2010). Simulation theory. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Cognitive Science*, 1(4), 527-538.
- Singer, T., Seymour, B., O'doherty, J., Kaube, H., Dolan, R. J., & Frith, C. D. (2004). Empathy for pain involves the affective but not sensory components of pain. *Science*, 303(5661), 1157-1162.
- Somel, M., Franz, H., Yan, Z., Lorenc, A., Guo, S., Giger, T., ... & Khaitovich, P. (2009). Transcriptional neoteny in the human brain. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(14), 5743-5748.
- Sonnby-Borgström, M., Jönsson, P., & Svensson, O. (2003). Emotional empathy as related to mimicry reactions at different levels of information processing. *Journal of Nonverbal behavior*, 27, 3-23.
- Sprenghelmeyer, R., Young, A. W., Calder, A. J., Karnat, A., Lange, H., Hömberg, V., ... & Rowland, D. (1996). Loss of disgust: Perception of faces and emotions in Huntington's disease. *Brain*, 119(5), 1647-1665.
- Stern, D. N. (2010). *Forms of vitality: Exploring dynamic experience in psychology, the arts, psychotherapy, and development*. Oxford University Press, USA.
- Tomasello, M. (1992). The social bases of language acquisition. *Social development*, 1(1), 67-87.
- Tomasello, M. (2022). *The evolution of Agency – Behavioral Organization from Lizards to Humans*. Massachusetts Institute of Technology.

- Tomasello, M., Call, J. & Gluckman, A., (1997). Comprehension of novel communicative signs by apes and human children. *Child Development*, 68, 1067-1080.
- Tomasello, M., Carpenter, M., & Liszkowski, U. (2007). A new look at infant pointing. *Child development*, 78(3), 705-722.
- Tomasello, M., Hare, B. & Agnetta, B. (1999). Chimpanzees, *Pan troglodytes*, follow gaze direction geometrically. *Animal Behaviour*, 58, 769-777.
- Umiltà, M. A., Kohler, E., Gallese, V., Fogassi, L., Fadiga, L., Keysers, C., & Rizzolatti, G. (2001). I know what you are doing: A neurophysiological study. *Neuron*, 31(1), 155 - 165.
- Van Hooff, J. A. R. A. M. (1962). Facial expressions in higher primates. *Symp. Zool. Soc. Lon.*, 8, 97-125.
- Van Hooff, J. A. R. A. M. (1967). The Facial Displays of the Catarrhine Monkeys and Apes. Morris, D. (ed.). *Primate Ethology*. Weidenfield & Nicolson, London, 7–68.
- Warneken, F., Hare, B., Melis, A. P., Hanus, D., & Tomasello, M. (2007). Spontaneous altruism by chimpanzees and young children. *PLoS biology*, 5(7), e184.
- Wiessner, P. W. (2014). Embers of society: Firelight talk among the Ju/'hoansi Bushmen. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(39), 14027-14035.
- Williams, J. H., Whiten, A., Suddendorf, T., & Perrett, D. I. (2001). Imitation, mirror neurons and autism. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 25(4), 287-295.
- Wilson, E. O. (2012). *The social conquest of Earth*. Liveright.
- Wilson, E. O., & Hölldobler, B. (2005). Eusociality: origin and consequences. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102(38), 13367-13371.
- Wilson, D. S., & Wilson, E. O. (2007). Rethinking the theoretical foundation of sociobiology. *The Quarterly Review of Biology*, 82 (4).

- Wimmer, H., & Perner, J. (1983). Beliefs about beliefs: Representation and constraining function of wrong beliefs in young children's understanding of deception. *Cognition*, 13(1), 103-128.
- White, T. D., Asfaw, B., Beyene, Y., Haile-Selassie, Y., Lovejoy, C. O., Suwa, G., & WoldeGabriel, G. (2009). *Ardipithecus ramidus* and the paleobiology of early hominids. *Science*, 326(5949), 64-86.
- Whiten, A. & Byrne, R. W. (1988). Tactical deception in primates. *Behavioral and Brain Sciences*, 11, 233–273.
- Whiten, A., & van de Waal, E. (2017). Social learning, culture and the ‘socio-cultural brain’ of human and non-human primates. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 82, 58-75.
- Whiten, A., McGuigan, N., Marshall-Pescini, S., & Hopper, L. M. (2009). Emulation, imitation, over-imitation and the scope of culture for child and chimpanzee. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 364(1528), 2417-2428.
- Wicker, B., Keysers, C., Plailly, J., Royet, J. P., Gallese, V., & Rizzolatti, G. (2003). Both of us disgusted in My insula: the common neural basis of seeing and feeling disgust. *Neuron*, 40(3), 655-664.
- Wrangham, R. (2017). Control of fire in the Paleolithic: evaluating the cooking hypothesis. *Current Anthropology*, 58(S16), S303 - S313.
- Wrangham, R. W., Jones, J. H., Laden, G., Pilbeam, D., & Conklin-Brittain, N. (1999). The raw and the stolen: cooking and the ecology of human origins. *Current anthropology*, 40(5), 567-594.
- Zimmermann F., Zemke F., Call J. & Gómez J. C. (2009). Orangutans (*Pongo pygmaeus*) and bonobos (*Pan paniscus*) point to inform a human about the location of a tool. *Animal Cognition*, 12, 347-358.