



**UNIVERSITÀ
DI PARMA**

DIPARTIMENTO DI MEDICINA E CHIRURGIA

CORSO DI LAUREA IN

PSICOBIOLOGIA E NEUROSCIENZE COGNITIVE

TITOLO DELLA TESI

*So quel che dici:
filogenesi ed evoluzione del linguaggio*

Relatore:

Chiar.mo Prof. LEONARDO FOGASSI

Correlatrice:

Chiar.ma Prof.ssa OLIMPIA PINO

Laureando:

ANNALISA LORUSSO

ANNO ACCADEMICO 2022 - 2023

“Actually”, says Liz, “what I do suffer from is curiosity. I want to know what really happened.”

“When?”

“At the beginning. When human nature began. At the beginning of human time. And I know I’ll never know. But I can’t stop looking. It’s very frustrating. When occasionally it comes over me that I’ll never know, I can’t quite believe it.

Surely, one day, I will find out?”.

Margaret Drabble, *A natural curiosity*

Sommario

| | |
|---|------------|
| INTRODUZIONE | 4 |
| ABSTRACT | 6 |
| 1. FILOGENESI: LA COMUNICAZIONE ANIMALE | 7 |
| 1.1. Funzioni della comunicazione animale | 7 |
| 1.1.1. Comunicazione intraspecifica preda-predatore | 8 |
| 1.1.2. L'allarme..... | 9 |
| 1.1.3. Territorialità e difesa del territorio..... | 10 |
| 1.1.4. Altruismo..... | 11 |
| 1.1.5. Cooperazione..... | 13 |
| 1.1.6. Corteggiamento..... | 14 |
| 1.2. Una comunicazione incarnata: il movimento..... | 15 |
| 1.2.1. La danza delle api..... | 16 |
| 1.2.2. Comunicare con i gesti: il sistema mirror..... | 17 |
| 1.2.3. Come comunicano le Grandi Scimmie..... | 22 |
| 2. TEORIE SULLA FORMAZIONE DEL LINGUAGGIO | 26 |
| 2.1. Chomsky e l'innatismo..... | 26 |
| 2.2. Il risultato di un compromesso: Chomsky ed evoluzionismo..... | 27 |
| 2.3. Teorie evoluzioniste pure..... | 31 |
| 2.3.1. La vocalizzazione come origine..... | 33 |
| 2.3.1.1. Neurofisiologia delle vocalizzazioni..... | 36 |
| 2.3.1.2. La vocalizzazione oltre i Primati: gli uccelli..... | 40 |
| 2.3.2. Il gesto come origine..... | 42 |
| 2.3.2.1. La comunicazione gestuale nei primati non umani..... | 43 |
| 2.3.2.2. Ipotesi del sistema specchio..... | 44 |
| 3. EVOLUZIONE: COME È AVVENUTO IL CAMBIAMENTO? | 49 |
| 3.1. Il tratto vocale..... | 49 |
| 3.1.1. La modifica del tratto orale: come è avvenuto il cambiamento?..... | 52 |
| 3.1.2. Il controllo motorio del tratto vocale..... | 55 |
| 3.1.3. Il controllo della respirazione..... | 59 |
| 3.2. Testimonianze molecolari: SLI e gene FoxP2..... | 61 |
| 3.2.1. Analisi comparative per il gene FoxP2..... | 65 |
| 3.3. Uso di strumenti..... | 69 |
| 4. AREE CEREBRALI COINVOLTE NEL LINGUAGGIO | 73 |
| 4.1. Area di Broca..... | 73 |
| 4.1.1. L'evoluzione dell'area di Broca..... | 79 |
| 4.2. Area di Wernicke..... | 82 |
| 4.3. Un ponte tra Broca e Wernicke: il fascicolo arcuato..... | 84 |
| 4.3.1. Il fascicolo arcuato in ottica comparata..... | 84 |
| 4.4. Oltre il fascicolo arcuato..... | 87 |
| 4.5. Via ventrale e via dorsale del linguaggio..... | 89 |
| 4.6. Correlati neurali delle caratteristiche del linguaggio..... | 90 |
| 4.6.1. Analisi acustico-fonologica..... | 91 |
| 4.6.2. Elaborazione fonologica..... | 91 |
| 4.6.3. Elaborazione sintattica..... | 92 |
| 4.6.4. Elaborazione semantica..... | 94 |
| 4.6.5. Elaborazione prosodica..... | 96 |
| 4.5. Processamento temporale..... | 98 |
| 4.6. Attivazioni aggiuntive legate al linguaggio..... | 100 |
| 5. L'ANELLO MANCANTE: IL SISTEMA SPECCHIO | 103 |
| 5.1. Neuroni specchio e sistema specchio..... | 103 |
| 5.2. Ipotesi sistema specchio..... | 106 |
| 5.2.1. F5 e BA 44: Omologie anatomiche..... | 110 |

| | |
|--|-----|
| 5.2.2. F5 e BA 44: Omologie funzionali..... | 118 |
| 5.3. Tra azione e linguaggio: la sintassi motoria..... | 121 |
| 5.4. LIS e correlati neurali..... | 124 |
| CONCLUSIONI | 128 |
| BIBLIOGRAFIA | 130 |

INTRODUZIONE

Il fascino intrinseco del linguaggio umano nella sua profonda misteriosità ha condotto – e conduce attualmente – scienziati, filosofi, antropologi e linguisti ad impegnarsi nell'indagine sulla sua origine. Per l'uomo il linguaggio è la pratica più diretta per condividere significati e, nonostante ciò, non sono in grado di accederne alla radice, perché il puzzle per ricostruire l'evoluzione del linguaggio presenta ancora pezzi mancanti ed evidenze non abbastanza robuste o approfondite.

Il presente elaborato rincorrerà il faticoso obiettivo di sondare le plausibili derivazioni del linguaggio umano, affondando le radici argomentative in campo evoluzionistico e sostenendo una continuità interspecifica in grado di traghettare cambiamenti e modificazioni sempre più avanzate e sofisticate. In questa chiave, il linguaggio non sarebbe altro che il riverbero rivoluzionario di un meccanismo già presente nei nostri antenati, in particolar modo nelle scimmie antropomorfe. La finestra dell'evoluzione è necessaria per comprendere che la capacità linguistica si è disseminata e sviluppata in un regno in cui la comunicazione preesisteva e veicolava – nelle diverse modalità sensoriali selettive specie-specifiche – un contenuto informativo. In particolar modo, la presente tesi si focalizzerà sulla plausibile origine gestuale del linguaggio, ipotesi motivata da evidenze comportamentali - basate sull'osservazione dei nostri cugini primati - e neurofisiologiche, attraverso l'indagine di pattern cerebrali simili tra uomo e scimmia che lascerebbero presagire un graduale passaggio che dal gesto ha garantito autorità espressiva alla vocalità.

Dunque, premessa la preesistenza di una comunicazione interattiva tra le specie animali, nel primo capitolo verranno approfondite le diverse modalità comunicative sfruttate nelle diverse nicchie ecologiche per assolvere a funzioni di allarme, di difesa, cooperative e di corteggiamento. Inoltre, verrà posta particolare attenzione su un meccanismo intrinsecamente coinvolto nella condivisione di significati – il meccanismo mirror, come modalità di comprensione interna del comportamento dell'altro attraverso unarisonanza motoria che potrebbe aver veicolato l'evoluzione del linguaggio stesso, avendo come base una corrispondenza anatomica e neurofisiologica tra il sistema motorio e quello linguistico.

Nel secondo capitolo verranno esaminate le teorie sull'evoluzione del linguaggio, in cui dall'innatismo Chomskiano e dall'assunzione di specialità attribuita all'essere umano, si procederà verso un approdo sempre più evolucionistico, enfatizzando l'importanza di meccanismi vocali e gestuali presenti nei nostri antenati come fertile terreno in cui porre il seme dell'origine del linguaggio.

Nel terzo capitolo verranno presi in considerazione i cambiamenti evolutivi che potrebbero aver ragionevolmente contribuito allo sviluppo dell'abilità linguistica, tra cui la modifica del tratto orale, il controllo della respirazione, la deriva genetica del gene FoxP2 e l'utilizzo di strumenti.

Nel quarto capitolo saranno esposte le aree cerebrali coinvolte nella produzione e comprensione del linguaggio, in particolare, oltre alle classiche regioni e connessioni considerate cruciali – area di Broca, area di Wernicke e fascicolo arcuato – saranno approfonditi dettagliatamente i territori corticali coinvolti nell'elaborazione delle varie componenti del linguaggio: fonetica-fonologia, semantica, sintassi e prosodia.

Infine, il quinto ed ultimo capitolo sarà espressione della tesi maggiormente accreditata nel presente lavoro che affonda le radici argomentative nell'ipotesi del meccanismo mirror: oltre a constatare la stretta relazione di omologia che intercorre tra l'area F5 – sede dei neuroni specchio nella scimmia – e l'area 44 nell'uomo – sede della produzione del linguaggio, verranno considerate ulteriori affinità tra gesto e linguaggio rinvenibili nella sintassi, intesa come capacità di produrre pattern fluidi e sequenziali in grado di generare un'azione – o una frase – con significato. Ulteriormente, a supporto dell'ipotesi del gesto come precursore della parola, saranno analizzati i meccanismi che governano il linguaggio dei segni (LIS) al fine di individuare e corroborare la possibilità che gesto e parola condividano un terreno comune, ragionevolmente fertilizzato mediante una sofisticazione di meccanismi di risonanza motoria.

ABSTRACT

Perché proprio noi, sapiens sapiens, parliamo? Perché abbiamo evoluto questa misteriosa e operosa capacità? Da dove deriva il linguaggio? Il presente lavoro di ricerca si pone l'obiettivo di indagare questi quesiti e di utilizzare la finestra evolutiva per cogliere fertili indizi nei nostri antenati. L'analisi sull'origine del linguaggio procederà in primo luogo con la filogenesi della comunicazione animale nelle diverse specie, successivamente con l'identificazione delle diverse fonti teoriche che hanno gettato ipotesi sulla plausibile origine del linguaggio; inoltre, in virtù della forte derivazione evoluzionista sostenuta nel presente lavoro, verranno presi in considerazione cambiamenti morfo-funzionali e genetici che si sono gradualmente verificati e che potrebbero ragionevolmente essere coinvolti nell'origine del linguaggio. Infine, oltre a fornire un quadro generale delle aree cerebrali coinvolte nel linguaggio, verrà approfondita l'ipotesi che alimenta l'intero elaborato e che riguarda la possibilità che il linguaggio possa essersi evoluto da meccanismi di risonanza motoria che ipotizzano tale sistema come "anello mancante" che può aver equipaggiato l'Homo Sapiens per un cervello pronto per parlare.

ABSTRACT

Why do we, sapiens sapiens, speak? Why did we evolve this mysterious and industrious ability? Where does language come from? The present research work aims to investigate these questions and to exploit the evolutionary window to pick up fertile clues in our ancestors. The analysis on the origin of language will first proceed with the phylogeny of animal communication in different species, consequently with the identification of the different theoretical sources that have proposed hypotheses on the plausible origin of language; furthermore, by virtue of the strong evolutionary derivation advocated in the present work, morpho-functional and genetic changes that have gradually occurred and could reasonably be involved in the origin of language will be considered. Finally, in addition to providing an overview of the brain areas involved in language, the hypothesis that fuels the entire paper concerns the possibility that language may have evolved from motor resonance-mirror mechanisms that offer such a system as a "missing link" that may have equipped Homo Sapiens for a speech-ready brain.

1. FILOGENESI: LA COMUNICAZIONE ANIMALE

Il linguaggio è la facoltà più arcaica e affascinante dell'essere umano e conferisce la possibilità di poter esprimere un concetto, di poter esternare un affetto, di negoziare attraverso un sistema di codici prestabiliti, consegnatici dal sistema culturale, così condiviso e allo stesso tempo interculturalmente eterogeneo. Oltre a questo, il vero fascino del linguaggio risiede nella sua misteriosa provenienza e nel perché proprio noi, *sapiens sapiens*, abbiamo sviluppato questa enorme e intelligibile capacità.

Tuttavia, se Chomsky (2000), ha verticalizzato le traiettorie evolutive ponendo la facoltà di linguaggio come caratteristica di specialità ed eccezionalità unicamente umana e rivendicando una differenza qualitativa tra animale umano e non, il presente lavoro di ricerca, operando all'interno del perimetro della vexata quaestio relativa all'evoluzione del linguaggio, intende sostenere una continuità filogenetica comune a tutte le specie.

L'importanza di cogliere il senso orizzontale e continuativo del linguaggio permette di inquadrare le specie viventi all'interno di un universo evolutivo comune, coerentemente con quanto affermato da Darwin ne "L'Origine della specie" (1859) "Light will be thrown on the origin of man and his history".

Il linguaggio, inoltre, deve essere germogliato in un terreno in cui la comunicazione già esisteva e assolveva a molteplici funzioni, motivate dalle nicchie ecologiche e dalle necessità specie-specifiche. È dunque importante considerare il linguaggio come una facoltà *specificata* e non *speciale*, come suggerito da Francesco Ferretti (2015), ricostruendo le tappe evolutive, attingendo ai vari gruppi tassonomici e cogliendo omologie e analogie e compatibilità comportamentali. Affinché questo avvenga, prioritario sarebbe focalizzarsi sulla filogenesi: cosa sappiamo delle altre specie? Comunicano? E perché? A quali funzioni assolve la comunicazione specie-specifica?

1.1. Funzioni della comunicazione animale

Uno dei motori della comunicazione animale è la socialità: la funzione sociale può essere evidenziata dal fatto che, in alcune specie, i segnalatori non forniscono segnali d'allarme in assenza di un "pubblico". Un esempio di questo eclatante fenomeno è stato indagato da Karakashian e colleghi (1988), i quali hanno presentato ai polli domestici (*gallus gallus*) la sagoma di un falco che volava attraverso un filo alla sommità di una gabbia: gli autori hanno osservato che i polli lanciavano segnali di allarme ritmici ed elevati solo in presenza di un conspecifico maschio o femmina, ma non quando erano soli. Dunque, nonostante i richiami elicitati fossero

“espressioni emozionali involontarie” (*ibidem*), la produzione dell’allarme era vincolata alla presenza e vicinanza di un conspecifico. Gli autori suggeriscono, inoltre, come la selezione abbia agito sui destinatari del segnale nello sviluppo della capacità di reperire tali informazioni contestuali a scopo adattativo. Il fenomeno sopra descritto è ascrivibile alla comunicazione intraspecifica, termine che designa tutti gli organismi appartenenti alla medesima specie; tuttavia, la comunicazione può verificarsi anche (e soprattutto, in alcuni casi) a livello interspecifico: esempio lampante è l’interazione preda-predatore, la quale è un argomento centrale nell’ecologia e biologia evolutiva (Wang, Zanette & Zou, 2016). Tipico di questo caso è il fenomeno in cui la preda, all’avvistamento imminente del predatore, lo esorta, attraverso uno specifico codice comunicativo, disincentivando l’attacco (come vedremo di seguito) perché plausibilmente fallimentare e dispendioso.

1.1.1. Comunicazione interspecifica preda-predatore

Uno dei fenomeni che spiegherebbe lo sviluppo della comunicazione interspecifica e configura un significato evolutivo del tutto “sui generis” (Pennisi, Falzone & Giallongo, 2017) fa riferimento ad un particolare e bizzarro comportamento predatorio, in cui la preda comunica con il predatore al fine di esibire una caratteristica fisica – prestanza, forza, prontezza – tale da esortarlo ad evitare un inseguimento fallimentare e un vano dispendio energetico.

Come suggerito dai due zoologi e naturalisti Amotz e Zahavi (1975) la comunicazione interspecifica potrebbe essere declinata come una “selezione per handicap”: un comportamento svantaggioso all’apparenza – come rivelare la propria presenza al predatore senza fuggire all’imminenza dell’avvistamento – può essere selezionato per informare il predatore circa caratteristiche che possono garantire la sopravvivenza della preda a scapito di uno sterile e vano dispendio energetico da parte del predatore (*ibidem*). Dunque, questi comportamenti possono essere letti come avvertimenti informativi per il predatore, utili nella misura in cui lo esortano a non incorrere in un inseguimento improduttivo e plausibilmente fallimentare. Per le prede, la pressione predatoria gioca un ruolo importante nell’evoluzione della socialità (Caro, Graham, Stoner & Vargas, 2004) e, diversamente dalle specie solitarie, gli individui all’interno di un gruppo sociale possono trarre vantaggio dal monitoraggio dei conspecifici che scrutano l’ambiente circostante e tale vantaggio si estrinseca in un tempo maggiore da investire nel foraggiamento o in altre attività. Dunque, la vita gruppale

permette un'attività di vigilanza mediante cui i conspecifici possono essere avvertiti in tempo sull'avvicinamento di un predatore (Fortin et al., 2004).

Esempio di questo fenomeno è il comportamento delle gazzelle gozzo, le quali quando incontrano un pericolo producono un “debole sibilo” udibile per gli umani a una distanza ravvicinata. Blank (2018) suggerisce a tal proposito che questa specie di bovide si ferma molto più frequentemente con il loro predatore “naturale”, il lupo, rispetto ad un essere umano (un predatore lento e meno pericoloso) o ad un'automobile (un predatore veloce e più pericoloso). Segnale comunicativo tipico di questa interazione è lo stotting, consistente in salti ripetuti, battendo le zampe per terra ed emettendo delle vocalizzazioni (Pennisi, Falzone & Giallongo, 2017) ed è informativo per l'interlocutore, scoraggiandolo ad intraprendere il comportamento predatorio.

1.1.2. L'allarme

Un'altra forma di comunicazione presente nel regno animale è l'allarme: sebbene Darwin (1871) ipotizzasse che i segnali animali fossero indicativi dei livelli motivazionali e di arousal, alcune vocalizzazioni (come i segnali di allarme) sembrano accedere ad un livello esperienziale più alto: designare oggetti, pericoli, eventi nel mondo esterno ai conspecifici. Questi indizi di allarme sono stati definiti “funzionalmente referenziali”, in quanto è possibile cogliere informazioni specifiche sul predatore sulla base della vocalizzazione emessa. A questo proposito, Seyfarth e colleghi (1980) hanno pubblicato un articolo, testimoniando la presenza di una forma comunicativa nelle scimmie cercopiteco: questa specie sembra mettere in atto segnali allarmistici specifici e differenti sulla base del predatore avvistato che, a loro volta, determinano differenti comportamenti di fuga. Gli allarmi possono essere rivolti verso gli alberi, indicando la presenza di un leopardo, di aquile, dirigendo lo sguardo verso l'alto, o di serpenti, dirigendolo verso il basso. Questi segnali sono stati definiti dagli autori “etichette simboliche” per i predatori, come un'ancestrale forma di comunicazione semantica simil-linguistica, costatazione che ha però subito smentita nella letteratura degli anni successivi (Wheeler & Fischer, 2012). Emergono, infatti, degli evidenti limiti nella comunicazione di questa specie che rende impenetrabile la possibilità di ipotizzare una forma di capacità simil linguistica prettamente umana, come un'assenza di intenzionalità socio-cognitiva e scarso controllo corticale nella comunicazione (*ibidem*), per lo più guidata dal sistema limbico emozionale, come dimostrato ulteriormente dallo studio di Aitken (1981), in cui è stato dimostrato che lesioni a livello della corteccia cingolata in scimmie Rhesus hanno determinato un notevole peggioramento delle vocalizzazioni spontanee e condizionate, contrariamente alla lesione delle

regioni premotorie laterali, considerate omologhe dell'area di Broca, che non sembrano aver determinato alcuna modificazione comportamentale. Un'ulteriore conferma di questo risultato viene dalla stimolazione elettrica della corteccia cingolata anteriore dei primati, che può dare origine ad una varietà di richiami e vocalizzazioni (Paus, 2001). Dunque, sebbene il repertorio comunicativo dei primati accolga forme rudimentali di vocalizzazione come grugniti, latrati e urla, è plausibilmente asseribile che non si possa parlare di vere e proprie forme linguistiche (Rendall, 2021).

1.1.3. Territorialità e difesa del territorio

Per territorialità si intende un comportamento mirato ad escludere i conspecifici e non da determinate aree di dominanza mediante segnali uditivi, visivi o olfattivi nonché interazioni aggressive (Giuggioli, Potts & Harris, 2011). La territorialità è fondamentale per la comprensione del comportamento animale, tra cui l'acquisizione di risorse, la gestione dello spazio, la comunicazione e i sistemi di accoppiamento (Kamath & Wesner, 2020). Emlen e Oring (1977), collegando la nozione di territorio a quella di poligamia, affermano che la possibilità che una specie sia poligama dipende dalla capacità di monopolizzare i conspecifici e tale potenziale monopolizzante è legato a fattori ecologici, sociali e fisiologici. Il cuore del comportamento territoriale è lo spazio fisico e la dipendenza da questo subentra sulla base dei rapporti di fecondità: se quest'ultima è bassa, vi sarà una minore competizione intersessuale per l'accesso alla femmina e la difesa non sarà dispendiosa; al contrario, se il tasso di fecondità delle femmine è elevato, il successo riproduttivo è saturato e disseminato lungo tutto il territorio e la difesa del proprio territorio risulta essere maggiormente costosa e impegnativa (López-Sepulcre & Kokko, 2005).

Uno dei comportamenti comunicativi territoriali studiati è il canto degli uccelli canori, il quale, oltre ad essere fondamentale nell'accoppiamento, assume l'ulteriore ruolo di minaccia intrasessuale per difendere un territorio dai "concorrenti" (Searcy, Nowicki & Hughes, 1998). Gli autori (*ibidem*) hanno messo in atto un paradigma sperimentale sfruttando un altoparlante che simulasse la canzone di un maschio canoro: la procedura ha consistito nel rimuovere undici coppie di passeri canori dai loro territori e per ciascuna coppia istituire in un territorio (condizione sperimentale) un altoparlante che simulasse la canzone originaria dei passeri e lasciare silente il territorio dell'altro maschio (condizione di controllo). L'esperimento era finalizzato a verificare quale dei due territori venisse conquistato per primo, verificando l'ipotesi che il canto possa esercitare una funzione

territoriale. Come previsto, i risultati hanno mostrato la presenza di fenomeni di acquisizione territoriale esclusivamente sul territorio di controllo, in cui l'assenza di monopolizzazione canora ha spinto il comportamento territoriale, difatti, i territori in cui risuonava il canto simulato dall'altoparlante non sono stati monopolizzati da potenziali intrusi.

Un'altra specie che sembra praticare la difesa del territorio, in questo caso sfruttando una comunicazione "olfattiva", sono i lemuri dalla coda ad anelli (*Lemur catta*), una specie femminile-dominante appartenente all'ordine dei Primati, in cui le femmine forniscono la maggior parte di cure parentali e difesa delle risorse mediante la produzione e disseminazione di marcatura olfattiva sul territorio (Mertl-Millhollen, 2006). Come accennato in precedenza, la comunicazione in molti mammiferi si manifesta sottoforma di segnali olfattivi, i quali possono essere intesi come "il processo per cui un segnale chimico è generato da un presunto mittente e trasmessi (generalmente per via aerea) a un presunto destinatario che, attraverso adeguati recettori, può identificare, integrare e rispondere (sia comportamentale o fisiologica) al segnale" (Eisenberg & Kleimann, 1972). La comunicazione olfattiva, dunque, può essere sfruttata nella difesa territoriale per rivendicare proprietà e occupazione dello spazio. A tal proposito, Rosell e colleghi (1998) hanno voluto indagare l'ipotesi per cui il castoro eurasiatico potesse utilizzare la marcatura olfattiva per difendere e circoscrivere il proprio territorio: gli autori hanno evidenziato come le marcature olfattive medie sono aumentate significativamente durante la stagione riproduttiva rispetto a quella non riproduttiva, in particolar modo è stato evidenziato un incremento significativo durante il mese di febbraio, periodo di massimo estro femminile. In questo caso, la circoscrizione del territorio è finalizzata alla selezione sessuale: la possibilità di marcare il territorio attraverso un rilascio odoroso ne consente una maggiore gestione e difesa che garantisce una maggiore possibilità di poter copulare e trasmettere i propri geni alla generazione successiva.

1.1.4. Altruismo

La definizione comune abbracciata dalla biologia evuzionistica concepisce l'altruismo come un comportamento che determina contemporaneamente un beneficio in termini di fitness nell'individuo che lo riceve, a scapito di costi per l'individuo che lo compie (Kerr, Godfrey-Smith, & Feldman, 2004). Sembra che nei contesti maggiormente cooperativi la selezione abbia favorito quei segnalatori che emettono segnali più facilmente e, parallelamente, quei destinatari abili nel carpire l'informazione segnalata

(Zuberbühler, Jenny & Bshary, 1999). D'altro canto, la produzione di segnali di allarme risulta essere particolarmente costosa, in quanto le chiamate allarmistiche sono vivaci indizi della posizione di un segnalatore per un predatore e, per quanto paradossale sembri, questo fenomeno è stato selezionato in natura perché trova una sua spiegazione evuzionistica: le chiamate di allarme possono avvantaggiare il segnalatore *direttamente* provocando comportamenti anti-predatori come la sincronizzazione del volo (Charnov & Krebs, 1975), *indirettamente* facilitando la trasmissione culturale circa l'apprendere a riconoscere e schivare i predatori nella prole inesperta (Curio, Ernst & Vieth, 1978), *indirettamente* aumentando le possibilità di sopravvivenza dei parenti stretti mediante la kin selection (Griffin & West, 2002); quest'ultima rappresenta una delle contraddizioni più affascinanti dell'evoluzione. La selezione di parentela è una teoria sviluppata da Hamilton (1964) in cui si prevede che un comportamento possa essere maggiormente altruistico verso i parenti in quanto si condivide con questi una porzione relativamente alta dei propri geni: aiutando un parente a sopravvivere e dunque a riprodursi, un individuo trasmetterà un quoziente del proprio patrimonio propria genetico (talvolta anche superiore) alla generazione successiva.

Nel comportamento altruistico è richiesta, dunque, una forma di comunicazione: alcune specie, per segnalare ai conspecifici la presenza di un predatore, producono richiami di allarme esclusivi dipendenti dal tipo di animale avvistato: nelle scimmie cercopiteco (*Cercopithecus aethiops*) e nelle scimmie diana, ad esempio, la vista o il suono di un predatore come il leopardo o un'aquila, suscitano segnali allarmistici differenti e specifici, che sembrano essere inalterati dalla variazione del numero di predatori, dalla distanza, elevazione o dall'immediatezza dell'attacco (Seyfarth, Cheney, & Marler, 1980). Le chiamate di allarme designerebbero, dunque, diverse classi di pericolo esterno. Tuttavia, ci sono casi in natura in cui la relazione tra lo stimolo esogeno e il segnale d'allarme è più intricata: è il caso dei suricati. Queste affascinanti piccole manguste variano i segnali proporzionalmente ai diversi livelli di urgenza, determinando suoni acusticamente diversi sulla base di un predatore aviario (a bassa urgenza) o un mammifero (ad alta urgenza). Nello stesso tempo, gli "ascoltatori" rispondono in maniera qualitativamente diversa sulla base della chiamata, proporzionalmente alla pericolosità sollecitata (Manser, Bell & Fletcher, 2001). Sull'orizzonte aviario, anche le cinciallegre (*Poecile atricapilla*) sfruttano una forma di comunicazione (mobbing acustico) che cambia al variare delle dimensioni del predatore: in uno studio condotto nel 2005, Templeton e coll., sfruttando presentazioni di 15 specie di predatori e studiando il comportamento di questi uccelli passeriformi, hanno evidenziato un sistema di allerta

correlato alle dimensioni e alla minaccia del potenziale predatore, dimostrando un livello “inaspettato” (*ibidem*) di complessità e sofisticatezza nella comunicazione allarmistica di questa specie.

1.1.5. Cooperazione

La divisione riproduttiva del lavoro è un’emblematica caratteristica della società degli insetti eusociali e richiede un espediente attraverso cui valutare la presenza di individui riproduttivi: gli idrocarburi (CHC) rappresentano il mezzo principale per assolvere a questo scopo (Leonhardt et al., 2016). Tali idrocarburi sono stati definiti “feromoni regina” evolutivamente conservati e concepiti come segnali di fertilità (Smith & Liebig, 2017): il “feromone regina” sembra avere un effetto primer sui lavoratori della casta, inibendo lo sviluppo ovarico e la conseguente deposizione delle uova (*ibidem*). Con la crescente nascita di una complessità sociale, funzionale al fabbisogno lavorativo, è risultata necessaria la maturazione di un codice comunicativo per coordinare la divisione del lavoro, la coesione del gruppo e la concertazione delle azioni (Leonhardt et al., 2016). A questo proposito, Boomsma (2013) fornisce un’interessante similitudine per spiegare lo sviluppo della socialità negli insetti, comparandola per analogia all’evoluzione della multicellularità, in cui la divisione del lavoro rifletterebbe la diversificazione cellulare in un organismo multicellulare, “proprio come le cellule somatiche sono usa e getta e la riproduzione è limitata alle cellule germinali” (*ibidem*). I segnali comunicativi che emergono da questa socialità sono molteplici: feromoni di aggregazione per i ritrovamenti, feromoni di dispersione per il disassemblaggio e segnali che indicano la presenza di fertilità della regina che esortano le lavoratrici ad abbandonare le mansioni per dedicarsi all’allevamento dei fratelli (Keller & Nonacs, 1993). Comunicare la presenza e la fertilità della regina rafforza la divisione riproduttiva della casta, avvantaggiando l’organizzazione sociale all’interno delle colonie, infatti, se una colonia perde la sua regina o quest’ultima perde la fertilità, il segnale decrementa e fornisce un indizio alle lavoratrici non sterili per deporre le uova. In presenza di piccole colonie (<100), i segnali emessi dalla regina possono consistere in interazioni aggressive, visive oltre che chimiche (*ibidem*).

Diverso è il caso della vespa cartoniera – un imenottero che costruisce nidi impastando legno e saliva simili al cartone, da cui il nome - in cui la fertilità relativa è comunicata mediante segnali visivi, mentre attraverso indizi

chimici si trasmettono informazioni sullo stato di dominanza (Tannure-Nascimento, Nascimento & Zucchi, 2008). Il rilascio di composti chimici “comunicativi” è indagabile in un’ulteriore specie, la formica rossa (*Solenopsis invicta*) (Kocher & Grozinger, 2011). In questo specifico caso, il feromone liberato può agire sia come inibitore della fertilità della casta o può sollecitare l’attrazione dei lavoratori verso la regina, inducendoli a nutrirla e accudirla (*ibidem*). Un ultimo coinvolgente aspetto che rivela un assetto comunicativo forte negli insetti è basato sul riconoscimento individuale, ancora una volta veicolato da segnali chimici: nelle piccole colonie, i compagni di nido, negli incontri, si sfiorano le antenne fornendo mutualmente un segnale di riconoscimento e di familiarità che, se assente o inadeguato, induce comportamenti aggressivi e difensivi (van Zweden & d’Ettorre, 2010).

1.1.6. Corteggiamento

Il corteggiamento è stato un comportamento ampiamente indagato nel regno animale, consistente in atti da parte di un individuo di una data specie (spesso maschi, ma non sempre) volti ad ottenere copulazioni da un altro individuo (Bastock, 2018). Dal punto di vista ormonale, l’attivazione del comportamento di corteggiamento sembra essere mediata dagli ormoni steroidei delle aree preottiche e anteriori ipotalamiche (HPOA) ed è stato successivamente dimostrato che un trattamento mediante impianto di testosterone in maschi castrati a livello ipotalamico provocava un comportamento di corteggiamento, in particolar modo in colombe, polli domestici e quaglie (Adkins-Regan, 1981). Iconici nel corteggiamento sono le danze di accoppiamento di molti uccelli tropicali, come ad esempio gli uccelli del paradiso (Miles & Fuxjager, 2018) o il gracido coro vocale delle rane durante la notte (Gerhardt & Klump, 1988). Ulteriori specie, come i ragni lupo, sfruttano un’esibizione di corteggiamento multimodale, integrando modalità visiva e vibratoria, in cui la componente visiva si sposa con un ondeggiare dinamico degli arti anteriori con dei vistosi pennelli neri (Hebets et al., 2016); la componente multisensoriale di questa comunicazione è fondamentale, sembra infatti che le femmine rispondano alla variabilità del pennello esclusivamente in presenza del segnale vibratorio (Stratton, 1997).

In merito al comportamento di corteggiamento, non si può trascurare uno dei fenomeni più iconici ed esemplari in natura: il canto degli uccelli. Come suggerito dallo stesso Darwin (1871), il canto si è evoluto come risposta alle pressioni della selezione sessuale e questo è comprovato dal fatto che la variabilità individuale del canto influenza notevolmente la scelta del partner sessuale (Holveck et al., 2008).

Gli uccelli canori, inoltre, rappresentano un ottimo modello per sondare l'evoluzione della comunicazione vocale, in quanto più di 4.000 specie diverse producono un ampio spettro canoro dalle molteplici caratteristiche acustiche (Catchpole & Slater, 2003). I picchi di frequenza del canto maschile si verificano nel lasso temporale in cui il maschio è impegnato ad attirare la femmina nel suo territorio o in seguito, durante la produzione di uova fertili (Slagsvold, 1977). Come accennato in precedenza, le femmine sfruttano il canto del maschio come indizio per la scelta del partner: la quantità di canzoni prodotte e la complessità acustica rappresentano i principali tratti salienti determinanti per le femmine e le caratteristiche apprese del canto potrebbero essere indicative della qualità maschile (Nowicki, Peters & Podos, 1998).

Infine, Mennill e colleghi (2002) hanno documentato, mediante un esperimento di riproduzione interattiva, che le femmine di cinciallegre dalla cappa nera (*Poecile atricapilla*) sono in grado di adottare forme di copulazione mista qualora il partner si dimostrasse mediocre durante la performance canora, suggerendo che il cambiamento nella decisione riproduttiva femminile avvenga durante l'intercettazione dei concorsi canori maschili.

1.2. Una comunicazione incarnata: il movimento

Corballis (2009), psicologo e neuroscienziato neozelandese, sostiene che il linguaggio possa essere compreso come “un sistema incarnato, esprimibile mediante i gesti”. L'autore suggerisce che il linguaggio umano possa essersi evoluto a partire dall'associazione di gesti manuali con produzioni vocali durante il corso dell'evoluzione degli ominidi. In tal caso, il linguaggio avrebbe regnato come modalità dominante solo con l'emergere dell'*Homo sapiens* circa 170.100 anni fa, sebbene come sistema sintattico relativamente complesso sia emerso probabilmente negli ultimi 2 milioni di anni. Continua l'autore “Nonostante l'attuale predominio della parola, i gesti manuali accompagnano la parola e le forme visuomane del linguaggio persistono nelle lingue dei segni dei sordi, nella scrittura a mano e persino in forme come i messaggi di testo”.

Dunque, risulta necessario approfondire la gestualità come primitiva e ancestrale forma di linguaggio umano, come suggerirebbe Gentilucci con una retorica sinestesica affermando “Quando la mano parla” (Gentilucci, Dalla Volta & Gianelli, 2008).

1.2.1. La danza delle api

La danza delle api è considerato il più complesso sistema simbolico di comunicazione decodificato fino ad oggi nel regno animale (Crist, 2004). James Gould (2002), scienziato comportamentale, definisce la danza delle api "secondo solo al linguaggio umano nella sua capacità di comunicare informazioni", Von Frisch (1955) lo ha illustrato come "uno dei più notevoli misteri della loro complessa organizzazione sociale". Fu proprio quest'ultimo a scoprire questa misteriosa forma di comunicazione studiando le api da miele e la loro capacità di percepire i colori: l'etologo austriaco, dopo aver posto una soluzione zuccherina sul tavolo sperimentale – per verificare se le api potessero apprendere a rispondere ai colori – osservò che era necessario molto tempo prima che le api rintracciassero il cibo. Tuttavia, dopo che un'ape aveva trovato la soluzione, tutte le altre api iniziavano a sciamare attorno alla mangiatoia: ne derivava logicamente che ci doveva essere stata una forma di comunicazione specie-specifica e, marcando la prima ape e seguendo i suoi movimenti, si accorse che quest'ultima metteva in atto una "danza circolare". In seguito a quella scoperta Von Frisch ha individuato diverse tipologie di danza: quella circolare, per l'appunto, eseguita da un'ape operaia esploratrice, la quale, in presenza di una fonte di cibo a meno di 100 metri dall'alveare, tornava indietro e iniziava ad eseguire movimenti rotatori, disegnando cerchi e cambiando direzione. Al culmine del movimento, sembrava rigurgitare gocce di nettare e dirigersi verso un'altra zona dell'alveare per poi ripetere il comportamento, infine dirigendosi verso la fonte di cibo, seguita velocemente dalle altre api allo scopo di "bottinare" il nettare (Pennisi, Falzone & Giallongo, 2017).

Von Frisch ha successivamente identificato un'altra tipologia di danza, la "waggle dance", eseguita quando la fonte di foraggiamento si trovava ad una maggiore distanza dall'alveare. La danza, nel suo costruirsi in movimento, si conforma ad uno otto e il ballerino, dopo aver completato la "corsa a scodinzolo", fa un giro, torna indietro e la ripercorre, poi fa un giro nella direzione opposta ripercorrendo la traiettoria (Figura 1), spesso seguendo lo stesso identico percorso.

Inoltre, la danza "rotonda" può cedere il passo alla danza "scodinzolante" solo quando l'ape ha completato un cerchio e allora comincia a girare in senso opposto: a quel punto si verifica una breve vibrazione laterale che dura tanto più quanto più la fonte di cibo si allontana (Crist, 2004).

The Round and Waggle Dance

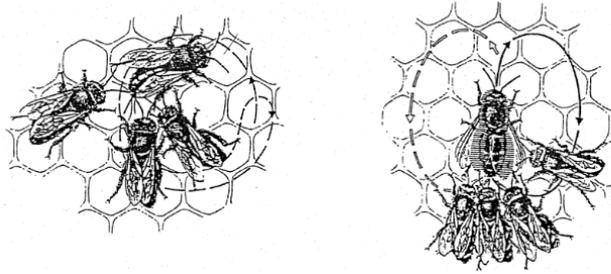


Figura 1

Rappresentazione schematica rispettivamente della danza "rotonda" e della danza "scondinzolante"

(Seeley, 2009).

Von Frisch considerava le due danze come distinte, ma questo punto di vista è stato rivisitato e attualmente sono considerate la stessa danza (Kirchner, Lindauer & Michelsen, 1988).

La danza oscillante è un segnale animale comunicativo unico che mostra molte proprietà simili al linguaggio, che sono generalmente attribuite solo a organismi "avanzati" come primati umani e non (Crist, 2004). Come suggeriscono Pennisi e Falzone (2017), la straordinarietà dietro questo comportamento è visibile nel mettere in atto un'inspiegabile trasmissione informativa sociale, mediante un sofisticato modello meccanicistico di comunicazione, finalizzato, in ultima istanza, al mantenimento dell'alveare. Inoltre, quando un'ape scopre un'estesa zona ricca, si avvicina ad un luogo specifico vicino all'ingresso dell'alveare, chiamato "pista da ballo", per avvisare le compagne e indugia in un contatto antennale con le sue seguaci per trasferire loro parte del nettare che ha raccolto. La natura comunicativa della danza è riscontrabile nel fatto che le danze non vengono mai eseguite senza un pubblico, rappresentando un elegante e avanzato segnale comunicativo sociale.

1.2.2. Comunicare con i gesti: il sistema mirror

La comprensione dei gesti altrui è resa possibile dal cosiddetto "sistema specchio", scoperto per la prima volta nelle scimmie, in cui i medesimi circuiti neurali, presenti a livello della corteccia premotoria e del lobulo parietale inferiore ad essa connesso, rispondono sia quando l'animale effettua un atto finalizzato, sia quando osserva lo stesso atto eseguito da altri individui (Gallese et al. 1996; Rizzolatti et al. 1996; Fogassi & Ferrari, 2011).

Guardando da vicino la corteccia motoria e premotoria di una scimmia, (fig.2) in sezione laterale parcellizzata citoarchitettonicamente, è possibile osservare molteplici aree: l'area F1 corrisponde sostanzialmente all'area 4 di Brodmann (corteccia motoria primaria) e le altre aree corrispondono alle suddivisioni dell'area 6 di Brodmann. Le aree F2 ed F7, riscontrabili nella porzione superiore dell'area 6, formano la corteccia premotoria dorsale, mentre le aree F4 ed F5, collocate inferiormente rispetto all'area 6, rappresentano la corteccia premotoria ventrale. Studi neurofisiologici hanno mostrato che nell'area F5, che occupa la parte più rostrale della corteccia premotoria ventrale, vi è una rappresentazione motoria dei movimenti distali (Matelli & Luppino, 2000).

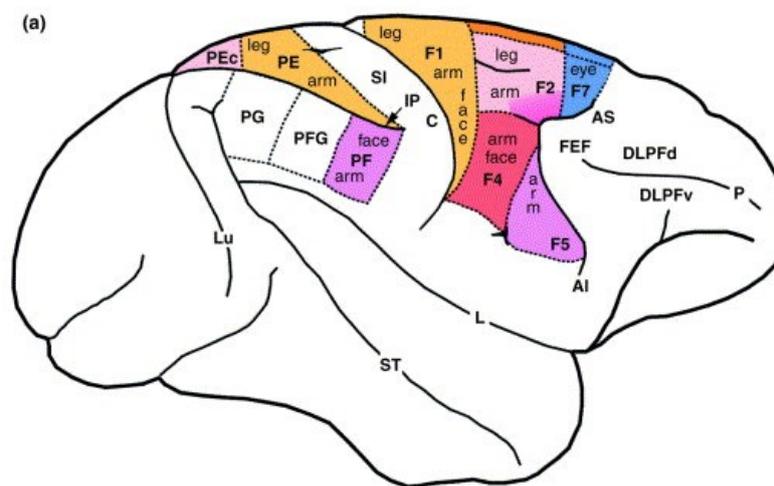


Figura 2

Prospettiva laterale del cervello di scimmia con parcellizzazione citoarchitettonica della corteccia motoria e della corteccia parietale posteriore. In blu è indicata l'area motoria F7, che riceve il suo input principale dal lobo prefrontale. Le aree F2 e F7 sono denominate dPM; le aree F4 e F5 formano il vPM. AI, solco arcuato inferiore; AS, solco arcuato superiore; C, solco centrale; DLPFd, parte dorsale della corteccia prefrontale dorsolaterale; DLPFv, parte ventrale della corteccia prefrontale dorsolaterale; IP, solco intraparietale; L, fessura laterale; Lu, solco lunato; P, solco principale; SI, corteccia somatosensoriale primaria; ST, solco temporale superiore.

(Rizzolatti, Fogassi & Gallese, 2002)

Le proprietà dei singoli neuroni della corteccia premotoria sono state indagate prevalentemente nel macaco e la maggior parte dei neuroni presenti in questa regione risponde a stimoli in una o più modalità sensoriali, pertanto classificati come neuroni somatosensoriali, visivi o bimodali (Rizzolatti et al., 1981). Inoltre, questi neuroni sono coinvolti nel controllo dei movimenti della mano e della bocca (*ibidem*), attivandosi sia quando l'animale esegue movimenti di prensione sia quando osserva un altro individuo che attua gli stessi movimenti, lasciando pensare che la rappresentazione motoria di questi gesti possa sottendere la comprensione degli eventi

motori esterni (Rizzolatti et al., 1996). Inoltre l'area F5, che controlla i movimenti oro-facciali e delle mani, ma non i movimenti oculari (Kohler et al., 2002) è costituita da due settori principali: uno situato sul labbro posteriore del solco arcuato inferiore (F5ab) e l'altro nella convessità dorsale (F5c); prevalentemente a livello di quest'ultimo sono stati individuati i neuroni specchio, deputati al confronto tra l'osservazione e l'esecuzione degli atti motori (Gallese et al., 1996), la cui attivazione non è stimolata dalla pantomima dell'atto motorio o dalla presentazione di un oggetto ma dall'interazione tra la mano e l'oggetto .

La presenza della codifica neurale della comunicazione gestuale affiliativa è stata dimostrata da un esperimento risalente al 2003, in cui gli autori (Ferrari et al., 2003) hanno voluto verificare se esistesse un meccanismo mirror a livello di F5 per i gesti effettuati con la bocca. L'esperimento, eseguito su dei macachi, consisteva nell'osservazione e nell'esecuzione di atti ingestivi oppure comunicativi (suddivisi in affiliativi o avversativi). Gli atti ingestivi consistevano nella presentazione del cibo (mele, uvetta, arachidi) il quale, portato verso la bocca della scimmia, poteva essere afferrato dalla stessa mediante i denti o le labbra, in alternativa il cibo veniva afferrato con la mano e successivamente condotto verso la bocca. Ulteriori condizioni prevedevano la rottura del pezzo di cibo (semi di girasole) e la sua conseguente ingestione; una condizione di suzione mediante una siringa; il far cadere gocce di succo in prossimità delle labbra per sollecitare la protrusione della lingua per poterle raccogliere; infine, mordere un pezzo di cibo solido mantenendolo tra gli incisivi. Oltre agli atti ingestivi, come accennato precedentemente, sono stati testati ulteriori atti appartenenti al repertorio comunicativo dei macachi, quali schiocco e protrusione delle labbra, battere i denti e apertura della bocca, e, nella fase osservativa, sono stati presentati gesti quali protrusione della lingua e sollevamento sopraccigliare (Fig. 3).



Figura 3

Condizioni sperimentali di rottura del pezzo di cibo con ingestione, suzione mediante siringa e protrusione delle labbra.

(*ibidem*)

La registrazione mediante microelettrodi durante l'esperimento ha permesso di indagare l'attività di diverse unità neuronali (Fig.3).

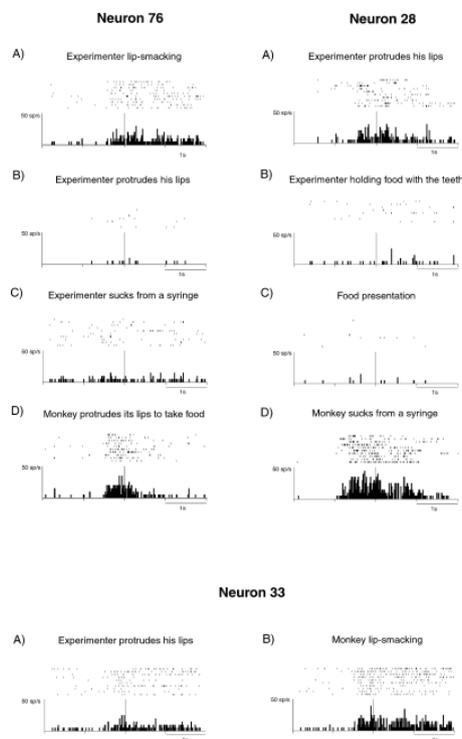


Figura 4

Attivazioni neuronali di alcune unità registrate.

(ibidem)

L'unità 76 scarica durante l'osservazione del lipsmacking e mostra un'ulteriore scarica quando è la scimmia a protrudere le labbra per prendere il cibo; non vi è attività se lo sperimentatore protrude le labbra né durante l'osservazione della suzione; questa unità sembra dunque rispondere in fase esecutiva durante l'ingestione e in fase osservativa ad un segnale affiliativo. L'unità 28, invece, risponde alla visione della protrusione delle labbra e quando la scimmia effettua la suzione dalla siringa, non mostrando attività né quando lo sperimentatore afferra il cibo con i denti né alla mera presentazione del cibo, condizione necessaria per dimostrare che la risposta neuronale non dipende dalla presenza dell'oggetto.

L'unità 33 sembra rispondere agli atti affiliativi, mostrando una scarica sia durante l'osservazione della protrusione della lingua da parte dello sperimentatore, sia durante l'esecuzione del lips-smacking (gesto affiliativo che viene spesso effettuato tra madre e figlio durante lo spulciamento, consistente in un'alternanza di apertura e chiusura della bocca con eventuale protrusione della lingua).

Un dato estremamente interessante di questa risposta suggerisce una ritmicità nella scarica neuronale che rispecchia la ritmicità nella sequenza dell'atto stesso. Inoltre, la possibilità di aver creato una corrispondenza comunicativa con un gesto effettuato da un non conspecifico possono lasciare supporre non solo che possa esistere una forma di comunicazione pre-linguistica gestuale e affiliativa nei primati, ma che questa possa essere condivisa anche a livello interspecifico, probabilmente dovuto a traiettorie filogenetiche comuni e alla congruenza di pattern motori facciali. Un'ulteriore sorprendente riflessione che emerge dallo studio riguarda il fatto che questi neuroni mirror "comunicativi" scaricano per la prima volta per atti intransitivi, non diretti ad un oggetto, che tuttavia possiedono un significato. Una plausibile spiegazione fornita dagli autori è che questi neuroni ricostruiscano la transitività dell'atto figurandosi, ad esempio, il lipsmacking come un leccare, riorganizzando internamente un atto finalizzato esteso ad un potenziale oggetto. Dunque, i neuroni indagati sembrano rispondere preferenzialmente a stimoli visivi comunicativi, scaricando durante le azioni ingestive, sebbene per quanto concerne la comunicazione attiva non sia stata nitidamente chiarificata la loro funzione.

La scoperta della condivisione di un medesimo substrato per le azioni ingestive e comunicative svelerebbe, in tal caso, un importante evento evolutivo e alimenterebbe la fertile ipotesi secondo cui i gesti comunicativi

affiliativi rappresentino un prolungamento e un'evoluzione dei gesti ingestivi, i quali avrebbero subito un processo di ritualizzazione consistente nella perdita dell'oggetto, abbandonando la transitività dell'atto; questa teoria è stata introdotta Van Hooff (1962, 1967), il quale sostiene la possibilità che alcuni gesti comunicativi, quali il lips-smacking e la protrusione della lingua, siano l'esito di un processo di ritualizzazione a partire dagli atti ingestivi, descrivendo come l'osservazione del lipsmacking (schioccare le labbra) dia "l'impressione che l'animale stia assaggiando una briciola" rimossa durante la toelettatura (*ibidem*), rinvenibile nella similarità dei pattern motori ma con un significato differente, un significato sociale.

1.2.3. Come comunicano le Grandi scimmie

Anche i parenti più stretti degli esseri umani, le grandi scimmie, comunicano gestualmente. Gli scimpanzé adulti, ad esempio, possiedono un repertorio di gesti, espressioni facciali, posture del corpo e vocalizzazioni, che vengono utilizzati nella comunicazione e nelle interazioni sociali (De Waal, 2007). A differenza delle vocalizzazioni spontanee, impiegate con automatismo e senza flessibilità, i gesti delle scimmie antropomorfe sono molto spesso appresi e usati con più flessibilità al fine di perseguire obiettivi sociali (Liebal, Call, & Tomasello, 2004). I gesti solitamente eseguiti sono di due principali tipologie: i primi sono i cosiddetti movimenti "intenzionali", in cui la prima parte di interazione sociale viene utilizzata intenzionalmente per indurre l'intera sequenza (ad esempio, tirare giù la schiena della mamma per arrampicarsi viene ritualizzato toccando leggermente la schiena della mamma, per esortarla a curvarla). In secondo luogo, ci sono i cosiddetti "gesti di attenzione", in cui una scimmia esegue movimenti come schiaffeggiare il suolo o lanciare qualcosa agli individui per incitarli a prendersi cura di lei. Liebal e colleghi (*ibidem*) suggeriscono che questa richiesta di attenzioni rappresenti la dinamica più vicina alla comunicazione referenziale umana nel regno animale, poiché si propone l'obiettivo di manipolare l'attenzione altrui. Tuttavia, questo fenomeno si manifesta unicamente nelle interazioni duali e non triadicamente, verso oggetti esterni, come nella comunicazione umana.

Quindi sembrano esserci evidenze crescenti che le grandi scimmie si impegnino abitualmente in comunicazioni intenzionali: dirigono abitualmente i loro gesti verso un destinatario specifico, del quale monitorano il livello di attenzione, scegliendo i gesti appropriati per interagire, attendendo una risposta, e, se il ricevente non risponde, sembrano persistere nell'iniziativa ed elaborare ulteriori tipologie di movimenti (Leavens, Russell &

Hopkins, 2005). Nel ventaglio di gesti presenti nel repertorio comportamentale dei primati, uno di questi è certamente il gesto di indicare. Uno studio (Leavens, Hopkins, & Bard, 1996) descrive il puntamento degli scimpanzé come una forma di comunicazione intenzionale non dipendente dalla competenza linguistica, confutando le correnti che attribuiscono il puntamento indicizzato e referenziale unicamente all'essere umano. Anche i babuini, ad esempio, sebbene non appartengano alle scimmie antropomorfe, sembrano essere in grado di modulare i loro segnali comunicativi manuali e visivi in funzione dello stato attenzionale dello sperimentatore, producendo intenzionalmente gesti di puntamento e comprendendo la necessità che il destinatario osservi il gesto affinché possa dirigere l'attenzione verso quest'ultimo (Meunier, Prieur & Vauclair, 2013).

Nel mondo umano, quando i bambini indicano un oggetto in presenza di qualcun altro, spesso alternano lo sguardo tra il viso della persona e l'oggetto: tale alternanza dello sguardo (GA) indica che il gesto di puntamento è intenzionalmente comunicativo, poiché il bambino si assicura che l'attenzione della persona sia diretta verso l'oggetto (Franco & Butterworth, 1996). Il GA è stato riportato nelle grandi scimmie (sebbene limitato ad un esiguo numero) quando richiedono l'assistenza di un essere umano, ad esempio quando puntano verso un oggetto desiderato fuori portata. Anche Leavens e colleghi (2005) hanno definito il puntamento scimmiesco come "referenziale", intendendolo come atto eseguito con gli arti superiori attuato per direzionare l'attenzione verso entità specifiche presenti nello spazio. Inoltre, scimmie in natura mostrano un'alternanza dello sguardo, mentre eseguono il puntamento, maggiore rispetto ai bambini di 1 anno (coerentemente con l'uso paralinguistico del gesto) che combinano l'indicazione con l'accompagnamento vocale (Leavens & Hopkins, 1999).

Le grandi scimmie in cattività molto spesso indicano degli oggetti esterni agli umani per richiedere di prenderli e consegnarli; il fatto che questi gesti non rivelino meramente un raggiungimento ma un'interazione è evidenziata dal fatto che sono eseguiti solo in presenza di un essere umano (Leavens, Hopkins, & Bard, 1996) e lo fanno, come suggerito da Leavens, "intenzionalmente e referenzialmente", con un'insistenza per ottenere un oggetto specifico. Tuttavia, non è chiaro se il gesto di puntamento verso l'umano rappresenti un imperativo o una modalità di comunicazione informativa. Call e Tomasello (1994) hanno voluto indagare questa ipotesi presentando a due oranghi un contesto in cui un uomo aveva bisogno di uno strumento per poter recuperare la

loro fonte di cibo; tale strumento veniva tuttavia nascosto da un altro essere umano mentre le scimmie (oranghi) osservavano, ed esse hanno successivamente appreso ad indicare all'uomo la posizione in cui l'oggetto era stato precedentemente nascosto; questa dinamica può essere analizzata secondo due chiavi di lettura: il puntamento potrebbe aver avuto un ruolo informativo o, al contrario, un ruolo imperativo nell'indicare lo strumento volto ad ottenere la fonte di nutrizione. Gli autori suggeriscono che l'ultima ipotesi sia maggiormente plausibile, in quanto le scimmie sembravano indicare il cibo immediatamente dopo il ritrovamento dello strumento, manifestando un ruolo direttivo e finalistico.

Anche Zimmermann e colleghi (2009) hanno valutato le capacità comunicativo-gestuali dei primati, testando sei oranghi e cinque bonobo, i quali avrebbero dovuto guidare uno sperimentatore umano al nascondiglio di una forchetta che era necessaria per recuperare un pezzo di cibo da un tubo verticale. I risultati suggeriscono che il gesto di indicare il nascondiglio della forchetta veniva eseguito spontaneamente (la maggior parte delle scimmie l'ha prodotta dalla prima o dalla seconda sessione) e significativamente meno nelle condizioni di controllo (quando non era necessario indicare la posizione), suggerendo che le scimmie abbiano compreso l'effetto referenziale dei loro gesti di puntamento, ovvero il potere di quest'ultimo di identificare selettivamente obiettivi per gli altri. Anche in questo caso resta ambiguo il significato del gesto: non è chiaro se questo avesse una funzione referenziale o imperativa, giacché il compito, sebbene cooperativo, prevedeva la scimmia come beneficiario finale del compito; rimane dunque da determinare se le scimmie utilizzino questo gesto comunicativo per scopi puramente altruistici e cooperativi o se questo sia finalizzato ad attingere ad un vantaggio unicamente personale.

In uno studio (Hobaiter, Byrne & Zuberbühler, 2017) è stato dimostrato un ulteriore livello di flessibilità comunicativa nello scimpanzé, consistente nella combinazione di segnali vocali e gestuali, sia separatamente che combinati, suggerendo come la combinazione gesto-vocalizzazione non sia unica del linguaggio umano. Dallo studio emerge che l'utilizzo del tipo di comunicazione sembra essere veicolato dal contesto sociale e dal successo comunicativo precedente e, sebbene il contesto naturale esponga gli scimpanzé ad una modalità prevalentemente vocale per poter accedere a conspecifici spazialmente distanti, sembra che vocalizzazioni e gesti siano espressi con la medesima frequenza. Inoltre, la combinazione gesto-vocalizzazione è stata

riscontrata principalmente durante le interazioni sociali complesse – in particolar modo nel comportamento affiliativo e agonistico – e a seguito di un fallimento dei segnali vocali come facilitazione della comunicazione.

In conclusione, sondando i diversi studi naturalistici e sperimentali, è stato possibile comprendere che il linguaggio umano si è sviluppato in un regno in cui la comunicazione era già presente e si manifestava in molteplici sfumature: i richiami allarmistici dei gallus gallus, il lento sibilo delle gazzelle, il segnale allarmistico-altruistico delle scimmie cercopiteco tailor-made per il tipo di predatore, l'elegante canto di corteggiamento degli uccelli canori, la territorialità dei lemuri, la cooperazione adattiva degli imenotteri sociali nelle caste sterili, la misteriosa danza delle api e la comunicazione gestuale delle Grandi scimmie.

Premessa questa varietà comunicativa in specie che, sebbene filogeneticamente distanti, condividono con “il terzo scimpanzé” (Diamond & Sosio, 1994) il regno animale, sarebbe ragionevole ipotizzare la presenza di una continuità comunicativa con il linguaggio umano. Le varie ipotesi in merito all'evoluzione di quest'ultimo saranno esposte nel capitolo seguente.

2. TEORIE SULLA FORMAZIONE DEL LINGUAGGIO

Innumerevoli sono le speculazioni che ruotano attorno all'evoluzione del linguaggio e che tentano di spiegare perché la nostra specie, "la specie simbolica" (Deacon, 1998) sia in grado di comunicare attraverso un potenziale infinito numero di segnali linguistici. Se da un lato si postula che il linguaggio sia una facoltà innata unicamente e specificatamente umana, comparsa improvvisamente durante il corso dell'evoluzione da una fulminea deriva genetica, dall'altro, emerge come questa facoltà non sia tanto speciale quanto *specificata*, nella misura in cui è possibile rinvenire nei nostri progenitori delle tracce comunicative che sono state gradualmente incanalate verso una sofisticazione e complessificazione, permettendo il decollo della facoltà linguistica. Tali diverse correnti interpretative verranno di seguito esaminate.

2.1 Chomsky e l'innatismo

Uno dei maggiori teorizzatori del linguaggio è Noam Chomsky, filosofo e scienziato cognitivista che ha contribuito a fertilizzare l'ambita e complessa riflessione sulla sua origine, ulteriormente conosciuto come fermo sostenitore della teoria innatista.

Con il monistico tentativo di esaminarne l'evoluzione, Chomsky manifesta un forte interesse verso la "natura essenziale" (1965) degli esseri umani ad acquisire il linguaggio: l'autore assume che esistano dei sistemi cerebrali geneticamente precablati, precostituiti nonché universali, definiti dallo stesso "grammatica universale" (UG), definibile come un insieme di principi grammaticali innati validi in tutte le variegate forme linguistiche umane (Chomsky, 1965). L'autore postula la presenza un'innata dotazione di conoscenza linguistica specifica per poter acquisire il linguaggio, ipotizzando che la UG possa essere emersa concomitantemente ad ulteriori proprietà cerebrali strutturali evolutesi per altre ragioni, come fenomeni di estensione corticale e specializzazione emisferica e sottolineando "there would be no miracle in this, but only the normal workings of evolution." (Chomsky, 1980). Secondo l'autore, la componente fondamentale del linguaggio è la sintassi - prioritaria rispetto alla semantica - definibile come l'insieme di regole che determinano la costruzione di proposizioni partendo da singole parole. Inoltre, caratteristica viscerale della sintassi è la ricorsività: attraverso l'unione di due sintagmi (parti di proposizioni) è possibile ottenere un altro sintagma e, non esistendo alcuna regola che circoscriva o vincoli i processi ricorsivi, le frasi formulabili sono per definizione infinite (Keydan, 2016).

Il pensiero di derivazione Chomskiana sostiene che l'acquisizione della grammatica non provenga dall'esterno ma dall'interno, in quanto gli stimoli esogeni durante l'infanzia sono esigui e nell'interazione madre-figlio la qualità degli enunciati è piuttosto immiserita e la madre non insegna esplicitamente al bambino a discernere le forme agrammaticali da quelle grammaticali (Palmer, 2006).

Di conseguenza, Chomsky postula che a spiegare questa intrinseca capacità di intendere la grammatica debba essere l'innatismo, perché l'input esogeno è necessario ma non sufficiente affinché il bambino acquisisca la grammatica di un ipotetico infinito linguaggio e ne segue che la grammatica debba incontrovertibilmente essere innata nell'essere umano (Keydan, 2016).

2.2 Il risultato di un compromesso: Chomsky ed evoluzionismo

Se da un lato Chomsky ha persistito nel tentativo di appoggiare l'idea che il linguaggio sia una facoltà peculiarmente e unicamente umana, è doveroso sottolineare come egli non neghi la presenza di una comunanza filogenetica tra le specie. In virtù di questo apostrofo evoluzionista, l'autore ha accettato un compromesso teorico affermando una partenza comune nella comunicazione, successivamente incanalata verso una capacità linguistico-comunicativa unica in natura, quella umana. Il risultato di questo compromesso ci è stato consegnato nel lavoro di Chomsky, affiancato dagli etologi Hauser e Fitch (2002). In esso viene introdotta un'importante distinzione: la facoltà di linguaggio in senso ampio (FLB) e la facoltà di linguaggio in senso stretto (FLN), in cui la prima comprende la seconda, considerata un sistema computazionale interno. La FLN è considerata specie-specificatamente innata, caratterizzata da *operazioni ricorsive* della mente umana di cui non esistono in natura aspetti omologhi o analoghi e dalla *capacità combinatoria*, intesa come possibilità di generare potenziali infiniti nuovi elementi a partire da un numero molto più ristretto. La FLB, invece, designerebbe tutti quei processi condivisi con le altre specie animali come il sistema senso-motorio, quello concettuale-intenzionale e ulteriori meccanismi ricorsivi non linguistici, considerata fondamentalmente innata ma non specificatamente umana (Fig. 5).

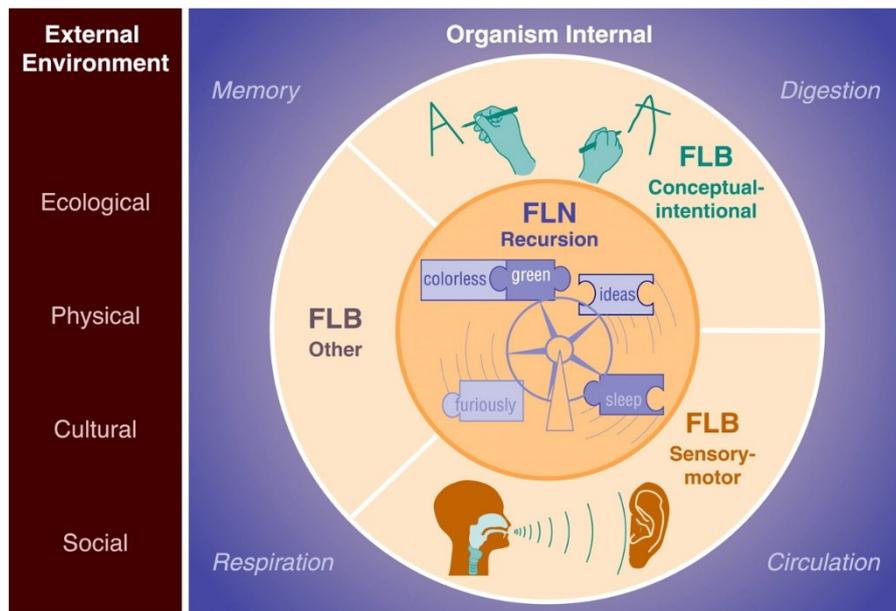


Figura 5

Rappresentazione schematica della facoltà di linguaggio in senso ampio (FLB) e in senso stretto (FLN) elaborata da Chomsky, Hauser e Fitch (2002)

(*ibidem*)

Come si può inferire dall'immagine, gli autori tentano di inserire la funzione linguistica all'interno di un panorama comprendente le funzioni essenziali degli organismi, quali la respirazione, circolazione, digestione e memoria, contemporaneamente sottese agli eventi presenti nell'ambiente esterno (ecologico, fisico, culturale e sociale). Tuttavia, emerge il tentativo di delineare un confine evolutivo rinvenibile nelle capacità mentali, delle quali sembra affiorare, in ultima istanza, l'abilità computazionale considerata più elevata e specificatamente umana: la ricorsività. Questa "netta cesura" (Pennisi & Falzone, 2017) tracciata da Chomsky rappresenta il salto evolutivo che ci ha resi animali linguistici, il quale, adottando una "eccessiva semplificazione della ricostruzione evolutiva" (*ibidem*) postula la presenza di un ricablaggio cerebrale sostenuto da una "mutazione biologica di minore entità" (Berwick & Chomsky, 2016). Tale mutazione genetica avrebbe conferito la possibilità di arricchire operazionalmente i concetti umani come "atomi di calcolo" (*ibidem*), determinando le espressioni strutturate attraverso processi computazionalmente perfetti, come l'esito di leggi fisiche indipendenti dagli esseri umani.

Dunque, l'ipotesi proposta definisce la ricorsività sintattica come componente distintiva dell'essere umano, caratteristica che ci renderebbe *speciali* rispetto agli altri organismi viventi. È tuttavia doveroso sottolineare la

presenza di somiglianze tra le diverse specie, riscontrabile secondo gli autori in sistemi di sviluppo altamente conservati che codificano un linguaggio universale stabilito da coppie di basi di DNA: il regno animale sarebbe equipaggiato di sistemi geneticamente fondati e in progressiva evoluzione illustrati mediante un albero filogenetico (Fig.6), ma tuttavia mancanti di un codice comunicativo universalmente condiviso, che determina inevitabilmente una frattura evolutiva tra le diverse specie. D'altronde, se il "naturalista marziano" (Hauser, Chomsky & Fitch, 2002) analizzasse più scrupolosamente il regno animale, avvertirebbe delle divergenze tra gli animali umani e non, perché la capacità di negoziare la comunicazione umana appare "notevolmente diversa da quella di altre creature viventi" in quanto "sebbene le api ballino, gli uccelli cantino e gli scimpanzé grugniscano, questi sistemi di comunicazione differiscono qualitativamente dal linguaggio umano." (*ibidem*).

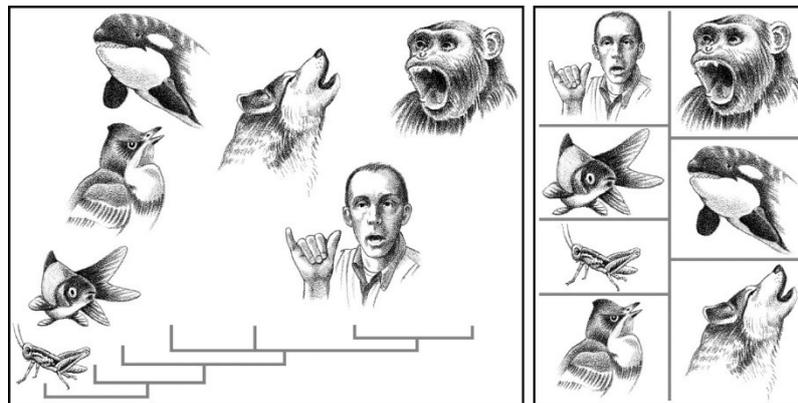


Figura 6

Albero filogenetico che unisce le diverse specie animali, tra cui l'essere umano (sx) e divisione interspecie dovuta alla mancanza di un codice comunicativo universale (dx).

(*ibidem*)

Se l'ipotesi precedentemente menzionata può aver gettato delle plausibili conclusioni sull'evoluzione del linguaggio, è stata tuttavia messa al vaglio teorico da Pinker e Jackendoff (2005) i quali problematizzano l'ipotesi della ricorsività sottolineando come questa ignori aspetti grammaticali non ricorsivi, quali la fonologia e la morfologia. Inoltre, gli autori evidenziano come la teoria di una mutazione genetica non sia congeniale con le evidenze sull'anatomia e il controllo neurale del tratto vocale umano, constatata ulteriormente l'evidenza di un gene deputato allo sviluppo del linguaggio ma non specifico per la ricorsività, il gene FOXP2 (Lai et al., 2001). Difatti, sequenziando e sottoponendo il gene FOXP2 ad analisi comparative, è stato mostrato che la

versione normale del gene è presente universalmente nella popolazione umana, differenziandosi dall'omologo dei primati in seguito alla scissione evolutiva tra umani e scimpanzé, concepito dunque come bersaglio della selezione naturale piuttosto che come risultato di una deriva genetica o di processi evolutivi stocastici (Enard et al., 2002).

A tal riguardo Pinker (2003) avanza una posizione differente, riconducendo il linguaggio ad un sistema di tratti co-adattati evolutisi per selezione naturale, criticando la proposta Chomskiana di non-acquisizione del linguaggio e ricalcando che l'aspetto innato della facoltà linguistica serve per *l'apprendimento* della lingua ma non per la sua *invenzione*, in quanto non sarebbe possibile produrre un discorso interiore senza possedere delle parole, le quali sono inevitabilmente apprese attraverso la trasmissione culturale. D'altronde, se la UG secondo Chomsky consiste in presupposti linguistici di derivazione arbitraria e stocastica - quindi sprovvisti di un significato funzionale - è anche vero che l'indole compositiva e complessa del linguaggio sembra possedere una varietà di vantaggi adattativi e funzionali tali da postulare che possano essere stati selezionati in natura.

Un'altra ferma obiezione alla teoria Chomskiana sulla Formal language theory (FLT) avviata negli anni '50 contesta l'approccio semplificativo e astratto del dominio empirico del linguaggio, suggerendo come si ignori il significato di quest'ultimo, la sua frequenza espressiva, la dipendenza dal contesto o la complessità di elaborazione (Jäger & Rogers, 2012). Inoltre, seguendo le orme di Pinker e Bloom (1990), i quali sostengono che *“la selezione naturale è l'unica spiegazione scientifica della complessità adattativa”* potrebbe essere plausibile ipotizzare che è altamente improbabile che un meccanismo così misterioso e articolato come il linguaggio possa avere una derivazione puramente casuale (Christiansen & Chater, 2008) esattamente come ha avuto luogo un adattamento sofisticato come la visione (Pinker, 2003). In sintesi, l'ermetica contraddizione sull'origine del linguaggio trova un suo fertile riscontro in letteratura in due divergenti correnti interpretative: da un lato si osserva l'approccio evoluzionista, che concepisce il linguaggio come risultato evolutivo della selezione naturale (Corballis, 2003; 2009; Dunbar, 2003), dall'altro lato si frappono l'approccio non adattazionista, in cui viene circoscritto il ruolo della selezione naturale nel plasmare l'origine del linguaggio, dirigendo la focalizzazione su meccanismi evolutivi alternativi e casuali, promossi attraverso fenomeni di mutazione genetica. Gli assiomi non adattazionisti sull'evoluzione del linguaggio si fondano principalmente sull'idea che il linguaggio non sia stato selezionato in natura perché vantaggioso in termini di fitness, ma

perché nasce come effetto collaterale di altre funzioni cognitive, ragion per cui le fondamenta su cui si basa tale teoria sono state iconicamente definite “pennacchi” (Gould & Lewontin, 2020) dato il simbolismo di questi ultimi come effetti collaterali nella storia dell’evoluzione.

2.3 Teorie evoluzioniste pure

L’approccio evoluzionista nasce con Darwin (1871) ed è stato energicamente appoggiato da Pinker e Bloom (1990), i quali rispondono alle speculazioni Chomskiane suggerendo che la specializzazione grammaticale debba essersi evoluta mediante un processo neodarwiniano convenzionale, sostenendo che il linguaggio, come tutti i meccanismi complessi e in quanto meccanismo complesso, sia un derivato della selezione naturale. L’approccio evoluzionista è stato ulteriormente alimentato da Corballis (2009) il quale sancisce che il linguaggio si sia evoluto attraverso l’impronta della selezione naturale e riflette su quanto sia ragionevole ricercarne dei fedeli precursori negli antenati primati. L’ipotesi di Corballis si poggia sul coinvolgimento del sistema gestuale come precursore della parola - coerente con lo sviluppo di questa modalità nel linguaggio dei segni per la comunicazione interpersonale - rimarcando che la facoltà linguistica non sia apparsa bruscamente, come altrimenti supposto da Bickerton (1995; 2007); quest’ultimo, infatti, mediante la sua teoria del “big bang” ha postulato che una fulminea mutazione genetica abbia dato origine alla speciazione dell’*Homo sapiens* e alla comparsa di attributi “unicamente” umani, come il linguaggio (Crow, 2002).

Anche l’antropologo Dunbar (2003) ha contribuito a nutrire l’ipotesi di una progressiva evoluzione adattativa del linguaggio, in primo luogo contrastando la corrente interpretativa che rivede nell’origine del linguaggio una facilitazione dello scambio informazionale che centralizza il ruolo della grammatica. Nonostante la firma intimamente evoluzionista, l’autore segnala delle debolezze intrinseche all’ipotesi gestuale e si domanda quale sia il reale vantaggio offerto dal gesto per condurre all’evoluzione di una strutturazione linguistica: egli sostiene che il gesto non possieda la medesima “forza illocutiva” (*ibidem*) dell’atto linguistico ma sembra piuttosto avere la mera funzione di conferire maggiore enfasi al discorso. Inoltre, l’autore si chiede il perché dello sviluppo di un sistema così complesso e articolato come il linguaggio se la comunicazione gestuale era già sufficiente da poter permettere uno scambio concettuale interindividuale. D’altro canto, premessa la

presenza di un vantaggio selettivo nella cooperazione tra gli individui, sia il linguaggio -inteso come capacità di descrivere gli eventi- che la grammatica -la legge che ne governa la composizione- potrebbero plausibilmente evolvere secondo un convenzionale processo Darwiniano, e ne segue che potrebbe essersi verificata una legittima evoluzione a partire dalle vocalizzazioni dei primati con significato referenziale (Seyfarth, Cheney & Marler, 1980) verso un linguaggio maggiormente complesso accompagnato dalla grammatica, richiedendo un aumento degli eventi rilevanti che si è in grado di descrivere ad altri.

Anche i biologi matematici Nowak e Komarova (2001) sostengono l'ipotesi evuzionista del linguaggio e sottolineano come tra le grandi innovazioni biologico-evolutive quali cellule, cromosomi e acidi nucleici, il linguaggio rappresenti l'unico balzo evolutivo confinato ad un'unica specie. Inoltre, gli autori evidenziano che, se l'essere umano si è differenziato dallo scimpanzé circa 5 milioni di anni fa, è plausibile che la rivoluzione biologica che ha consentito l'emergere del linguaggio possa essere sorta a partire da quel lasso temporale. Gli autori, rigettando l'idea che il linguaggio sia originato da un "improvviso momento di ispirazione del cieco orologiaio dell'evoluzione" (*ibidem*), postulano una graduale evoluzione della facoltà linguistica a partire dal "materiale cognitivo" evolutosi precedentemente nel regno animale; d'altronde, non può essere casuale che sia stata rilevata nel macaco un'area omologa (F5) all'area coinvolta nella produzione e comprensione del linguaggio nell'uomo, l'area di Broca (Binkofski & Buccino, 2004)

In campo evuzionistico, data la vicinanza filogenetica tra primati umani e non, indagini sui sistemi comunicativi dei nostri cugini primati potrebbero fornire un fruttuoso ausilio per determinare le continuità o discontinuità tra il linguaggio umano e la comunicazione animale, al fine di ricostruire quali possano essere state le fondamenta e le spinte selettive per l'evoluzione del linguaggio. Attorno a questa riflessione ruotano fondamentalmente due ipotesi: la vocalizzazione e il gesto.

2.3.1. La vocalizzazione come origine

Diversi ricercatori sostengono che il linguaggio rappresenti il risultato dell'evoluzione del sistema vocale dei nostri antenati, Ghazanfar e Hauser (1999), ad esempio, suggeriscono che l'utilizzo di richiami referenziali per segnalare un elemento ambientale e l'ausilio di caratteristiche temporali nell'identificare i diversi richiami dei conspecifici possano costituire dei plausibili precursori dell'origine del linguaggio. Qualche anno più tardi, Zuberbühler (2005) ha abbracciato questa ipotesi sottolineando il grande livello di complessità cognitiva dei destinatari nel carpire le vocalizzazioni dei conspecifici, in particolar modo nell'assegnare un significato a suoni arbitrari e adattarlo in reazione a specifici vincoli, sostenendo che capacità linguistiche cruciali - come elaborare il contenuto semantico - possono costituire un ricco patrimonio comparativo per l'origine del linguaggio. Infatti, parte del repertorio comportamentale scimmiesco è caratterizzato dalla vocalizzazione, mezzo comunicativo utilizzato particolarmente in quegli habitat pluviali in cui si dissemina un'altissima biomassa di primati (Zuberbühler, 2006).

Tuttavia, ricostruendo le tappe evolutive a partire dalla discendenza comune, emerge una profonda differenza tra il controllo vocale umano e quello degli altri primati: se l'uomo è un accortissimo imitatore e produttore di suoni, nessun primate non umano potrebbe apprendere a produrre variegati e combinati suoni al di fuori del normale repertorio specie-specifico, in quanto non ha sviluppato la competenza di assemblaggio e concatenazione di stringhe sonore di complessità crescente (Riede, Bronson, Hatzikirou & Zuberbühler, 2005). Oltre a questo, la nota differenza anatomica del tratto vocale e i meccanismi di controllo corticale sono indizi per cui unicamente gli esseri umani sembrano essere i soli primati con la capacità di controllare flessibilmente le vocalizzazioni e di integrare sofisticatamente le capacità di respirazione, fonazione e i movimenti del tratto vocale (Nowicki & Searcy, 2014). Tuttavia, nonostante la rigidità e inflessibilità della struttura basale del suono nei primati non umani, sembrano esserci caratteristiche spettro-temporali relativamente modulabili (Egnor & Hauser, 2004).

Inoltre, in letteratura emergono interpretazioni contrastanti in merito ai processi di sviluppo fonatorio, soprattutto perché la variazione della plasticità vocale nei primati non umani sembra essere significativamente più elevata nell'età adulta piuttosto che nell'infanzia, antitetivamente a quanto accade negli uccelli canori e negli esseri umani (*ibidem*) e questo paradosso lascia pensare al contempo che possano esserci delle

discontinuità nella produzione dei suoni a livello filogenetico tra primati umani e non. Nel campo della vocalizzazione a livello comportamentale, le Grandi scimmie presentano capacità comunicative “funzionalmente referenziali” (Cheney & Seyfarth, 1990) in cui i suoni sono efficacemente prodotti per indicare al conspecifico un particolare riferimento esterno. Tuttavia, a questo livello evolutivo non si assiste ad uno scambio informativo “intenzionalmente comunicativo” (Tomasello & Call, 1997) probabilmente a causa dell’assenza della teoria della mente, embrionalmente indagata da Premack e Woodroof (1978) con la provocatoria domanda "Lo scimpanzé ha una teoria della mente?", sebbene negli ultimi decenni studi sugli scimpanzé abbiano dimostrato come questi riescano ad agire in base alle azioni e percezioni altrui (Hare et al., 2000) rivestendo la ToM di interesse scientifico. Inoltre, gli scimpanzé viventi in natura producono anche diversi tipi di urla a seconda del ruolo sociale che svolgono durante un conflitto, possono fornire informazioni importanti per alleati e parenti vicini (Slocombe & Zuberbühler, 2005) e queste due distinte varianti di urlo, prodotte da vittime e aggressori durante le interazioni agonistiche, possono essere candidati promettenti per operare come segnali referenziali.

Dunque, le vocalizzazioni sono uno strumento interattivamente sociale, ma nel coinvolgersi nella comunicazione reciproca, le scimmie presentano un range di richiami relativamente esiguo, non soggetti a modificazioni progressive nelle proprietà acustiche con il progredire dello sviluppo. In sintesi, nonostante i primati possano essere addestrati, con difficoltà, a modificare i loro richiami (Larson et al., 1973) la quantità di variabilità vocale osservata è insignificante rispetto a quella necessaria per il linguaggio o il canto umano. Oltre a questo, la produzione di vocalizzazioni sembra essere fortemente dipendente dal contesto, differentemente dai gesti (Pollick & De Waal, 2007) e, in quanto tale, fortemente legata ad una reazione alle sollecitazioni ambientali e ad uno stato emozionale. Tuttavia, se una molteplicità di dati rivela che la produzione vocale dei primati non umani abbia una spinta autonoma e involontaria, studi in laboratorio e sul campo hanno dimostrato che essi possono presentare una certa domestichezza nel gestire e controllare la produzione e l’entità delle vocalizzazioni in virtù delle variazioni dell’ambiente circostante. Ad esempio, nelle femmine di babbuino, sembra che ad una minaccia verso un subordinato possa seguire un grugnito apparentemente “riconciliante” (Cheney & Seyfarth, 1997). I tamarini, invece, mostrano la capacità di modulare la durata, i tempi e l’ampiezza dei richiami in funzione di un rumore ambientale intermittente

prevedibile al fine di evitare le interferenze e sovrapposizioni acustiche, dimostrando la capacità di cogliere la regolarità di un suono ambientale e di poterne gestire l'intrusione (Egnor, Wickelgren & Hauser, 2007).

Sorprendentemente, è stata più di recente rilevata un'ulteriore capacità comunicativa negli scimpanzé: questi primati non umani sembrano non solo *discriminare* ma anche *originare* nuovi segnali comunicativi, qualità generativa considerata segno distintivo unico del linguaggio umano. Lo studio condotto da Hopkins e colleghi (2007) fornisce l'evidenza che gli scimpanzé siano in grado di pronunciare suoni atipici appresi come "suoni di bacio" o "grugniti estesi" in cui la produzione di queste vocalizzazioni è dipendente dalla presenza di un essere umano in associazione con un alimento: l'emissione della vocalizzazione era verosimilmente funzionale a manipolare lo stato attenzionale dell'essere umano. L'interpretazione che ne segue è che questi segnali possano essere sfruttati intenzionalmente ed essere connotati di una componente volitiva. Dunque, a sostegno della derivazione vocale del linguaggio, alcuni autori suggeriscono che le capacità vocali delle grandi scimmie siano state sottovalutate (Lameira, 2017).

Nel ventaglio di queste capacità rientra la possibilità di inventare e imparare nuovi richiami vocalici che permettono di arricchire la gamma sonora, analogamente all'apprendimento di nuovi suoni durante lo sviluppo linguistico umano o all'acquisizione di un secondo lingua, sebbene con notevole minor facilità. Lo sviluppo di queste capacità legate alla trasmissione sociale consentirebbe a nuove varianti e nuovi richiami di affermarsi e di sopravvivere al tempo, riuscendo ad attraversare molteplici generazioni (*ibidem*). Inoltre, la vocalizzazione potrebbe essersi evoluta in linguaggio perché avrebbe un riverbero evolutivo importante nel consentire vantaggiosamente di comunicare in condizioni crepuscolari o in assenza dello sguardo dei riceventi (Kendon, 2017).

In conclusione, nonostante esistano molteplici prove che rivedono nella vocalizzazione dei primati non umani un antesignano del linguaggio umano, è doveroso sottolineare come una grande barriera sia rappresentata dalla rigida fissità comunicativa sia nella forma che nell'utilizzo (Seyfarth & Cheney, 2010). Ne consegue che la stereotipia delle vocalizzazioni porta ad avere un vocabolario fonetico poco flessibile e ci si potrebbe aspettare che, se fossero alla base di un'evoluzione linguistica, questi elementi sarebbero stati adattati, modulati e predisposti per trasformarsi mediante l'apprendimento, ma ciò non sembra tuttavia essersi verificato.

Dai dati comportamentali emerge che i repertori di vocalizzazioni dei primati non umani sono “un repertorio fisso di richiami inarticolati” (Fitch, 2005) stereotipati, relativamente esigui e con scarso potere combinatorio. In secondo luogo, la produzione di vocalizzazioni nei primati non umani sembra essere prevalentemente correlata a stati emotivi intensi, con la funzione principale di segnalare eventi urgenti o imminenti. L’influenza di questi aspetti sulla produzione limita il potere comunicativo delle chiamate vocali e non ne consente un uso duttile nella comunicazione interindividuale (Corballis, 2003).

Dunque, è improbabile che questa capacità abbia giocato un ruolo prioritario nell’origine del linguaggio (Hauser, Chomsky & Fitch, 2002).

2.3.1.1. Neurofisiologia delle vocalizzazioni

Per supportare o disconfermare l’ipotesi della vocalizzazione sarebbe necessario attingere agli studi anatomici comparativi che hanno indagato le basi neurali del controllo vocale. In ottica comparativa, di particolare interesse è l’indagine dell’area di Broca e della corteccia premotoria, infatti, se nell’uomo inattivazioni a questo livello determinano gravissimi deficit di produzione, una lesione in corrispondenza delle regioni omologhe nei primati non umani (scimmie rhesus) non sembra suscitare il medesimo effetto (Kirzinger & Jürgens, 1982). Al fine di comprendere la presenza di una plasticità e flessibilità vocale, è necessario indagare e studiare le aree coinvolte con il controllo della fonazione nei primati non umani: il concetto di corticalizzazione è imparentato con l’intenzionalità e la presenza di un controllo corticale potrebbe favorire l’ipotesi che la vocalizzazione possa costituire un precursore del linguaggio. A questo proposito, in letteratura, l’idea tradizionale presupponeva che il comportamento vocale dei primati fosse fondamentalmente emotivo e prevalentemente attribuito al tronco cerebrale e a regioni mesiali (Jürgens, 2002).

La sostanza grigia periacqueduttale è una porzione mesencefalica coinvolta nella modulazione del dolore, del comportamento difensivo e riproduttivo, correlati fenomenologici di un controllo pressoché emozionale e adattativo piuttosto che volontario e intenzionale (Behbehani, 1995). Difatti, nella scimmia scoiattolo, una lesione limitata alla sostanza periacqueduttale dorsomediale abolisce una reazione di allarme vocale a uno stimolo visivo, quale l’esposizione di un finto leopardo, ma lascia inalterata una reazione vocale di protesta a uno stimolo tattile, come la provocazione dell’animale afferrandolo (Jürgens & Pratt, 1979). Sempre nella

scimmia scoiattolo, esperimenti di stimolazione elettrica a livello del giro cingolato anteriore hanno determinato la produzione di vocalizzazioni specie-specifiche (Jürgens & Ploog, 1970). Inoltre, studi di registrazione sulla corteccia mesiale anteriore delle scimmie (West & Larson, 1995) durante l'esecuzione di vocalizzazioni autoregolate e apertura della mascella hanno rilevato la presenza di singole unità correlate o solo all'apertura, o solo alla vocalizzazione, e unità che rispondono per entrambi i comportamenti e neuroni correlati a molteplici attività oro-motorie. Dunque, la corteccia mesiale sembra avere un ruolo chiave nella produzione vocale nelle scimmie.

Un altro dato a supporto della valenza emotiva delle vocalizzazioni scimmiesche è fornito dagli studi sulla lateralizzazione emisferica per il controllo vocale, in cui sono state indagate, mediante studi indiretti, le asimmetrie comportamentali oro-facciali. Questi studi nascevano dal proposito comparativo di verificare se anche nei primati non umani il lato destro della bocca si spalancasse prima del sinistro, indicando il predominio dell'emisfero sinistro nel controllo del linguaggio (Graves, Goodglass & Landis, 1982). A questo proposito, Hook-Costigan e Rogers (1998) hanno studiato le asimmetrie buccali durante la produzione di richiami nelle marmoset, concludendo una maggior apertura del lato destro nel produrre contatto sociale (segnali emotivi positivi) e sinistro nell'esperire segnali di paura (segnali emotivi negativi), lasciando supporre che l'asimmetria possa essere modulata dalla valenza emotiva del segnale. Gli autori suggeriscono che nell'evoluzione di un sistema di comunicazione complesso, la specializzazione dell'emisfero destro per il controllo delle risposte emotive negative possa essere stato integrato con il controllo dell'emisfero sinistro delle vocalizzazioni di contatto sociale.

Pertanto, tradizionalmente si ipotizzava che il controllo vocale dei primati implicasse strutture sottocorticali non lateralizzate (sistemi limbici o cingolati) e non omologhe alle aree linguistiche. Tuttavia, se Aitken (1981) ha dimostrato che solo lesioni cingolate anteriori hanno compromesso il comportamento vocale condizionato e spontaneo in scimmie rhesus, recenti studi effettuati sulla corteccia premotoria ventrale della scimmia hanno rivoluzionato le vecchie proposte sulla vocalizzazione. In particolare, uno studio (Coudé et al., 2011) sulla corteccia premotoria ventrale del macaco, in particolar modo nella porzione laterale di F5 di rappresentazione di mano e bocca, ha dimostrato la presenza di neuroni che rispondono durante la vocalizzazione condizionata alla presentazione del cibo, mentre altri neuroni sembrano

rispondere ad azioni quali leccare, succhiare o mordere. Confrontando questi risultati con quelli ottenuti nella corteccia cingolata anteriore (West & Larson, 1995), sembra che in quest'ultima le unità neuronali scaricano solo all'inizio della vocalizzazione, mentre i neuroni di F5 implicati nella vocalizzazione hanno una scarica, che è mantenuta durante tutta la produzione vocale; un'altra differenza riguarda il fatto che i neuroni di F5 sono classicamente eccitatori, mentre a livello della corteccia cingolata si assiste ad una prevalenza di neuroni inibitori. Date queste premesse, gli autori hanno ipotizzato che la compartecipazione di queste due aree durante la vocalizzazione potrebbe spiegare lo svolgimento sequenziale della vocalizzazione: inizialmente entrerebbe in gioco la corteccia cingolata, permettendo l'avvio della vocalizzazione, e successivamente l'area F5 laterale codificherebbe il coordinamento degli atti vocali agendo sui muscoli fonatori e sugli articolatori oro-facciali. Anche Hage e Nieder (2013) hanno dimostrato che scimmie rhesus possono controllare le loro vocalizzazioni: l'assunto su cui si è poggiato il progetto sperimentale riguardava l'evidenza che l'area di Broca umana avesse un ruolo nel linguaggio spontaneo e intenzionale. Di conseguenza, i ricercatori hanno registrato intracorticalmente singoli neuroni nella PFC ventrale (BA 44 e 45) e la parte rostro ventrale adiacente della corteccia premotoria laterale (BA 6) del macaco per indagare se e come queste aree controllassero l'inizio della vocalizzazione volontaria in relazione a stimoli visivi arbitrari sviluppati in un paradigma go/no go. Dai dati neurofisiologici emerge un coinvolgimento diretto delle aree 44 e 45 BA nei processi di avvio della vocalizzazione, in quanto hanno mostrato una scarica selettivamente alta prima dell'inizio della vocalizzazione; inoltre, è stata rilevata una differenza significativa nella scarica tra vocalizzazioni volitive e spontanee, evidenziando che l'attività osservata non si limita all'attivazione di componenti oro-facciali ma concerne l'avvio volontario del segnale vocale. La conclusione che ne consegue è che le aree 44 e 45 possono essere implicate in processi di preparazione vocale, e, mediante le connessioni anatomiche con l'area BA 6 possono avere un controllo su quest'ultima (Matelli et al., 1986).

Sebbene la corteccia premotoria dei primati non umani non possieda proiezioni dirette ai motoneuroni laringei (Jürgens, 2002), l'area di rappresentazione della laringe presenta connessioni anatomiche con il controllo motorio vocale a livelli sottocorticali come la formazione reticolare ventrolaterale, la grigia periacqueduttale e l'ACC (Simonyan & Jürgens, 2002). In merito a queste evidenze, un'altra ipotesi suggerisce che il giro prefrontale possa costituire un precursore evolutivo del comportamento vocale, in cui i diversi pool neuronali siano stati progressivamente governati dal controllo volontario durante la filogenesi, ammettendo che possano

essere stati posti al servizio della selezione per l'elaborazione della parola e del linguaggio negli esseri umani (Balter, 2010).

Infine, studi comparativi eseguiti con DTI su specie strettamente imparentate con l'uomo quali macachi e scimpanzé mostrano divergenze in merito alla via dorsale che collega l'area di Broca e l'area di Wernicke, per cui il tratto fibroso risulta essere ridotto nei primati non umani rispetto all'essere umano (Rilling et al., 2008). Gli autori rivelano che il fascicolo arcuato, nella sua organizzazione e terminazione corticale, possa essere stato modificando dall'evoluzione, in quanto solo negli esseri umani e non negli scimpanzé o macachi la corteccia frontale dell'emisfero sinistro è fortemente connessa tramite tale fascicolo con il giro medio temporale (MTG) e il giro temporale inferiore (ITG), ventrale e anteriore (Fig.6), suggerendo che l'evoluzione del linguaggio abbia prodotto modificazioni cerebrali che mediano specifiche facoltà linguistiche non spiegabili come un sottoprodotto accidentale della selezione naturale (Gould, 1991).

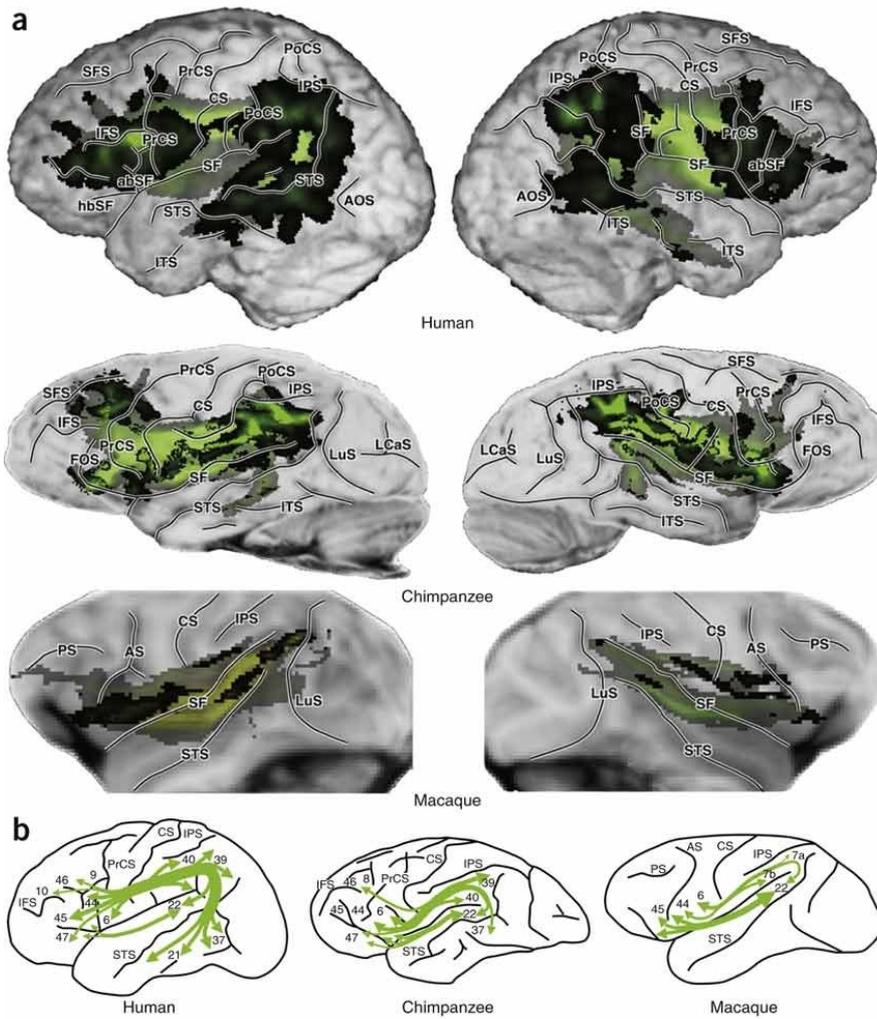


Figura 7

Confronto del fascicolo arcuato in umani, scimpanzé e macachi

Rappresentazione del fascicolo arcuato (tratto fibroso in verde) rispettivamente nell'uomo, nello scimpanzé e nel macaco. Dall'immagine è possibile osservare come, allontanandosi sempre più filogeneticamente, tale fascio fibroso tende a ridursi in termini dimensionali e di connettività.

(Rilling et al., 2008)

2.3.1.2. La vocalizzazione oltre i Primati: gli uccelli

L'imitazione vocale è necessaria per l'apprendimento vocale: senza la possibilità di acquisire e generare un ampio vocabolario, il ruolo elastico ed espressivo del linguaggio sarebbe ridotto. Tuttavia, i migliori candidati per lo studio comparato - data la profonda connessione filogenetica - i primati non umani, sono profondamente precari in questo ambito, in quanto l'imitazione richiede abilità neurali quali il controllo volontario sulla

vocalizzazione e il matching tra input uditivo e output motorio non presenti in questa specie (Jürgens, 1998). Sembra invece che uccelli, foche e pipistrelli siano abili imitatori delle vocalizzazioni (Janik & Slater, 1997). Di conseguenza, tessere la rete comparativa aiuterebbe a raccogliere maggiori regolarità nell'evoluzione, aiutando ad affrontare il ruolo della biologia nella derivazione del linguaggio e ad accogliere la validità dell'ipotesi evuzionistica. I dati empirici, che verranno di seguito esposti, saranno approfonditi nel capitolo seguente.

Charles Darwin ha notoriamente suggerito che "*non c'è alcuna differenza fondamentale tra l'uomo e i mammiferi superiori nelle loro facoltà mentali*" (1871), esemplificando casi in cui è possibile riscontrare precursori dell'intelligenza umana nei "mammiferi superiori", tra cui "*passioni, affetti ed emozioni simili, ... [come] ... gelosia, sospetto, emulazione, gratitudine e magnanimità*" (*ibidem*). La riflessione del naturalista britannico non resta tuttavia scevra di critiche, secondo cui l'approccio darwiniano è qualificato come "legato a boschi di nomenclatura arbitraria" mediante "presupposti evolutivi ingenui" per cui si esorta ad un abbandono delle intuizioni evuzioniste anelando, parallelamente, ad un'impostazione maggiormente "analitica, causale ed empirica" (Bolhuis & Wynne, 2009).

D'altro canto, le evidenze su uccelli e primati suggeriscono che esistono tre fattori meritevoli di attenzione nell'evoluzione del linguaggio: l'omologia neurale e genetica, fornita dalla presenza di geni e regioni cerebrali responsabili dell'apprendimento e della produzione vocale; la convergenza evolutiva nei meccanismi di acquisizione uditivo-vocale, che si sviluppa similmente in uccelli canori e bambini umani e la complessità combinatoria (Berwick, Okanoya, Beckers & Bolhuis, 2011). Difatti, Darwin (1871) ha rilevato sorprendenti parallelismi tra l'apprendimento canoro negli uccelli e l'acquisizione del linguaggio nei bambini che sembrano assenti nei primati non umani (Bolhuis, Okanoya & Scharff, 2010). A tal proposito, sembra che gli uccelli canori acquisiscano la capacità di vocalizzare durante un periodo sensibile, una fase di transizione definibile "sottocanto", allo stesso modo in cui i bambini acquisiscono la facoltà linguistica durante la fase sensibile di un periodo critico esperendo un parallelo "balbettio" (*ibidem*). La presenza di convergenze evolutive nella capacità di acquisire il canto rappresenta un fertile terreno in cui poter sondare, attraverso un'analisi comparativa, il funzionamento dell'apparato cognitivo umano (Wilbrecht & Nottebohm, 2003).

Il sistema di acquisizione delle canzoni aviarie è stato indagato (Marler, 1970) e fornisce l'evidenza che il suo apprendimento sia selettivo, in quanto l'esposizione a canti di etero-specifici nei 10-50 giorni dopo la nascita

non ha promosso lo sviluppo del canto; tale selettività è spiegata dalla presenza di feedback sensoriali, fondamentalmente uditivi, che permettono l'emergere della vocalizzazione (*ibidem*). Inoltre, sembra esserci una dissociazione cerebrale negli uccelli canori tra regioni deputate alla produzione vocale e regioni responsabili della percezione uditiva e di funzioni mnestiche simile alla dissociazione funzionale esistente tra l'area di Broca e l'area di Wernicke nel cervello umano (Gobes & Bolhuis 2007). Inoltre, come accennato in precedenza, il linguaggio umano e degli uccelli presentano un livello di complessità e modellizzazione rinvenibile nella capacità combinatoria: se da un lato il linguaggio umano è costruito a partire di assemblaggi di parole, nel canto degli uccelli le singole note si armonizzano in treni sillabici, che possono essere governate da regole sequenziali, definibili come "sintassi fonologica" (Abe & Watanabe, 2011).

Anche i dati molecolari supportano l'ipotesi evuzionistica: il gene FOXP2, coinvolto nella vocalizzazione, è stato definito una "finestra molecolare" (Fisher & Scharff, 2009) presente in entrambe le specie.

In particolare, è stato studiato nei fringuelli zebra immaturi come durante l'apprendimento canoro o durante il cambiamento stagionale del canto, questo gene sia sovraregolato dall'area X, una regione cerebrale coinvolta nella plasticità del canto. Inoltre, nello studio di Haesler e colleghi (2007) la riduzione dei livelli di FOXP2 nell'Area X mediante vettore virale ha determinato una maggiore imprecisione e variabilità nel canto rispetto ai controlli, rivelando come questo gene possa essere realmente deputato all'apprendimento canoro; ulteriormente, anche nei topi sono state riscontrate due copie del gene FOXP2 e l'alterazione di una delle due determina una compromissione della vocalizzazione ultrasonica dei cuccioli quando separati dalla madre (Shu et al., 2005).

2.3.2. Il gesto come origine

In netto contrasto con l'inflessibilità delle vocalizzazioni nei primati, i gesti corporei comunicativi dei gesti corporei dei primati non umani quali gorilla (Pika, Liebal & Tomasello, 2003), scimpanzé (Liebal, Call, & Tomasello, 2004) e bonobo (Pika, Liebal & Tomasello, 2005) possono essere modulati dall'apprendimento sociale e sono legati allo stato di attenzione del ricevente, qualità fenomeniche necessarie per lo sviluppo del linguaggio. Se i nostri antenati ominidi sembrano essere maggiormente adatti e adattati ad una forma di

comunicazione gestuale rispetto a quella vocalizzante, lo scenario probabile che ne deriva è che il linguaggio si sia evoluto da un sistema di segnali manuali a cui sono state successivamente e gradualmente incorporate le produzioni vocali (Corballis, 2009) che hanno acquisito, infine, la loro autorità espressiva.

2.3.2.1. La comunicazione gestuale nei primati non umani

La flessibilità e l'adattabilità dei gesti, specialmente nelle Grandi scimmie, ha portato autori come Tomasello (2006) a suggerire che il miglior candidato per spiegare l'origine del linguaggio possa essere il gesto e il fascino di questa proposta risiede nel fatto che la comunicazione gestuale è potenzialmente limitata all'Hominoidea (cioè, umani e scimmie) (Pollick & De Waal, 2007). Infatti, i gesti brachiomaneali liberi e svincolati – come comunicare senza necessariamente toccare un individuo o un oggetto - sono tipici dell'uomo e dei primati non umani. In particolare, questi ultimi hanno conseguito un cambiamento verso una strategia comunicativa flessibile e volitiva, attraverso la messa in atto dell' "uso contestualmente definito" (*ibidem*), per cui un singolo gesto, sulla base del contesto ambientale, può assumere molteplici significati: comportamento esemplificativo è quello dello scimpanzé (fig. 8), in cui il gesto di tendere la mano aperta può indicare un bisogno di sostegno durante un combattimento, ma può anche simboleggiare un'elemosinante richiesta di nutrimento verso un conspecifico che gode di una cospicua fonte di cibo concomitantemente ad una urlante vocalizzazione. Dunque, l'uso contestualizzato della comunicazione gestuale testimonia che i gesti, al contrario delle vocalizzazioni, non sono legati a specifiche emozioni ma sono governati da un maggior controllo corticale, in cui il significato del gesto necessita di essere estrapolato dal contesto in cui si manifesta.



Figura 8

Rappresentazione del comportamento gestuale dello scimpanzé consistente nell'estensione del braccio finalizzato alla richiesta di sostegno o di fonti di cibo.

(ibidem)

Per quanto concerne lo studio comparativo dei nostri parenti più stretti, gli scimpanzé e i bonobo forniscono i migliori proxy disponibili per le capacità comunicative dei primi ominidi e un buon punto di partenza per la costruzione di scenari evolutivi (*ibidem*). Se Ploog (2004) ha suggerito che in queste specie il comportamento vocale è veicolato da un sistema prevalentemente cingolato, la comunicazione gestuale sembra essere governata da un sistema neocorticale che organizza e gestisce il movimento involontario ma soprattutto volontario. Infatti, prova del fatto che il linguaggio gestuale sia sotto un controllo maggiormente volontario rispetto a quello vocale deriva da un esperimento in cui, nel tentativo di insegnare il linguaggio vocale alle grandi scimmie, si è rivelato molto più efficace insegnare un linguaggio manuale che rifletteva quello vocale piuttosto della sola produzione vocale (Gardner & Gardner, 1969).

Questi risultati rivelano che i primati non umani sono cognitivamente ed emotivamente molto più complessi di quanto si supponesse, e questa premessa può gettare delle implicazioni provocatorie per la comprensione di presunte caratteristiche unicamente umane (Maestripietri, 2003). L'elegante complessità che risiede nei nostri antenati è stata particolarmente svelata dalla rilevazione di cellule – i neuroni specchio – responsabili della comprensione di atti motori altrui e sembra che questo particolare meccanismo possa essere coinvolto nell'origine del linguaggio. L'ipotesi che segue sarà maggiormente approfondita nell'ultimo capitolo e rappresenta l'intuizione su cui il presente lavoro pone maggior credito e considerazione.

2.3.2.2. Ipotesi del sistema specchio

La teoria gestuale è stata rafforzata negli anni '90 dalla scoperta dei neuroni specchio nei primati non umani e, successivamente, di un sistema specchio a livello dell'essere umano (Rizzolatti & Arbib, 1998). Il tono profetico di Ramachandran nell'assumere che «I neuroni specchio saranno per la psicologia quello che il DNA è stato per la biologia» (Rizzolatti & Sinigaglia, 2006) si è rivelato lungimirante: l'identificazione di queste unità ha gettato importantissime risonanze per la conoscenza del cervello umano e non, in particolar modo sui meccanismi di consonanza interpersonale, fondati sulla capacità di comprendere le azioni e le emozioni altrui sulla base di una rievocazione rappresentazionale interna dei medesimi.

Coerentemente con l'asserzione di Heyes (2010) il quale ha affermato che "*i neuroni specchio intrigano sia gli specialisti che i non specialisti, celebrati come una 'rivoluzione' nella comprensione del comportamento sociale [...] e' la forza trainante' dietro 'il grande balzo in avanti' nell'evoluzione umana...*" il linguaggio possiede una componente vigorosamente sociale: consente di negoziare significati condivisi attraverso una mutua comprensione simbolica ed esperienziale. Il fatto che questi neuroni, centro della comprensione reciproca, possano essere alla base dell'evoluzione di un fenomeno partecipativo come il linguaggio dà una significativa autorevolezza all'ipotesi mirror. Tuttavia, affinché quest'ultima venga introdotta, sarebbe doveroso illustrare in cosa consistono queste sorprendenti unità neuronali.

I neuroni specchio, registrati per la prima volta nell'area F5 della corteccia premotoria ventrale dei macachi, sono cellule che scaricano sia durante l'esecuzione di atti motori sia durante l'osservazione di quegli stessi atti eseguiti da un altro individuo, sia esso un'altra scimmia o uno sperimentatore (Rizzolatti, Fadiga, Gallese, & Fogassi, 1996).

Nelle scimmie anche il solco temporale superiore (STS) accoglie cellule che rispondono durante l'osservazione di azioni biologiche, compreso l'afferramento. Perrett e colleghi (1989) hanno scoperto che l'STS ospita una regione situata rostralmente - l'STSa - dove i neuroni scaricano quando la scimmia osserva le azioni biologiche, sebbene poche o nessuna rispondano quando l'animale stesso esegue un'azione. Dunque, sia STSa che F5 presentano neuroni che rispondono all'osservazione delle azioni biologiche, ma le due aree non sono direttamente collegate, per cui è stato ipotizzato un collegamento indiretto tra le due aree mediante il lobulo parietale inferiore, cioè l'area PFG (area di Brodmann 7b) dove sono ulteriormente presenti neuroni che rispondono sia all'esecuzione che all'osservazione delle azioni altrui (Rizzolatti, Fogassi & Gallese, 2001).

Per quanto riguarda l'uomo, la scoperta dei neuroni specchio ha portato all'indagine nella nostra specie di un ipotetico meccanismo analogo e ha condotto alla scoperta di un substrato omologo - il sistema specchio - che recluta aree frontali, temporali e parietali omologhe a quelle della scimmia (Petrides et al., 2012); più specificatamente, su basi citoarchitettoniche e funzionali, Rizzolatti e Arbib (1998) hanno proposto che l'omologo dell'area premotoria della scimmia F5 sia BA 44.

A partire da queste rilevazioni, Arbib (2012) ha sviluppato l'"ipotesi del sistema dello specchio" (MSH), in cui postula che il linguaggio sia originato a partire dalla comprensione reciproca delle azioni di presa rese

possibili dallo stesso sistema dello specchio. L'ipotesi del sistema mirror abbraccia una serie di premesse: in primo luogo, Arbib esplicita una distinzione tra *azione prassica*, in cui gli effettori sono utilizzati fisicamente in relazione ad oggetti o individui e *azione comunicativa*, in cui si combinano la produzione gestuale e vocale e sostiene che i meccanismi che governano il linguaggio umano sono il risultato di un meccanismo non originariamente legato alla comunicazione. Al contempo, il sistema specchio, con il suo evidente potere di fornire un riconoscimento dell'azione e una sua conseguente comprensione, offre, secondo gli autori, una solida base evolutiva per la "parità linguistica" (Arbib, 2006) tale per cui un'espressione può assumere il medesimo significato tra due interlocutori, per cui quello che è valido per l'emittente deve essere valido anche per il destinatario.

A questo proposito, Arbib ha ipotizzato lo sviluppo di sei tappe che si sono susseguite durante l'evoluzione del linguaggio: (i) l'afferramento, (ii) la presenza del sistema mirror filogeneticamente condiviso, (iii) un sistema imitativo per l'afferramento "semplice" condiviso tra umani e scimpanzé, risultato di un allenamento intensivo e non spontaneo. A queste traiettorie seguono le ultime tre che differenziano gli ominidi dalle altre scimmie: (iv) un sistema imitativo "complesso", presente nell'uomo che conferisce l'abilità di riconoscere in un'azione nuova un insieme di atti conosciuti abbinato alla capacità di poterlo riprodurre con moderata complessità – (v) il protosegno e (vi) il protolinguaggio. Il susseguirsi di queste svolte evolutive ha condotto infine all'emergere del linguaggio, inteso come il passaggio graduale dall'azione alla parola, alimentata dalla struttura semantica e sintattica. Infine, Arbib ammette che la transizione verso il linguaggio abbia determinato poca se non nessuna evoluzione biologica, identificandolo come il risultato di una rapida e progressiva evoluzione culturale dell'*Homo Sapiens* e definisce la MSH come "la semplice asserzione che i meccanismi che hanno condotto al linguaggio nell'area di Broca dipendono in modo cruciale sui meccanismi stabiliti nella seconda tappa, la tappa del sistema mirror" (*ibidem*). Sebbene possa sembrare verosimilmente ragionevole accogliere l'ipotesi mirror, sia sulla base di una continuità filogenetica tra i primati nelle omologie anatomiche e nelle analogie funzionali, Arbib ammette che questo modello non spieghi perché i membri di una specie abbiano manifestato il desiderio e la necessità di comunicare.

L'ipotesi mirror non è tuttavia scevra di critiche: Fitch (2005) ha sottolineato che "l'anello più debole" del modello è il collegamento cruciale dal protosegno al protodiscorso, "in particolare la sua elisione tra due distinte forme di imitazione: vocale e manuale". Egli suggerisce che la coevoluzione del gesto vocale e manuale

potrebbe essere stata più strettamente legata alla musica e alla danza rispetto alla pantomima e alla comunicazione linguistica. Secondo l'autore, lo sviluppo dell'imitazione vocale ha caratterizzato "il passo cruciale nell'evoluzione umana", simile nella forma e nella funzione a quella evoluta indipendentemente in altri vertebrati; in questa prospettiva, il sistema linguistico deriverebbe da un "protolinguaggio musicale" che avrebbe permesso di comunicare significati proposizionali (*ibidem*) e sottolinea che ogni generazione di bambini umani compie questo salto "analitico" all'età di tre anni senza tutele, feedback o impalcature specifiche.

In merito all'ipotesi gestuale, Gentilucci e Corballis (2006) hanno mostrato numerose prove empiriche che supportano l'importanza del sistema motorio nell'origine del linguaggio: gli autori hanno proposto che gli esseri umani, usufruendo del sistema specchio, avrebbero potuto comprendere il significato di un'azione mediante l'imitazione delle azioni osservate e avrebbero inizialmente utilizzato questo repertorio comportamentale per negoziare informazioni sul cibo e sulle attività predatorie. In seguito, con il completo sviluppo degli organi fonatori, questo repertorio manuale sarebbe stato condiviso e trasferito alla bocca implementando il sistema a doppio comando mano-bocca e questo stesso sistema che mette in relazione azioni transitive e posture articolatorie buccali rappresenterebbe la base su cui si sarebbe poi verificata l'integrazione di gesti simbolici e parole. In sintesi, in una data occasione dello sviluppo evolutivo, le vocalizzazioni e gesti ereditati dai nostri antenati primati avrebbero dato origine a un sofisticato sistema linguistico finalizzato ad interagire con i conspecifici, in cui le posture manuali sono associate ai suoni (Fogassi & Ferrari, 2007).

Alcuni teorici del gesto (Tomasello, 2010; Corballis, 2002) si sono interrogati sul perché sia avvenuto un passaggio dal gesto alla lingua parlata: in primo luogo, il linguaggio vocale offre una serie di vantaggi rispetto a un sistema manuale e nel corso dell'evoluzione ominoidea deve esserci stata una pressione selettiva per introdurre ulteriori produzioni vocali e aumentarne la sofisticatezza tale da rendere il discorso la forma di comunicazione predominante. Uno dei vantaggi concerne la possibilità di liberare le mani per altre attività, come il trasporto e la manipolazione, di accompagnare contemporaneamente il parlato al gestuale, conducendo ad un significativo progresso tecnologico (Corballis, 2002). Infine, questa teorizzazione potrebbe aiutare a spiegare la cosiddetta "rivoluzione umana" (Stringer, 1989) manifestata nella drammatica apparizione di strumenti sempre più sofisticati, risalenti a circa 40.000 anni fa in Europa. L'ipotesi più probabile, tuttavia, è

che la componente vocale si sia gradualmente integrata al gesto, ulteriormente esemplificato dal fatto che anche il discorso attuale è accompagnato e rinforzato dai gesti manuali (McNeill, 1985).

A proposito della teoria gestuale, anche Kendon (2017) ha proposto che sarebbe necessario includere lo sviluppo della modalità orale-aurale in tutti i cambiamenti che hanno contraddistinto l'origine della comunicazione linguistica: nel tentativo di ambire ad una visione ad ampio raggio, l'autore suggerisce che sarebbe necessario considerare insieme ai cambiamenti di radice cinestesica anche i cambiamenti legati alla crescente complessità dell'organizzazione sociale e alla gestione del volto nelle interazioni faccia a faccia.

Egli suppone che, in concomitanza a cambiamenti nel controllo laringeo e articolatorio oro-facciale, si sarebbero verificati dei cambiamenti più sofisticati nel controllo della muscolatura del volto o modifiche che portano maggiore visibilità della sclera bianca oculare, caratteristica che facilita l'individuazione dello sguardo degli altri individui. Inoltre, egli difende la possibilità che la comunicazione vocale e cinestesica fossero intimamente connesse durante tutto l'emergere del linguaggio e condivide con Corballis la possibilità che il linguaggio rappresenti una derivazione dell'azione e che l'azione abbia acquisito un significato più astratto, ritualizzato, in modo tale da poter caratterizzare una referenza o un significato anche in assenza di oggetti materialmente presenti. La graduale capacità immaginativa e astratta dell'azione si sarebbe estesa, quindi, verso un decollo linguistico che avrebbe consentito di accedere alla capacità astrattiva che Corballis ha definito "viaggio mentale nel tempo" (Corballis, 2013), sostenendo che tale passaggio all'uso simbolico sia stato influenzato contemporaneamente sia dall'azione visibile che da quella orale-aurale.

In conclusione, secondo questa prospettiva, gesto e parola condividerebbero lo stesso sistema comunicativo (Gentilucci & Dalla Volta, 2008). Anche dal punto di vista cerebrale l'attenzione sperimentale verso i cugini primati ha permesso di rilevare dati sorprendenti, i quali hanno portato a concludere che i gesti e il linguaggio sembrano reclutare una base neurale comune e tale condivisione rappresenterebbe una conferma all'ipotesi che il gesto possa costituire un precursore della parola.

Questi dati saranno accuratamente esposti nel terzo capitolo.

3. EVOLUZIONE: COME È AVVENUTO IL CAMBIAMENTO?

3.1. Il tratto vocale

La produzione del linguaggio umano è fondamentalmente basata su variazioni di parametri acustici che permettono di generare una gamma di suoni che si combinano in parole. L'evoluzione del tratto vocale ha permesso nell'uomo e nei mammiferi di produrre oscillazioni delle corde vocali laringee con una velocità di oscillazione nell'uomo pari a 100 Hz, determinando l'altezza del suono suscitato. A partire da questa componente oscillatoria, l'energia acustica viene successivamente filtrata dalle cavità faringea, orale e nasale e viene riversata nell'ambiente e tale processo è promosso da filtri chiamati formanti, i quali plasmano il suono emesso e permettono l'attraversamento di determinate frequenze e il blocco di altre. Infine, queste formanti, indipendenti dall'altezza del suono, sono determinate dalla lunghezza e dalla forma del tratto vocale. A questo proposito, nella letteratura scientifica è stata avanzata una teoria applicabile a tutti i mammiferi, definita "teoria della sorgente della produzione vocale" in cui si postula che l'output vocalizzante derivi da una fonte sonora tipicamente laringea combinata con un filtro del tratto vocale (numero di formanti) (Fig. 9) (Fitch, 2000).

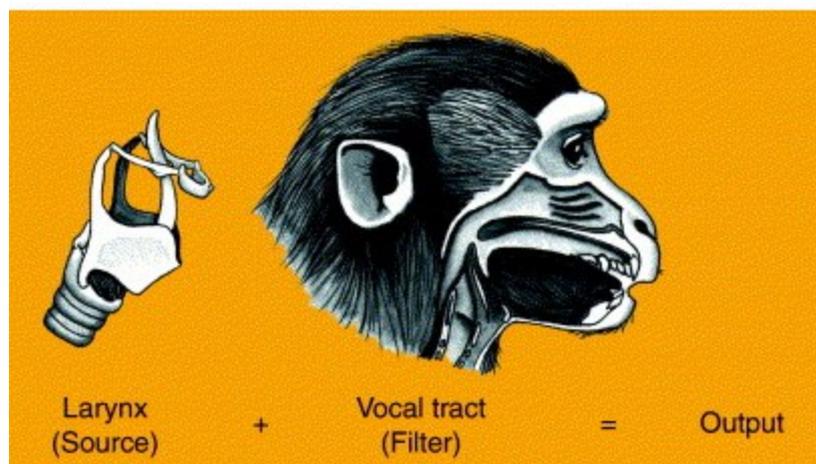


Figura 9

Rappresentazione schematica della teoria della sorgente della produzione vocale

(ibidem)

Sebbene presenti in tutti i mammiferi, gli esseri umani sembrano presentare un utilizzo molto più sofisticato e inaspettato delle formanti e un grande punto interrogativo della storia del linguaggio riguarda il fatto che l'anatomia del tratto vocale umano differisce notevolmente da quella dei primati, nonostante il ricco patrimonio filogenetico condiviso.

Come osservabile dalle prospettive medio sagittali in Figura 10, la laringe umana ha subito una netta discesa rispetto agli oranghi (prima rappresentazione) e agli scimpanzé (seconda rappresentazione). Più dettagliatamente, la porzione anatomica il rosso rappresenta il corpo della lingua, quella in giallo la laringe e in blu sono rappresentate le sacche d'aria; infatti, uno degli aspetti più interessanti della modifica anatomica è l'assenza di sacche d'aria laringee, altrimenti presenti nei cugini primati (Negus, 1962) che sono in grado di accogliere fino a 6L di aria sebbene non siano ancora state svelate le loro effettive funzioni adattative.

Comunque, sembra che la graduale discesa laringea si verifichi durante l'ontogenesi dopo i primi tre/quattro anni di vita (Sasaki, Levine, Laitman & Crelin, 1977). Al contrario, questo cambiamento morfo-anatomico non avviene nelle scimmie, in cui la laringe riposa a livello della gola tale da poter consentire contemporaneamente la deglutizione e la respirazione, al contrario degli umani.

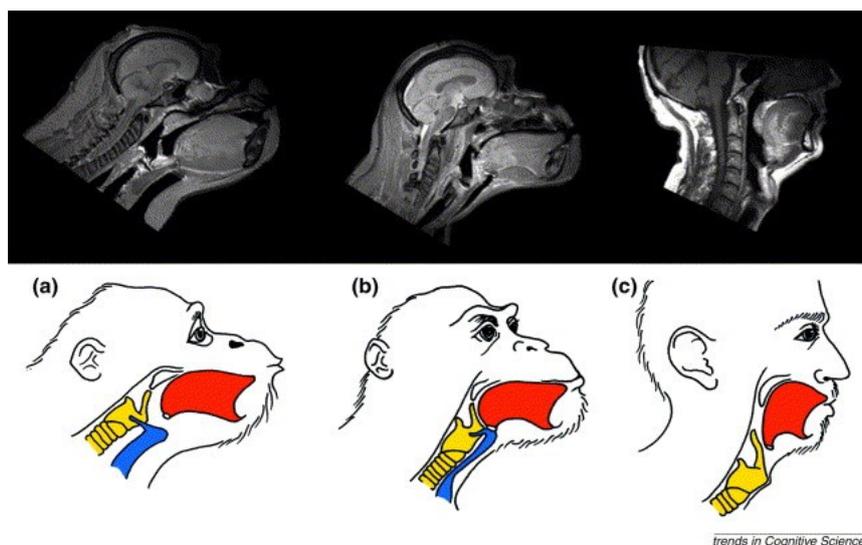


Figura 10

Rappresentazione del graduale abbassamento laringeo a partire da oranghi (a), scimpanzé (b) e essere umano (c).

(Fitch, 2000)

Inoltre, sembra che le formanti abbiano un ruolo nucleare nella produzione del linguaggio, e, in relazione a questa importanza, sarebbe ragionevole indagarne la funzione negli altri mammiferi non umani per sondare quali possa essere stati i vantaggi o le contingenze adattative che ne hanno permesso un'evoluzione così sofisticata.

Sull'orizzonte adattativo, alcuni autori (Rendall, Rodman & Emond, 1996) hanno suggerito che le formanti – in particolare nei macachi rhesus - servano per identificare o discriminare interpersonalmente, permettendo di imprimere una firma identitaria, data la diversificazione interindividuale nella lunghezza, forma e dimensioni di ciascun tratto. Un'altra ipotesi è che le formanti possano avere un valore nell'indicare le dimensioni del corpo del vocalizzatore: le frequenze delle formanti sono inversamente legate alla lunghezza del tratto vocale, per cui individui con tratti vocali lunghi presentano frequenze più basse (Fitch, 1997). Difatti, sempre nella specie rhesus, è stato riscontrata una correlazione positiva tra dimensioni corporee e lunghezza del tratto vocale (*ibidem*). Oltre a questo, la funzione delle formanti come indizi per la dimensione corporea ha anche un legame con l'abbassamento della laringe: una laringe più bassa consentirebbe un maggiore spazio fonetico e, affinché la lingua possa oscillare per permettere un miglior filtraggio del suono, è necessario che la laringe sia posta in basso.

A proposito del riverbero adattativo dell'abbassamento laringeo, sono state avanzate delle ipotesi: in primo luogo, Liebermann (1984) ha suggerito che la discesa laringea potrebbe essere stata adattativa per una migliore respirazione durante gli scontri agonistici a partire dall'Homo Erectus, tuttavia, questa ipotesi potrebbe essere disconfermata dal fatto che molti mammiferi non presentano la laringe abbassata ma respirano ugualmente in condizioni stressogene, quindi questo non spiegherebbe l'apporto vantaggioso che avrebbe potuto offrire se per altre specie un'altra conformazione ne garantisce ugualmente la sopravvivenza.

Un'altra ipotesi è stata fornita da Ohala (1984) il quale, oltre ad aver criticato le proposte Liebermaniane, ha suggerito che è stata l'esagerazione delle dimensioni il vero vantaggio adattativo dell'abbassamento laringeo, senza avere un originario collegamento con il linguaggio. Infatti, la laringe abbassata conduce ad un aumento del tratto vocale, ulteriormente collegato alla diminuzione delle frequenze formanti, esagerando l'apparente impressione dimensionale attraverso le vocalizzazioni (*ibidem*).

Un'ulteriore ipotesi proposta da DuBrul (1976) suggerisce che l'abbassamento della laringe fosse un sottoprodotto accidentale della postura eretta, teoria facilmente confutabile dall'evidenza che specie erette e arboree come canguri, ratti, gibboni e oranghi non mostrano una discesa laringea; inoltre, sembra non spiegare perché data la forte vulnerabilità al soffocamento a cui l'essere umano è destinato, la selezione naturale non abbia agito nel modificare questo apparente tratto costoso non originariamente adattativo.

Hauser, Chomsky e Fitch (2002) sostengono che l'allungamento della laringe rappresenti un preadattamento, fenomeno per cui un tratto è stato originariamente selezionato per una funzione diversa da quella che assolve attualmente. A questa affermazione fa da contraltare l'interpretazione di Pinker e Jackendoff (2005) che rispondono agli autori sostenendo che il fatto che un tratto si sia evoluto per una funzione non implica necessariamente che non possa essere stato plasmato per servire un'altra funzione; di conseguenza, se l'abbassamento laringeo ha caratterizzato un preadattamento, questo non preclude che possa essere stato messo al servizio del linguaggio in seguito, mantenuto ed alterato da pressioni selettive. Inoltre, la laringe discendente è stata associata ad ulteriori modificazioni del tratto vocale nell'evoluzione umana, tra cui cambiamenti nella forma della lingua e della mascella che sono reclutati per fornire un ventaglio molto più complesso di suoni linguistici, sempre a discapito di altre funzioni risultate costose, come la respirazione, la masticazione e la deglutizione (*ibidem*).

3.1.1. La modifica del tratto orale: come è avvenuto il cambiamento?

Il dato certo è che siano avvenute delle modifiche nel tratto orale umano, tuttavia, resta ancora senza risposta la questione su come il linguaggio, attraverso questa modificazione, sia apparso. A tal proposito, nel tentativo di comprendere l'evoluzione del tratto vocale, alcuni antropologi hanno cercato nelle documentazioni fossili dei plausibili testimoni di tale avvenimento: uno dei primi indizi segnalati è stata la comparsa del bipedalismo (McHenry, 1982) che ha preceduto l'encefalizzazione e la masticazione. Tuttavia, essendo il tratto vocale una "struttura galleggiante e sospesa di muscoli elastici" (Fitch, 2000) non sono stati corroborati dei legami tra la postura scheletrica e lo sviluppo del tratto orale.

Di conseguenza, in letteratura sono stati valutati dei plausibili candidati fossili legati alla produzione vocale di antenati ominidi estinti. In primo luogo, Crelin e colleghi (1972) hanno suggerito che il basicranio potesse fornire un indizio dell'abilità fonetica, perché la flessione alla base del cranio poteva fornire delle risonanze anatomiche con la posizione della laringe (Fig. 11).

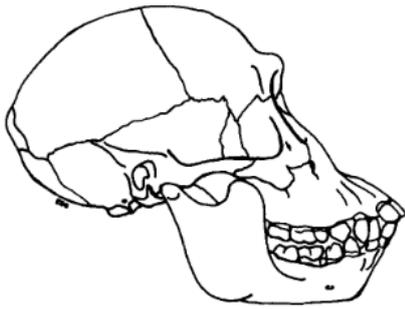


Figure 2. Skull of an adult chimpanzee.

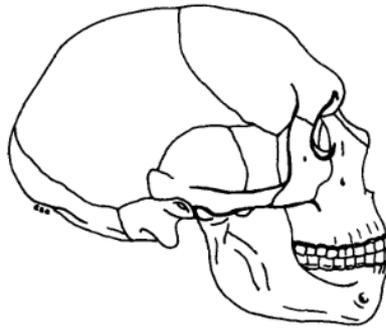


Figure 3. Skull of the La Chapelle-aux-Saints fossil Neanderthal man.

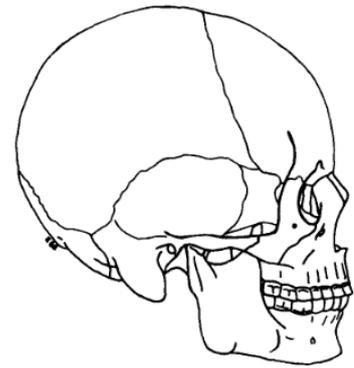


Figure 4. Skull of an adult man.

Figura 11

Rappresentazione della modificazione del basicranio rispettivamente in scimpanzé, Neanderthal e essere umano.

(ibidem)

Tuttavia, uno studio con raggi X hanno dimostrato un'assenza di correlazione tra il basicranio e la posizione laringea nell'uomo moderno, indicando che gli angoli interni ed esterni della base cranica sono indipendenti dalle dimensioni orizzontali e verticali del tratto vocale, suggerendo una maggior focalizzazione sui tratti mandibolari e palatali per un'accurata previsione delle dimensioni del tratto vocale (Lieberman & McCarthy, 1999). Un ulteriore studio (Arensburg et al., 1990) offre una critica all'ipotesi del basicranio, enfatizzando, invece, l'importanza dell'osso ioide nel tentativo di comprendere l'evoluzione del tratto vocale sulla base del ritrovamento di un fossile di osso ioide conservato in Israele riconducibile ad un Neanderthal. Questa scoperta ha lasciato supporre che i nostri antenati potessero produrre un linguaggio simile a quello moderno e ha aperto la necessità di tessere la rete comparativa per comprendere i percorsi che hanno portato all'emergere del tratto vocale per come lo si conosce attualmente. Tuttavia, Lieberman (1989) ha osteggiato questa interpretazione, sostenendo che la morfologia dell'osso ioide, sospeso mediante muscoli e legamenti, non fornisce nessuna certa indicazione della posizione laringea; inoltre, in assenza di ulteriori fossili a cui attingere per effettuare analisi comparative, qualsiasi conclusione sarebbe insignificante e incerta (*ibidem*).

Sempre nel tentativo di riscontrare un candidato anatomico del tratto vocale, Kay e colleghi (1998) si sono focalizzati sul canale ipoglossale, il quale innerva i muscoli linguari e sembra essere particolarmente grande negli esseri umani rispetto ai primati non umani. L'ipotesi avanzata dagli autori è che la lingua umana sia maggiormente equipaggiata di nervi motori proporzionalmente alle maggiori dimensioni del canale che la

innerva, e che quest'ultimo abbia potuto favorire un importante controllo motorio del linguaggio mediante un elevato rapporto tra i motoneuroni e le fibre muscolari linguari. Per verificare questa ipotesi, un anno più tardi DeGusta, Gilbert e Turner (1999) hanno misurato i canali ipoglossi -in termini di diametro del nervo e assoni- di 75 primati non umani, di 104 primati moderni e dell'*Australopithecus Afarensis*, assumendo che, per corroborare l'ipotesi dell'ipoglosso, questa sezione anatomica sarebbe dovuta risultare molto più estesa nell'uomo attuale. Purtroppo, ciò che emerge dallo studio disconferma l'ipotesi avanzata da Kay, in quanto non solo molti primati non umani hanno dimensioni del canale ipoglosso non significativamente diverse da quelle umane, ma la dimensione del nervo ipoglosso ed il numero di assoni non sembrano essere correlati alle dimensioni del canale (*ibidem*). Dunque, anche l'ipotesi dell'ipoglosso sembra fornire interpretazioni insoddisfacenti. Questi dati controversi e inconcludenti non conducono ad un'analisi efficace dello sviluppo del tratto orale dei nostri antenati e dell'essere umano; d'altro canto, il dato certo è che 6 milioni di anni fa, a partire dalla differenziazione dagli scimpanzé, si sono sviluppati profondi cambiamenti anatomici e fisiologici vocali negli ominidi, comprese la discesa della laringe e l'abbandono delle sacche d'aria, modificazioni esemplari che potrebbero essere servite e aver servito la possibilità di evolvere la facoltà linguistica per come la conosciamo attualmente (Folk, 2000). Inoltre, l'abbassamento laringeo è un fenomeno unicamente umano: alla nascita gli umani presentano una posizione laringea non dissimile dagli altri mammiferi, ma, durante lo sviluppo postnatale, questa subisce un repentino calo (Lieberman et al., 2001).

Il calo della laringe è influenzato dalla discesa dell'osso ioide in relazione alla mandibola e alla base craniale e sembra che gli ominidi non umani, in confronto al cercopiteco e ai cebi, mostrino delle caratteristiche in comune con gli umani: in questo caso il complesso laringeo è separato e indipendente dall'osso ioide, mentre nel cercopiteco e nei cebi questo complesso è bloccato e legato all'osso ioide e tutto il complesso laringeo è rappresentato da un'unica unità funzionale (Nishimura, 2003). L'ipotesi avanzata da Nishimura (*ibidem*) è che l'abbassamento della laringe sia avvenuto in due tappe, in cui originariamente si è assistito alla discesa della tiroide in relazione all'osso ioide per lo sviluppo di un meccanismo che salvaguardasse l'aspirazione avvenuto nell'antenato comune e, in un successivo momento, la discesa dell'osso ioide all'interno del collo sarebbe avvenuta durante l'evoluzione degli ominidi per promuovere la facoltà linguistica. Parallelamente, come spesso avviene durante la selezione naturale, la presenza di un beneficio tende a convivere con la comparsa di un costo e la separazione della tiroide dall'osso ioide ha comportato una serie di influenze sulla funzione

respiratoria, come una maggiore vulnerabilità al soffocamento, dovuta alla forzata separazione tra la funzione respiratoria e la deglutizione e questo potenziale pericolo viene combattuto in tutti i mammiferi interrompendo la respirazione durante la deglutizione (Laitman, Reidenberg & Gannon, 1992).

Se da un lato la letteratura individua una delle fonti originarie del linguaggio nell'abbassamento della laringe, altri autori hanno suggerito che questa interpretazione sia stata sopravvalutata (Fitch et al., 2016). In particolare, studiando il comportamento vocale ed espressivo di macachi mediante video a raggi X, in questo caso *in vivo*, contrariamente agli studi condotti da Lieberman (2001), gli autori hanno concluso e sostenuto che i primati non sono dissimili dagli umani tanto nella configurazione anatomica laringea, quanto nella mancanza di un efficiente controllo neurale della vocalizzazione. Infatti, dallo studio emerge come le scimmie riescano a produrre le stesse vocali che mediamente sfrutta l'essere umano per comporre il discorso, palesando una ragionevole capacità laringea di produzione sonora. Tuttavia, come suggeriscono Fitch e colleghi (2016) "i macachi hanno un tratto vocale pronto per la parola ma non presentano un cervello pronto per controllarla". Sarà dunque un efficace sviluppo neurale ad essere deficitario? Nel tentativo di sondare quest'ulteriore ipotesi, è necessario valutare quali circuiti neurali sono coinvolti nel comportamento vocale dei primati umani e non: è davvero carente questo controllo vocale?

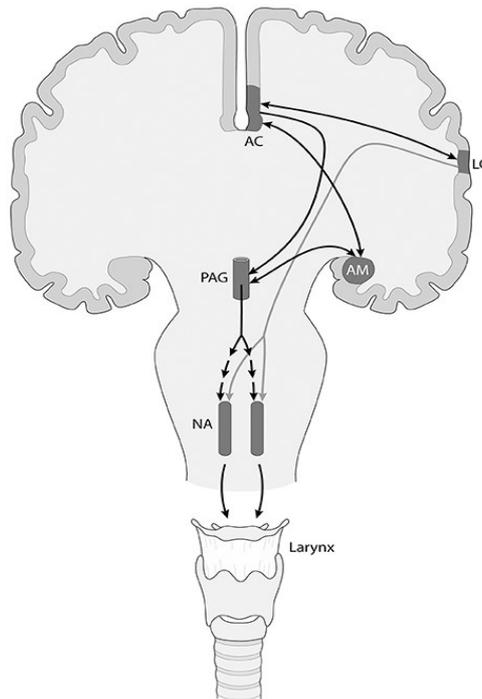
3.1.2. Il controllo motorio del tratto vocale

Il comportamento vocale e oro-facciale è controllato da molteplici nuclei del tronco cerebrale: il trigemino per la muscolatura della mascella, l'ipoglosso per la lingua, il nucleo facciale per i movimenti del viso e delle labbra e il nucleo ambiguo che controlla i movimenti laringei (Aboitiz, 2018). Oltre a controllare tali innervazioni, i nuclei del tronco governano i generatori di pattern che permettono quelle funzioni vitali cicliche quali masticare, deglutire, bere o ridere (Jürgens, 2009). Un'ipotesi è che i suddetti circuiti siano stati rimodellati e perfezionati per garantire un controllo più efficace del parlato, ponderato con i movimenti respiratori (Ghazanfar & Rendall, 2008). L'azione di questo circuito è promossa dall'influenza top-down della corteccia, in cui una rete superiore controlla il tronco cerebrale mediante la corteccia cingolata, l'orbitofrontale, l'insula e l'amigdala, agendo prima sulla sostanza grigia periacqueduttale mesencefalica e poi sulla formazione reticolare del tronco (Jurgens, 2009); questa circuiteria è deputata al controllo vocale riflesso, oltre ad essere coinvolta nel comportamento comunicativo gratificante ed emotivo. Al comportamento vocale partecipa anche

una componente volitiva, controllata da un altro circuito che coinvolge prevalentemente la corteccia motrice e premotoria nelle regioni orofacciali e laringee, ulteriormente connesse con i gangli della base, il talamo e il cervelletto.

In particolare, nei primati non umani sembra che la zona di rappresentazione della laringe si trovi nella corteccia premotoria ventrale (Belyk & Brown, 2017) e che sia dunque presente un controllo prefrontale della muscolatura orofacciale e laringea, infatti, la stimolazione a livello dell'area 44 nella prefrontale ventrolaterale innesca movimenti orofacciali (Petrides, 2013), la corteccia premotoria ventrale del macaco ospita neuroni che scaricano durante le vocalizzazioni volontarie (Coudé et al., 2011) e sembra che l'attività prefrontale correli e predica la possibilità che un primate si impegni in attività conversazionali (Nummela, Jovanovic, de la Mothe & Miller, 2017).

In fig.12 è possibile visualizzare iconicamente il controllo neurale discendente della vocalizzazione: quella emotiva (freccie nere) coinvolge componenti limbiche come la corteccia cingolata anteriore (ACC) e il complesso dell'amigdala (AM) che mandano proiezioni alla sostanza grigia periacqueduttale mesencefalica (PAG) che, a sua volta, innerva a livello polisinaptico i neuroni del nucleo ambiguo (NA). La proiezione discendente volitiva, invece, giunge dalla corteccia motoria nella zona laringea (LC) al NA. Inoltre, queste due circuiterie, volitiva e non volitiva sono interconnesse mediante il tratto frontale obliquo (FAT), che connette l'AC con LC (Aboitiz, 2018). Questa connettività, già rinvenibile nei primati non umani, aumenta nell'essere umano, in cui il FAT interconnette la corteccia frontale dorsomediale con quella ventrolaterale e la maturazione di questo circuito sembra essere correlata all'acquisizione del linguaggio in età infantile (*ibidem*).



(Aboitiz, 2018).

Figura 12

Schema semplificato del controllo neuronale discendente del nucleo ambiguo (NA), che controlla la muscolatura vocale nei primati, compreso l'uomo.

Se la corteccia motoria orofacciale e laringea invia un output discendente a livello della formazione reticolare governando i nuclei motori cranici, nell'uomo le proiezioni provenienti dalla corteccia motoria potrebbero direttamente dirigersi verso il nucleo ambiguo, deputato al controllo delle corde vocali, a differenza dei primati non umani, in cui la connessione è indiretta e passa prima dagli interneuroni per poi afferire al nucleo ambiguo. Il controllo discendente diretto umano potrebbe essere verosimilmente vantaggioso per l'acquisizione e lo sviluppo della capacità linguistica e per un controllo più rapido ed economico della produzione sonora. Inoltre, nell'uomo sembra esservi un maggior controllo dei centri respiratori, ragionevolmente perfezionato dalla necessità di alternare e gestire la respirazione durante la produzione del discorso (*ibidem*).

In fig.13 è rappresentato il salto evolutivo, in termini di connessioni anatomiche, verso la produzione linguistica, in cui si osserva nell'essere umano (B), rispetto al primate non umano (A), un notevole aumento del fascicolo arcuato (FA), del fascicolo longitudinale mediale (MLF) e del fascicolo longitudinale superiore (SLF) (Stout & Hecht, 2017).

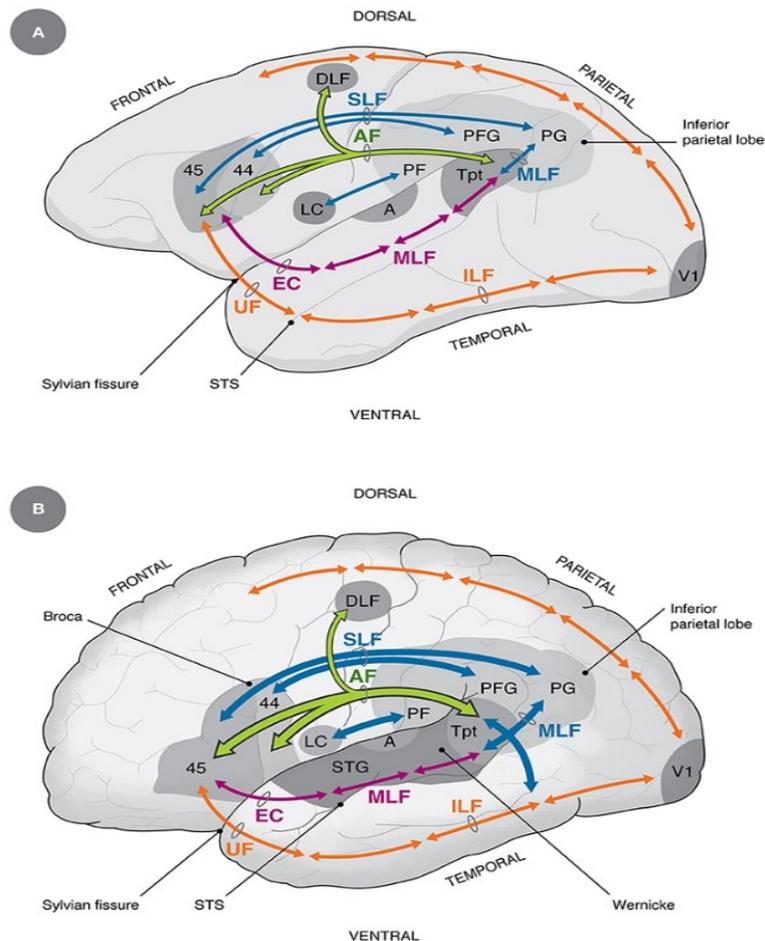


Figura 13

Omologie e differenze nella connettività uditivo-vocale tra i primati non umani (A) e umani (B). In particolare, è possibile osservare una netta differenza nell'aumento dimensionale del fascicolo arcuato (FA), del fascicolo longitudinale superiore (SLF) e del fascicolo longitudinale mediale (MLF)

(Aboitiz, 2018)

Dai dati raccolti sembra emergere, dunque, un ulteriore candidato che spiegherebbe perché solo l'essere umano sia stato destinato alla facoltà di linguaggio per come la conosciamo attualmente. L'incremento connessionale, la presenza di proiezioni cortico-discendenti dirette, una maggiore padronanza nell'alternanza di produzione e respirazione, costituirebbero la base anatomo-fisiologica che ha successivamente permesso l'emergere del linguaggio. Insieme a ciò, come già osservato, la laringe umana riposa in posizione notevolmente inferiore rispetto agli altri primati, e questa modifica morfo-articolatoria avrebbe ulteriormente permesso una facilitazione nell'emissione di suoni e un arricchimento di questi dal punto di vista sonoro, senza eludere, in ultima istanza, un necessario miglioramento nel controllo respiratorio.

3.1.3. Il controllo della respirazione

Il linguaggio parlato riveste un'importanza fondamentale nel funzionamento quotidiano di ciascun individuo, gli esseri umani, infatti, utilizzano il linguaggio per svolgere innumerevoli attività individuali, interpersonali e collettive. Affinché si possa sostenere questo ritmo, deve essere stato adattativamente necessario un cambiamento a livello respiratorio, per garantire un'equilibrata e sofisticata emissione del suono durante la produzione del discorso, che ha consentito la produzione di lunghe frasi su singole scadenze punteggiate da rapide ispirazioni. Per approdare a questa riva evolutiva, devono essere avvenuti degli importanti cambiamenti fisici e cognitivi, e un aspetto degno di attenzione e approfondimento è il controllo della respirazione: senza un sofisticato controllo del respiro i primi ominidi sarebbero stati capaci solo di espressioni brevi e non modulate, esattamente come quelle dei primati non umani esistenti.

In un recente ambizioso tentativo di collegare la documentazione fossile al linguaggio, MacLarnon e Hewitt (1999) hanno analizzato il diametro del canale vertebrale toracico in diversi primati esistenti, nell'uomo moderno e negli ominidi estinti e hanno notato che, tra la gamma di fattori cognitivi e fisiologici che sono cambiati per supportare l'evoluzione della lingua parlata, il controllo fine della respirazione è stato erroneamente ignorato nel dibattito linguistico perché, come ha affermato Campbell (1968) "the subtlety of control required of the intercostal muscles during (human) speech makes demands of the same order as those that are made on the small muscles of the hand".

La prova di una modifica nel controllo della respirazione proviene da dati anatomici che hanno riportato l'esistenza di un canale vertebrale toracico espanso negli esseri umani moderni e nei Neanderthal rispetto ai precedenti ominidi e ai primati non umani. Difatti, MacLarnon e Hewitt (1999) suggeriscono che l'incremento sul controllo respiratorio sembra legato ad un aumento dell'innervazione toracica avvenuto durante l'evoluzione e l'emergere di questo fenomeno non può essere spiegato da salti evolutivi come un miglior controllo posturale per il bipedismo, una maggiore difficoltà durante il parto, la respirazione per una maggiore resistenza durante la corsa o la vulnerabilità al soffocamento, ma da un maggior controllo respiratorio al servizio della parola.

Inoltre, l'aumento del controllo neurale per la respirazione è stato interpretato come il risultato di alcuni possibili cambiamenti funzionali: Carrier (1984) suggerisce che la postura eretta abbia determinato il

disaccoppiamento tra il ritmo respiratorio e la locomozione, in quanto gli arti anteriori non necessitavano più di trasmettere l'energia associata al trasferimento del corpo e alla propulsione mediante la gabbia toracica, permettendo ai bipedi di correre molto più variabilmente e velocemente dei quadrupedi attraverso un'efficiente corrispondenza tra frequenza respiratoria e fabbisogno di ossigeno. Invece, Morgan (1982) sostiene che anche attività come il nuoto ed immersioni possono essere stati influenti nel controllo del respiro per poter esperire inspirazioni rapide seguite da lente espirazioni; una terza interpretazione è che un potenziamento del controllo respiratorio potesse essere necessario per l'evoluzione del linguaggio umano, considerandolo come adattamento secondario conseguente ad altri adattamenti.

Qualche anno più tardi, sempre MacLarnon e Hewitt (2004) hanno ipotizzato che nel corso di una respirazione tranquilla, le alternanze inspiratorie ed espiratorie del ciclo respiratorio richiedono quantità di tempo analoghe sia nei primati non umani che umani. Tuttavia, durante la produzione del linguaggio umano – che si origina esclusivamente in fase espiratoria – il ciclo respiratorio diviene irregolare, definito da una rapida inspirazione seguita da un'espirazione prolungata. Questa durevole fase espiratoria ha una durata di circa 2-6 secondi e può estendersi ai 12 secondi (Winkworth et al., 1995) e la capacità di utilizzare espirazioni prolungate per produrre il discorso permetterebbe l'emissione di sequenze sonore maggiormente variegata e questa stessa capacità è intrigantemente coinvolta anche in un'altra vocalizzazione umana unica, la risata (*ibidem*). Contrariamente all'essere umano, i primati non umani vocalizzano sia con le inspirazioni che con le espirazioni: la vocalizzazione dello scimpanzé, come ripetuto in precedenza, è “prigioniera di un sistema neuromuscolare inflessibile che è strettamente legato all'antico ed essenziale lavoro della respirazione” (Provine, 2004). Infatti, sebbene non siano obbligatoriamente quadrupedi, gli scimpanzé presentano le tipiche limitazioni di questi ultimi, come la sincronizzazione tra respiro e passo per fornire un rinforzo toracico sotto l'influsso degli arti anteriori.

Inoltre, anche studi lesionali di pazienti con disturbi vocali (Hoit et al., 1990) hanno dimostrato l'importanza del controllo respiratorio per il linguaggio: una lesione al collo con conseguente danno a livello del midollo spinale nella regione cervicale inferiore si traduce in un decremento del controllo delle funzioni che coinvolgono i muscoli innervati dai distretti sottocorticali, sebbene non quelli del tratto respiratorio superiore e del diaframma, che sono invece innervati a livello corticale. Conseguenza sintomatologica è che tali pazienti

possono essere in grado di costruire brevi frasi su brevi esalazioni, intervallate da lunghe inspirazioni, rendendo il loro discorso lento e spesso indecifrabile (*ibidem*).

Anche Provine (2004) ha suggerito l'importanza del controllo respiratorio in merito all'origine del linguaggio e, confrontando la vocalizzazione della risata tra scimpanzé e essere umano ha concluso che solo gli esseri umani sono capaci di produrre diverse sequenze di risate durante l'espiazione, diversamente dagli scimpanzé che sembrano invece produrre una risata su un unico ciclo respiratorio in entrambe le fasi di inspirazione ed espiazione. Inoltre, sempre secondo Provine, questo miglioramento nel controllo respiratorio è fortemente legato all'emergere del bipedismo che ha "consentito flessibilità nel coordinamento della respirazione", permettendo minori vincoli rispetto ai quadrupedi, che presentano un limitato matching respiratorio-locomotore con un rapporto respiro-passo di tipo 1:1. Al contrario, un corridore umano bipede può impiegare una varietà di passi per respiro: tale rapporto può essere di tipo 4:1, 3:1, 5:2, 2:1, 3:2 o 1:1 (Bramble & Carrier, 1983). Da ciò deriva che i nostri primi antenati, svincolati dal legame 1:1, hanno sviluppato un sistema vocale in cui i singoli suoni non erano più legati a singoli respiri, consentendo la successiva selezione della possibilità linguistica e, incidentalmente, della nostra specie.

3.2. Testimonianze molecolari: SLI e il gene FOXP2

La genetica rappresenta un aspetto imprescindibile nella ricerca dell'origine di un fenomeno e i moderni strumenti genetici possono varcare la soglia dell'incertezza per conferire all'indagine scientifica profonde rivelazioni sul nostro destino biologico. È anche vero, tuttavia, che la genetica è un mondo necessario ma non sufficiente per rispondere a tutte le domande umane, motivo per cui sarebbe riduttivo tendere ambiziosamente a definire un "gene per il linguaggio", esattamente come sarebbe limitante parlare di "gene per camminare" esclusivamente perché una distrofia muscolare compromette la locomozione (Bishop, 2002) poiché parlare, come camminare, è il derivato di un'integrità di sistemi fisiologici, cerebrali e organici che partecipano sinergicamente all'implementazione di una data attività funzionale. Dunque, con la parsimoniosa consapevolezza di non poter consegnare alla genetica tutte le domande inquisite, verranno di seguito esposti i dati a favore dell'esistenza di geni coinvolti nello sviluppo della nostra straordinaria abilità linguistica.

Una delle scoperte più impattanti al centro dell'origine del linguaggio è stata l'identificazione di una mutazione a livello del gene FOXP2 che sembra causare dei deficit nella facoltà linguistica (Lai et al., 2001). Entro i primi quattro anni di vita ontogenetica, gran parte degli infanti è in grado di produrre frasi in maniera intelligibile e complessa, attingendo a un ampio ventaglio di parole e acquisendo normalmente un linguaggio competente. Tuttavia, esistono casi infantili in cui l'apprendimento linguistico non segue una traiettoria regolare e lineare, e, in presenza di un'alterazione dello sviluppo linguistico con parallelo sviluppo cerebrale normotipico, si assiste ad una "compromissione linguistica specifica" (SLI) (Bishop, 2003).

In particolare, nell'ottobre 2001, un articolo pubblicato su Nature (Lai et al., 2001), riportava come una piccola mutazione genetica avesse causato gravi disturbi del linguaggio in circa la metà dei membri di una famiglia britannica, la famiglia KE (Bishop, 2002) e, data l'ereditarietà con cui si esprimeva il disturbo, era verosimile opinare che alla base del disturbo vi fosse un'alterazione genetica, tuttavia, data l'eterogeneità sintomatologica, non era chiaro in che misura il gene individuato potesse essere direttamente coinvolto con il linguaggio. Studi successivi hanno rivelato, come accuratamente ipotizzato, che lo SLI sembrava derivare un'ereditarietà autosomica dominante monogenica (Hurst et al., 1990) con un fenotipo caratterizzato da una grave compromissione articolatoria (disprassia verbale), tale da rendere la produzione del discorso inintelligibile durante le conversazioni. Il fenotipo KE sembra essere il risultato di aploinsufficienza, con conseguenze particolarmente dannose per processi importanti per lo sviluppo del linguaggio (Bishop, 2002).

Studiata questa compromissione, Hurst e colleghi (1990) hanno originariamente sostenuto che i membri della famiglia fossero affetti da disprassia verbale dello sviluppo, mentre Gopnik e Crago (1991) hanno successivamente proposto che il disturbo comportasse prevalentemente un'alterazione della competenza grammaticale nella sua componente morfologica. Oltre a questo, i membri della famiglia KE affetti da SLI presentavano punteggi di QI verbali e comportamentali molto più bassi rispetto ai membri della famiglia non affetti, delucidando come non ci fosse unicamente un deterioramento linguistico ma anche extralinguistico di tipo cognitivo (Vargha-Khadem et al., 1995).

A questo proposito, recenti studi di imaging cerebrale condotti sui familiari affetti da questo disturbo hanno rivelato anomalie funzionali e strutturali sia nelle aree motorie corticali che sottocorticali del lobo frontale, in particolare a livello dei gangli della base (Vargha-Khadem et al., 1998) suggerendo che la chiave del

deterioramento risiedesse nell'interferenza durante la selezione e il sequenziamento di movimenti orofacciali fini (*ibidem*), stabilito il coinvolgimento della coordinazione di movimenti orofacciali rapidi nella produzione linguistica (Vargha-Khadem et al., 2005).

Tutti questi dati hanno sollevato l'ipotesi che, riscontrando i geni responsabili dello SLI - e dunque del deficit linguistico - si potesse risalire ai candidati biologici della capacità linguistica umana. Pertanto, l'aspettativa sulla derivazione biologica dello SLI avrebbe portato a considerare il coinvolgimento di un gene non rinvenibile in altre specie altrimenti umane, tuttavia, indagando l'alterazione genica alla base dello SLI, è stata straordinariamente scoperta una mutazione a carico del gene FOXP2, un gene che mostra un'elevata conservazione filogenetica. Infatti, Fisher e colleghi (1998), dopo aver mappato il locus responsabile del cromosoma 7q31, hanno riscontrato che tutti gli individui affetti da SLI presentavano una mutazione puntiforme eterozigote definita da una sostituzione da arginina a istidina nella regione codificante del gene (*ibidem*). Di conseguenza, sulla base di studi neuropsicologici e di neuroimmagine sulla famiglia KE, è stato suggerito che il disturbo del linguaggio legato al gene FOXP2 determini deficit nell'apprendimento, nella pianificazione e nella messa in atto sequenziale di movimenti rapidi (Watkins, Dronkers & Vargha-Khadem, 2002).

Questi riverberi fenotipici sembrano essere conseguenza di anomalie a livello dei circuiti frontostriatali: a tal proposito, in uno studio (Liégeois et al., 2003) eseguito su membri della famiglia KE affetti e non (controlli), è stata rilevata un'attivazione cerebrale fMRI atipica solo nei soggetti sperimentali durante l'esecuzione di compiti che comportavano la produzione di verbi e la ripetizione di parole. In particolare, questa ipoattivazione è stata riscontrata a livello dell'area di Broca e del putamen, strutture corticali e sottocorticali implicate nel linguaggio. Dunque, sembra che il gene FOXP2, implicato nel deterioramento linguistico, possa al principio giocare un ruolo importante nello sviluppo di un circuito frontostriatale deputato all'apprendimento, pianificazione ed esecuzione di atti motori linguistici (*ibidem*).

Esaminando più dettagliatamente la proteina FOXP2, emerge come questo gene sia un fattore di trascrizione (Lai et al., 2001). I fattori di trascrizione sono proteine che si legano al DNA genomico e possono attivare o reprimere geni specifici, cioè possono aumentare o diminuire la produzione di trascrizione genica, da qui ne deriva che il gene FOXP2 non sia direttamente responsabile nel linguaggio ma può influenzare l'attività di

altri geni che a loro volta influenzano lo sviluppo di circuiterie neurali coinvolte nel linguaggio. Inoltre, durante lo sviluppo cerebrale umano, un' ancestrale espressione del gene FOXP2 può essere rilevata a partire dal 44° giorno di gestazione, inizialmente a livello del romboencefalo con successiva complessificazione con il progredire dell' embriogenesi. L' espressione di questo gene è stata inoltre riscontrata in determinate regioni cerebrali, inclusi il cervelletto (cellule del Purkinje), il talamo, il caudato e il putamen (Vargha-Khadem et al., 1998). Sembra che alcune delle regioni sopra menzionate, come il nucleo caudato, il putamen e il cervelletto, fossero implicate nell' attivazione differenziale tra familiari KE affetti da SLI e familiari non affetti negli studi di neuroimmagine, sottolineando ancora una volta quanto il gene FOXP2 possa influenzare una variabilità di geni rilevanti per lo sviluppo del linguaggio. A questo proposito, in uno studio (Spiteri et al., 2007) eseguito in fase gestazionale, sono stati ricercati geni bersaglio del FOXP2 nelle cellule dei gangli della base e della corteccia frontale inferiore, portando all' identificazione di 175 bersagli FOXP2 nei gangli della base e a 144 bersagli nella corteccia frontale inferiore, con una sovrapposizione del 24% dei geni della corteccia frontale inferiore sui geni dei gangli della base. Inoltre, 141 geni e 110 altri geni bersaglio erano specifici rispettivamente dei gangli della base e della corteccia frontale inferiore, dimostrando come queste strutture sottocorticali e corticali siano particolarmente rilevanti per l' azione del fatidico gene regolatore coinvolto nello sviluppo del linguaggio.

Sebbene siano stati rintracciate delle testimonianze sulla plausibile origine genetica del linguaggio, è necessario trarre cautelarmente conclusioni su quanto ipotizzato, perché l' indagine non è esente da limiti e mancano ulteriori pezzi per completarne il puzzle. Ad esempio, un limite è che la maggior parte degli individui affetta da SLI non presenta la mutazione rinvenuta nella famiglia KE (Sli Consortium, 2002). Quindi, sembra che la scoperta di un' alterazione del gene FOXP2 nella famiglia KE non presupponga direttamente e causalmente la presenza di SLI, ma, in un campo in cui le associazioni sono deboli e probabilistiche, può comunque essere considerato un risultato sorprendente. Inoltre, ulteriori disturbi associati al gene FOXP2 nell' uomo includono disabilità articolatorie e non riguardano aspetti tipicamente linguistici come sintattici, semantici o computazionali (Haesler et al., 2004). In secondo luogo, la proteina FoxP2 è conservata in molti vertebrati, figurandosi come modello animale comparabile: nell' uomo, nelle scimmie, nei topi, nei ratti, negli uccelli, nei coccodrilli e nel pesce zebra questo gene è costantemente espresso nella circuiteria che coinvolge la corteccia, i gangli della base, il talamo e il cervelletto; quando il gene FOXP2 è stato collegato a famiglie

con un particolare deficit linguistico, sembrava che la genomica potesse spiegare la struttura linguistica, tuttavia, la scoperta della conservazione di un gene responsabile di una capacità circoscrivibile all'essere umano indebolisce il rapporto supposto tra il FoxP2 e il linguaggio (Hauser & Bever, 2008).

3.2.1. Analisi comparative per il gene FoxP2

L'evidenza di una conservazione filogenetica dal coccodrillo all'uomo di sequenze proteiche e dei modelli di espressione del gene FoxP2 ha portato ad ipotizzare che questo sia coinvolto nello sviluppo di circuiterie cerebrali fondamentali e non circoscritte al linguaggio, come ad esempio i percorsi corticali e sottocorticali che percorrono il cervelletto e i gangli della base, deputati alla pianificazione di movimenti sequenziali e nell'apprendimento procedurale (Scharff & Haesler, 2005).

Una delle traiettorie comparative percorribili riguarda la comprensione dell'azione del gene FoxP2 a livello degli uccelli canori, che rappresentano un fruttuoso modello animale per l'apprendimento vocale (Fisher & Scharff, 2009). A questo proposito, per indagare le possibili relazioni causali tra l'espressione di *FOXP2* e l'apprendimento vocale, sono stati sperimentalmente decrementati i livelli di *FOXP2* utilizzando l'RNA attraverso un lentivirus in sede dell'area X in giovani fringuelli zebra durante la fase di apprendimento del canto sensomotorio (Haesler et al., 2007). Dai risultati emerge come i soggetti sperimentali con livelli ridotti del gene mostravano deficit nell'imitazione del canto del tutor - attraverso omissioni durante la produzione - e, in aggiunta, con un'imitazione del canto altrui molto meno accurata rispetto ai controlli. I risultati, dunque, svelano che il knockdown del gene FoxP2 durante lo sviluppo di fringuelli zebra ha condotto a manifestazioni fenotipiche inintelligibili e incomplete simili a quelle rinvenibili nell'essere umano in presenza di disprassia orale (*ibidem*). In quest'area del cervello dell'uccello canoro, il gene FoxP2 si esprime nei neuroni spinosi che innervano direttamente il talamo, a loro volta innervati dai neuroni glutammatergici dell'HVC (Farries, Ding, & Perkel, 2005). Queste cellule sono modulate presinapticamente dall'input dopaminergico mesencefalico e, poiché la dopamina agisce sui sistemi comportamentali legati alla ricompensa, è plausibile che l'integrazione tra segnali glutammatergici e dopaminergici a livello delle cellule che esprimono FoxP2 possa essere essenziale per generare l'output motorio del canto in modo che sia congenialmente corrispondente al brano appreso.

Alcuni autori (Schulz et al., 2010) hanno suggerito che la modulazione dell'espressione del gene FoxP2 potrebbe determinare una sovra o sotto regolazione dei geni coinvolti nella plasticità neurale che, a loro volta, influenzerebbero l'apprendimento motorio attraverso modifiche strutturali e funzionali dei neuroni spinosi. L'ipotesi menzionata deriva da evidenze che mostrano come i neuroni spinosi nell'Area X presentano una quantità significativamente decrementata di dendriti a seguito del knockout del gene FoxP2 rispetto ai controlli. Inoltre, oltre a questo potere organizzativo, il gene FoxP2 sembra svolgere funzioni post-organizzative nelle vocalizzazioni apprese poiché risulta essere significativamente sottoregolato nell'area X quando i fringuelli adulti producono il canto al di fuori del corteggiamento (Teramitsu & White, 2006). Per indagare se tale gene FOXP2 avesse un ruolo specifico durante la neurogenesi nella destinazione neurale, è stato introdotto un lentivirus nella zona ventricolare dei fringuelli zebra immaturi (*ibidem*), dove i neuroni spinosi striatali nascono prima di migrare verso l'Area X e nello striato circostante. Lo studio suggerisce come nonostante l'implementazione del knock down di FOXP2, si sono ugualmente sviluppati i neuroni spinosi che sono gradualmente migrati e integrati nell'Area X, sebbene presentassero meno spine dendritiche rispetto ai controlli. Questi risultati mostrano che una riduzione dei livelli di FOXP2 nei neuroni "neonati" non impedisce loro di differenziarsi, ma influenza la densità della colonna vertebrale sinaptica e, quindi, la plasticità sinaptica (*ibidem*). Sempre all'interno dello striato, AreaX parte della circuiteria specializzata per l'apprendimento vocale (Feenders et al., 2008). sembra infatti che l'espressione del gene FoxP2 aumenti in questo nucleo durante le settimane di apprendimento vocale e diminuisca due ore dopo la produzione canora, tuttavia, è necessario sottolineare come solo una piccola percentuale dell'area X fosse soggetta a questo cambiamento (Teramitsu & White, 2006).

Come precedentemente accennato, il gene FoxP2 è un fattore di trascrizione ed esercita la sua azione mediante il controllo di altri geni e la comprensione e l'analisi dei bersagli cellulari di questo gene nel tessuto neurale ha rivelato che un sottoinsieme di questi gioca un ruolo importante nell'apprendimento. Ad esempio, l'mRNA nell'area X (regione specifica per il canto) è fortemente sottoregolato quando il maschio adulto canta in solitudine (canto non diretto) ma non quando il maschio canta per una femmina (canto diretto) per conseguire l'accoppiamento (*ibidem*). Teramitsu e White (2006) propongono, a questo proposito, che la sottoregolazione del gene FoxP2 non sia meramente una conseguenza dell'atto motorio, poiché gli uccelli cantavano sia in contesti diretti che indiretti; quindi, il gene non sembra importante solo per lo *sviluppo* ma anche per la *funzione*

del controllo vocale. Inoltre, sembra che sempre a livello dell'Area X, l'alterazione dell'espressione del FoxP2 durante l'apprendimento canoro nei fringuelli zebra determini una simulazione più imprecisa e meno accurata del canto appreso (Haesler et al., 2007). L'introduzione di un lentivirus nell'Area X, che ha decrementato i livelli del gene FoxP2 ha provocato un'imitazione incompleta del canto del tutor; inoltre, questa imitazione imprecisa era già stata osservata durante l'ontogenesi e persisteva fino all'età adulta. Questi risultati forniscono la prova che il gene FoxP2 possa veicolare, mediante la sua azione, il normale apprendimento motorio del canto.

Data l'alta conservazione, anche il modello murino ha rappresentato un fertile terreno in cui sondare la funzione del gene FoxP2. A questo proposito, sembra che topi omozigoti per alleli non funzionanti mostrino gravissimi ritardi nello sviluppo e muoiono entro quattro settimane dalla nascita. Invece, i topi eterozigoti per alleli non funzionanti sono generalmente sani e mostrano un'ampia variabilità fenotipica (Enard et al., 2009). Tuttavia, sebbene questi topi procedano con uno sviluppo regolare, a livello comportamentale esperiscono vocalizzazioni ultrasoniche qualitativamente diverse, una riduzione del comportamento esplorativo e della concentrazione dopaminergica centrale: quando gli effetti fenotipici osservati dei topi che trasportavano un allele umanizzato sono stati confrontati con topi eterozigoti con allele non funzionante, sono stati osservati effetti opposti in termini di comportamento esplorativo, livelli di dopamina, espressione genica striatale e plasticità sinaptica (*ibidem*). Il fatto che il gene FoxP2 influenzi i livelli di dopamina, l'architettura dendritica, l'espressione genica e la plasticità sinaptica indicherebbe che ha un impatto sui circuiti ganglio-basali e questi, a loro volta, potrebbero essere stati significativi per l'evoluzione della parola e del linguaggio negli esseri umani. Una delle possibilità è che la modifica e la sostituzione nell'assetto genico del FoxP2 durante l'evoluzione possa aver contribuito a migliorare il controllo motorio necessario per l'apparato articolatorio (*ibidem*).

Un altro dato interessante sul modello murino concerne il coinvolgimento del gene FoxP2 nell'apprendimento delle abilità motorie: in uno studio (Groszer et al., 2008). sono state valutate le capacità motorie su una ruota scorrevole di topi transgenici con una mutazione puntiforme identica a quella della famiglia KE. Dai risultati si evince come il ceppo omozigote R552H mostrasse gravissime riduzioni di sviluppo cerebellare e dell'aumento ponderale postnatale, restando tuttavia capace di produrre complesse vocalizzazioni ultrasoniche

innate. I topi eterozigoti, invece, sembrano procedere regolarmente nello sviluppo cerebrale ma mostrano deficit significativi nell'apprendimento di abilità motorie specie-specifiche accompagnati da anomalie nella plasticità sinaptica striatale e cerebellare. In merito a quanto osservato, è stato ipotizzato che mutazioni eziologiche del gene *FoxP2* possano influenzare quelle circuiterie corticostriatali e corticocerebellari coinvolte nell'apprendimento e produzione di movimenti rapidi, gli stessi che potrebbero essere implicati nella produzione linguistica. Oltre a questo, i dati osservati sono coerenti la proposta secondo cui il linguaggio recluta i medesimi circuiti neurali ancestrali coinvolti nell'apprendimento motorio (Lieberman, 2002).

Per approfondire ulteriormente il ruolo e il significato evolutivo del gene *FoxP2* nell'integrazione sensomotoria e nell'apprendimento motorio rapido, è possibile attingere agli studi sui pipistrelli e sui sistemi di ecolocalizzazione: questi intrigantissimi mammiferi mostrano una divergenza nella sequenza del *FoxP2* molto più grande rispetto a tutti i vertebrati e una maggiore rapidità nell'evoluzione del gene rispetto a tutti gli altri mammiferi (Li et al., 2007). Più precisamente, sembra che la variazione degli amminoacidi sugli esoni 7 e 17 possa essere correlata ai tipi di ecolocalizzazione, suggerendo che quest'ultima nei pipistrelli possa aver coinvolto il reclutamento del *FoxP2* e, più in generale, che il gene potrebbe essere implicato nella mobilitazione di cascate genetiche responsabili della coordinazione sensomotoria complessa.

In conclusione, i dati a disposizione sull'azione del gene *FoxP2* evidenziano nel dettaglio che una riduzione dei livelli di *FoxP2* compromette lo sviluppo del linguaggio, colpendo in particolar modo il sequenziamento e il coordinamento di movimenti orofacciali necessari per l'articolazione del discorso (Fisher & Scharff, 2009). Inoltre, evidenze di neuroimmagine strutturali (Vargha-Khadem et al., 1998) e funzionali (Liégeois et al., 2003) suggeriscono che i deficit linguistici sono conseguenza di alterazioni corticostriatali (cioè dei circuiti dei gangli cortico-basali (CBG) e/o corticocerebellari). Tuttavia, l'evoluzione del gene *FoxP2* resta ancora enigmatica: se da un lato, le sequenze di DNA per la maggior parte delle specie studiate differiscono di meno del 10% e il gene rappresenta una firma genetica altamente conservata e condivisa tra i vertebrati, dall'altro, vi è una chiara evidenza che il gene *FOXP2* umano sia stato soggetto ad uno scatto evolutivo durante l'evoluzione degli ominidi (Enard et al., 2002).

Nonostante non sia considerato completato il puzzle sull'origine genetica del linguaggio, il gene FOXP2 caratterizza nel presente l'unico gene per il quale è stato saldamente convalidato un collegamento con gli elementi del discorso e, più in generale, con il linguaggio stesso.

3.3. Uso di strumenti

L'uso di strumenti fornisce un quadro significativo per ripercorrere il percorso che ha condotto all'evoluzione del linguaggio. In particolar modo, la gerarchizzazione e il sequenziamento degli atti motori praticati per svolgere un'azione strumentale può facilmente specchiarsi in quei processi di sofisticata concatenazione sintattica tipici del linguaggio umano. Inoltre, specularmente al linguaggio, l'uso di strumenti consente di accedere ad un'ampia gamma di combinazioni per operare e fornire operativamente un significato all'azione. Ambrose (2010) ha paragonato la composizione grammaticale linguistica alla fabbricazione di strumenti composti come le punte aguzze forgiate dai Neanderthal che rimontano, mediante documentazione archeologica, a circa 300.000 anni fa.

Il termine "uso di uno strumento" è stato definito in modo variabile. Ad esempio, Jane Goodall (1971) lo ha definito "l'uso di un oggetto esterno come estensione funzionale della bocca o del becco, della mano o dell'artiglio, nel raggiungimento di un obiettivo immediato" e la definizione classica di strumento è stata successivamente ristretta agli oggetti esterni afferrabili manualmente che interagiscono con gli ambienti esterni (Beck, 1980). Di conseguenza, intendiamo per strumento quell'oggetto che permettere di estendere ed esternare l'atto della mano o più generalmente degli organi effettori motori e, affinché questa operazione possa essere praticata, è necessaria la capacità di controllare i movimenti attraverso una rappresentazione spaziale multimodale del corpo (schema corporeo), costantemente aggiornata per adeguarsi ai cambiamenti posturali. I dati neurofisiologici presenti in letteratura che hanno esaminato il concetto di schema corporeo nel macaco hanno condotto ad ipotizzare l'esistenza di una rimappatura dello stesso: sebbene i macachi non siano abili manipolatori di strumenti, sembra che l'utilizzo quotidiano appreso di un rastrello per recuperare alimenti fuori portata determini l'aumento dei campi recettivi visuo-tattili dei neuroni parietali bimodali (Iriki, Tanaka & Iwamura, 1996). Questa espansione rivela una straordinaria plasticità dello schema corporeo, non cristallizzato nella sua forma ma sensibile all'esperienza, caratteristica adattativamente significativa per amplificare le capacità strumentali e inglobare un oggetto all'interno del proprio sistema effettoriale, rappresentando lo spazio che prima era extrapersonale come peripersonale (Maravita & Iriki, 2004).

A questo proposito, Iriki e Taoka (2012) hanno avanzato un'ipotesi continuativa e suggeriscono che i meccanismi cerebrali coinvolti nell'uso degli strumenti, in particolar modo quei sistemi di codifica spaziali situati nella corteccia parietale, abbiano subito un'espansione al servizio nuove funzioni mentali che si sono distaccate dai vincoli corporei e pragmatici, successivamente subordinate a capacità di ordine superiore come la capacità astrattiva. In questo senso, un dato contesto selettivo potrebbe aver spinto una deviazione delle originarie capacità cognitive spaziali, in particolar modo, secondo gli autori, sia l'area parietale inferiore espansa che la regione opercolare circostante hanno assunto caratteristiche funzionali distintive e la continuità alla base di questa espansione sarebbe rinvenibile in una sezione comprendente l'area di Broca (opercolo anteriore), l'area di Wernicke (opercolo posteriore) e l'opercolo medio (giro sopramarginale e angolare), e che sembrano essere un'estensione del lobulo parietale inferiore del cervello della scimmia (*ibidem*).

A differenza dei macachi, scarsi utilizzatori di strumenti, i nostri cugini scimpanzé sono ben noti per il loro abile utilizzo e persino fabbricazione di strumenti. Questi particolari Primati rappresentano un fecondo campo per tessere le reti sottili che avrebbero gradualmente collegato il linguaggio all'utilizzo di strumenti durante il corso dell'evoluzione.

Osservando gli scimpanzé nella loro nicchia ecologica, Calvin (1983) ha notato e suggerito che la tempistica del movimento necessaria agli ominidi per effettuare un lancio mirato sassi e pietre potrebbe aver costituito un preadattamento per il controllo motorio del linguaggio, considerando le ingenti richieste di precisione e precablaggio che le due azioni comportano. Infatti, il lancio del sasso a prede stazionarie richiede un'algorithmica precisione nei tempi di rilascio, con una finestra di lancio che sembra restringersi di otto volte quando la distanza è raddoppiata, suggerendo che una maggiore abilità di lancio avrebbe potuto determinare una forte pressione selettiva e che questo stesso circuito di temporizzazione potenziato potrebbe aver offerto successivamente un utilizzo secondario per la ricezione e la produzione del linguaggio. A questo proposito, uno studio di Hopkins e colleghi (2012) ha fornito un ancoraggio neurofisiologico per acuire maggiormente lo stretto rapporto esistente tra l'uso di strumenti e il linguaggio. In particolar modo, studiando le differenze tra materia bianca e grigia a livello dell'omologo di Broca e nell'area di rappresentazione della mano del giro precentrale, gli autori hanno rilevato che la proporzione di materia bianca in entrambe le sezioni cerebrali era significativamente più alta negli scimpanzé abili ed esperti nel lancio e maggiori nell'emisfero controlaterale rispetto alla mano preferita. In aggiunta, sembra che gli stessi soggetti fossero maggiormente capaci nella

comunicazione rispetto ai controlli, svelando una connessione tra uso di strumenti e linguaggio sia a livello neurale che comportamentale. Queste conclusioni lasciano presagire che il raffinamento del lancio possa aver costituito una base per l'evoluzione della cadenza temporale del linguaggio, attraverso la condivisione di un substrato comune e una maggiore predisposizione alla comunicazione e trasmissione culturale.

In conclusione, per gli scimpanzé in cattività, le componenti cognitive dell'uso degli strumenti e dei gesti manuali sembrano toccare sistemi neurali simili, in particolare quelli omologhi alle capacità linguistiche e di utilizzo degli strumenti negli esseri umani. Si potrebbe dunque supporre che l'uso dello strumento sia servito da preadattamento per la specializzazione dell'emisfero sinistro in operazioni pratiche e strumentali e che la lateralizzazione del linguaggio si sia successivamente evoluta da questa specializzazione e che la stessa abbia preceduto l'evoluzione della specializzazione associata alle funzioni comunicative (*ibidem*). Sebbene la capacità di manipolare gli strumenti sia stata descritta negli scimpanzé, è tuttavia necessario sottolineare, sulla base degli esperimenti condotti da Povinelli (2003) che le somiglianze tra esseri umani e scimpanzé nell'uso di strumenti possono essere attribuite fondamentalmente al fatto che entrambe le specie attingono a capacità sensorie comuni e gli scimpanzé differiscono profondamente dagli umani nella loro comprensione delle variabili causali che governano gli oggetti e le loro relazioni nel mondo fisico. Inoltre, le prestazioni degli scimpanzé corrispondono a quelle di un infante di due anni che non ha ancora sviluppato i circuiti neurali per la complessa combinazione grammaticale e strumentale (Greenfield, 1991).

A questo livello evolutivo, infatti, uomo e scimpanzé condividono un substrato neurale comune (area di Broca) deputato all'organizzazione gerarchica di semplici combinazioni oggettuali che nell'uomo andrà successivamente differenziandosi determinando una diversificata specializzazione per linguaggio e azione manuale. Greenfield (*ibidem*) ipotizza che l'esistenza di un omologo evolutivo per la produzione del linguaggio e l'azione manuale possa aver fornito una base per l'evoluzione del linguaggio prima della divergenza tra Ominidi e Grandi Scimmie e tale ipotesi è coerente con studi di neuroimmagine funzionale sull'uso di strumenti in cui sono state rivelate attivazioni a livello della corteccia frontale inferiore sinistra (Area di Broca) e il lobo temporale posteriore (Area di Wernicke), i medesimi nuclei attivazionali rilevati durante i compiti linguistici (Johnson-Frey, 2004). Anche studi lesionali arricchiscono l'ipotesi continuativa: sembra che la maggior parte dei pazienti destrimani con danno all'emisfero sinistro nel lobo frontale inferiore e nelle regioni adiacenti mostri sia afasia (deficit del linguaggio) che aprassia (disturbo del movimento complesso) (Weiss et

al., 2016). Inoltre, studi lesionali su un campione di pazienti con ictus ha rivelato che lesioni a livello dell'IFG sinistro, in particolar modo antero-ventrale, portano a deficit aprassici e afasici combinati (*ibidem*).

In una rassegna evoluzionistica (Roby-Brami et al., 2012) sulle sindromi afasiche e aprassiche dell'uomo, è stato osservato come deficit nella pantomima delle azioni con strumenti sono associati a danni all'IFG sinistro, mentre i deficit del gesto intransitivo sembrano essere meno connessi ad alterazioni lateralizzate. Dunque, sebbene alcune testimonianze di doppia dissociazione tra afasia e aprassia suggeriscano che i sistemi siano funzionalmente distinti, sembrano esserci chiare regioni di sovrapposizione neurale che coinvolgono sia il linguaggio che la prassi. L'evoluzione del linguaggio a partire dall'uso di strumenti è stata ulteriormente sondata in un recentissimo studio (Thibault et al., 2021) che ha consistito nel paragonare le attivazioni in due compiti sintattici, di cui uno linguistico e l'altro manuale. Più nello specifico, i partecipanti umani, sottoposti a risonanza magnetica funzionale, avrebbero dovuto inizialmente eseguire un compito di lettura di proposizioni concettualmente identiche ma sintatticamente diverse e successivamente avrebbero utilizzato delle pinze per spostare un piolo da un lato all'altro di un tavolo. Nel primo caso sono risultati attivati i nuclei dei gangli della base, quali caudato, globo pallido e putamen, assieme ad una regione frontale inferiore clusterizzata a livello dell'area di Broca. Sorprendentemente, anche nel compito manuale sono state mostrate attivazioni ganglio-basali che mostrano una sovrapposizione tra i due compiti e svelano una condivisione neurale comune all'elaborazione sintattica nelle due modalità comunicative. L'attivazione frontale ha invece mostrato una differenziazione rinvenibile in una maggiore attivazione posteriore nel compito manuale rispetto a quello linguistico. I risultati ottenuti, oltre a confermare il ruolo governativo dello striato dorsale nel processare strutture gerarchiche complesse che supportano l'apprendimento procedurale, informano su un'elaborazione condivisa sia nel dominio motorio che grammaticale, lasciando presagire un'ipotetica radice strumentale alla base dell'origine del linguaggio.

In conclusione, sembra che l'antico uso di strumenti e la loro fabbricazione abbiano acuito la necessità di sofisticare le funzioni cognitive necessarie per analizzare temporalmente le sequenze comportamentali e poterle gerarchizzare con precisione e, contemporaneamente, attraverso salto evolutivo in cui la necessità è diventata opportunità, potrebbe aver permesso un fecondo terreno per sviluppare quelle competenze comunicative che sarebbero state successivamente riciclate per assolvere al linguaggio.

4. AREE CEREBRALI COINVOLTE NEL LINGUAGGIO

Dopo aver snodato i diversi filamenti evolutivi che possono aver condotto alla genesi del linguaggio, sarebbe doveroso esaminare la matrice cerebrale che costituisce la base anatomica e funzionale attraverso cui il linguaggio può fenomenicamente manifestarsi. In letteratura sono state avanzate ipotesi e scoperte che hanno permesso di arricchire il corpus di dati sulle aree plausibilmente implicate nel discorso e di queste, tra le più importanti, riveniamo l'area di Broca e di Wernicke, rivelate prevalentemente attraverso studi lesionali di pazienti afasici; queste due aree sono collegate tra loro mediante un fascio di fibre nervose, il fascicolo arcuato; tuttavia, recenti scoperte rivelano l'esistenza di ulteriori collegamenti fibrosi che rivestono un ruolo nel linguaggio parlato, così come sottoregioni prima inesplorate ugualmente deputate a specifiche proprietà funzionali. Ancora una volta, questa nostra *specificità* capacità è l'esito funzionale di dinamici dialoghi interemisferici e intercerebrali.

4.1. Area di Broca

L'anatomista, antropologo e chirurgo Paul Broca è considerato il padre della localizzazione funzionale del linguaggio e ha notevolmente contribuito ad associare i disturbi della produzione linguistica a lesioni a livello del lobo frontale sinistro enfatizzando il ruolo della terza circonvoluzione frontale (Keller et al., 2009). In particolare, nel 1861, l'anatomista presentò alla società Antropologica di Parigi i dati comportamentali e neurofisiologici di un paziente di 51 anni che mostrava gravi disturbi del parlato, sebbene le restanti facoltà mentali risultassero intatte. Tale paziente, onomatopoeicamente soprannominato "Tan tan" - data la sua incapacità di pronunciare qualunque termine oltre questa sillaba - aveva sviluppato una paralisi unilaterale dell'estremità inferiore destra e dei muscoli facciali sinistri, indicativa di una lesione progressiva dell'emisfero cerebrale sinistro (Broca, 1861) e, come suggerisce lo stesso Broca, "Non poteva più produrre che una sola sillaba, che di solito ripeteva due volte di seguito; indipendentemente dalla domanda che gli veniva posta, lui rispondeva sempre: abbronzatura, abbronzatura, abbinata a gesti espressivi vari. Per questo, in tutto l'ospedale, è conosciuto solo con il nome *Tan*" (*ibidem*).

Assieme ad un secondo caso con le medesime difficoltà linguistiche, chiamato Lelong, Broca era giunto alla conclusione che questi pazienti fossero in grado di comprendere il discorso altrui, componente linguistica indenne dal deficit, e ne seguì la denominazione di "afemia" per quel dato disturbo.

Il termine afasia con il quale attualmente si identifica il disturbo di Tan-tan fu successivamente coniato da Trousseau e si è evoluto includendo i molti sintomi diversi dell'afasia di Broca conosciuti oggi (Dronkers et al., 2007). Durante gli innumerevoli studi, Broca ha esaminato le lesioni a livello della terza circonvoluzione frontale sinistra in diversi pazienti con disturbi del linguaggio, gettando conferma che “l'integrità della terza circonvoluzione frontale (e forse della seconda) sembra indispensabile per l'esercizio della facoltà del linguaggio articolato” (Keller et al., 2009) e questa stessa regione sarebbe in seguito divenuta nota come area di Broca.

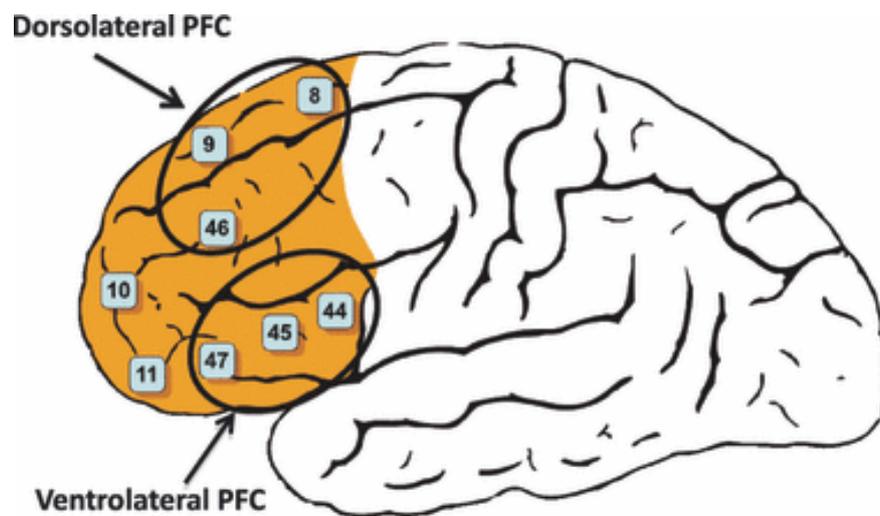


Figura 14

Prospettiva laterale dell'emisfero cerebrale sinistro con focalizzazione sulla corteccia prefrontale dorsolaterale, costituita dalle aree BA 46, 9 e 8 e la ventrolaterale, costituita dalle aree BA 47, 44 e 45.

(ibidem)

In fig.14 è visibile in prospettiva laterale una versione schematica dell'emisfero cerebrale sinistro, in cui è evidenziata la porzione prefrontale (PFC). A questo livello, in particolar modo nella regione ventrolaterale, si distribuiscono le regioni anatomiche che partecipano a definire l'area di Broca, l'area 44 e 45 di Broadmann (Novick, Trueswell & Thompson-Schill, 2010).

Un dato notevolmente interessante su quest'area è che il padre fondatore, Broca, non ha mai sezionato i cervelli dei suoi pazienti e ha potuto concentrarsi unicamente sulle lesioni osservabili superficialmente; tuttavia, eseguendo un esame transitorio sul cervello di Leborgne (Tan-tan), egli confermò che la lesione includeva anche circonvoluzioni insulari e del corpo striato ma non fu capace di determinare l'esatta entità del deficit mediale senza sezionarne il cervello. Qualche anno più tardi, Pierre Marie (1906) notò che quel disturbo non

era necessariamente correlato a lesioni nell'area di Broca quanto piuttosto a lesioni che coinvolgevano più strutture medial, tra cui l'insula e i gangli della base.

Infatti, sembrava che lesioni più circoscritte alle regioni posteriori della terza circonvoluzione frontale causassero disturbi del linguaggio transitori, ma non ne producevano un arresto cronico e prolungato, svelando la presenza di una rete più diffusa di regioni cerebrali necessaria per determinare un deficit di produzione linguistica come quello di Broca. Infatti, recenti indagini di neuroimaging sui campioni di cervello di Leborgne conservati hanno rivelato un diffuso danno frontale, temporale, insulare e sottocorticale all'emisfero sinistro (Dronkers et al., 2007). A questo proposito, il riesame del cervello successivo dei due casi storici ha permesso di approdare a nuovi interessanti riscontri: le indagini MRI ad alta risoluzione hanno mostrato che le lesioni si estendevano molto più in profondità della regione di Broca e che le stesse potrebbero plausibilmente aver contribuito alla sintomatologia tipica della sindrome. Pertanto, è stato possibile ipotizzare che “l'afemia di Broca” sia stata influenzata da lesioni a livello del fascicolo longitudinale superiore, tale per cui un danno alla terza circonvoluzione avrebbe provocato lievi deficit linguistici e l'effetto additivo dell'espansione lesionale si sarebbe espressa nell'interruzione cronica del linguaggio prodotto (*ibidem*). Anche studi di pazienti con lesioni limitate all'area di Broca confermano tale supposizione, sembra infatti che se nelle prime settimane mostrano mutismo o distorsioni linguistiche, gli stessi deficit tendono a risolversi rapidamente nel tempo, nonostante l'area considerata governi alcune funzioni articolatorie come il controllo muscolare laringeo e bucco-facciale (Penfield, & Roberts, 2014).

In aggiunta, Damasio (1992) ha suggerito che in una *vera* afasia di Broca è presente un danno esteso che coinvolge non solo la medesima (campi citoarchitettonici BA 44 e 45) ma anche i campi frontali circostanti (il campo esterno dell'area BA 6 e delle aree BA 8, 9, 10 e 46), la sostanza bianca sottostante e i gangli della base. Dal punto di vista clinico, i pazienti affetti mostrano una drastica perdita di fluidità del linguaggio, accompagnata da un discorso faticoso e lento caratterizzato da innumerevoli e prolungate pause. Inoltre, il discorso è articolato in modo piatto, statico, scevro di quella modulazione melodica che contraddistingue il linguaggio normale. Tuttavia, sembra che la comunicazione verbale possa avvenire con successo, attraverso l'intatta selezione di parole intelligibili e corrette, pur mantenendo un difettoso uso grammaticale. Un altro indizio sintomatologico è la difficoltà di ripetere correttamente le intere proposizioni, pur comprendendone a pieno il significato. Il segno distintivo della vera afasia di Broca è l'agrammatismo, difetto caratterizzato

dall'incapacità di organizzare le parole in modo tale che le frasi seguano regole grammaticali e dall'uso improprio o non uso dei morfemi grammaticali (*ibidem*).

Dal punto di vista citoarchitettonico, sia l'area 44 che l'area 45 (costituenti dell'area di Broca) sono formate da un'isocorteccia a sei strati, con una chiara differenza nella composizione granulare del VI strato, il quale risulta essere disgranulato nell'area 44 ma non nell'area 45 e questa differenziazione citoarchitettonica graduale sembra propagarsi in direzione postero-anteriore IV (Fig. 15) (Sanides, 1966 In Keller, Crow, Foundas, Amunts & Roberts, 2009). Nonostante ciò, dal punto di vista morfologico-cellulare, entrambe le regioni mostrano similarità e possiedono le caratteristiche anatomiche per partecipare a funzioni simili, comprese quelle legate al linguaggio (Amunts & Zilles, 2006).

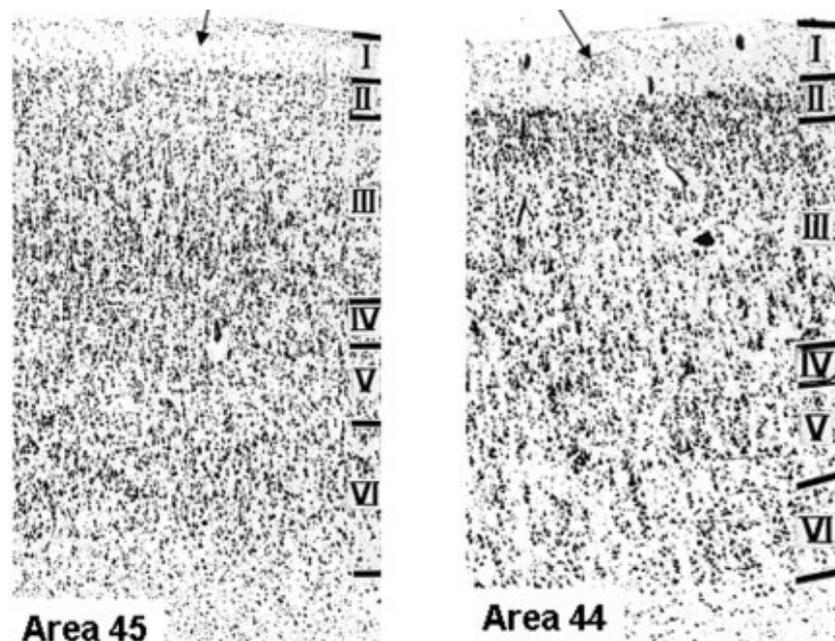


Figura 15

Rappresentazione citoarchitettonica delle aree BA 44 e 45.

(*ibidem*)

Dal punto di vista funzionale, Il neurochirurgo Wilder Penfield è stato il primo a dimostrare sperimentalmente il coinvolgimento della regione di Broca nella produzione del linguaggio stimolando elettricamente il lobo frontale in pazienti svegli sottoposti a chirurgia cerebrale, riferendo che la stimolazione ha evocato l'arresto del discorso in corso, sebbene con una certa variabilità individuale (Penfield & Roberts, 2014 In Fadiga, Craighero & D'Ausilio, 2009)

Anche Basilakos e colleghi (2018) hanno dimostrato che una porzione all'interno dell'area di Broca sembra manifestare una certa selettività per la produzione del parlato, in particolar modo per la messa in atto di movimenti orali motori e articolatori, in linea con l'ipotesi che questa regione prepari un codice motorio che viene successivamente trasmesso alla corteccia premotoria. Inoltre, il ruolo dell'area di Broca nella produzione è stato indagato attingendo a paradigmi che variano in complessità dalle singole parole al discorso completo e, sebbene questi coinvolgano un'eterogeneità di richieste cognitive, condividono un'operazione fondamentale consistente nel recuperare la rappresentazione fonologica di una parola, tradurla in un codice articolatorio e mandare un segnale che sia in grado di coordinare i movimenti fini articolari vocali (Indefrey & Levelt, 2004). Oltre a governare la produzione del discorso, l'area di Broca può essere ulteriormente coinvolta in processi di comprensione del linguaggio parlato: in un esperimento (Schäffler et al., 1993) una corrente di stimolazione elettrica di questa regione ha prodotto una marcata interferenza sia con le funzioni di output del linguaggio – ad esempio l'arresto, il rallentamento della lettura orale, parafrasia e anomia- sia di comprensione dello stesso, in particolare in risposta ad istruzioni verbali più complesse e a materiale semantico visivo. In merito alla comprensione, qualche anno più tardi è stato pubblicato uno studio (Caplan, Hildebrandt & Makris, 1996) che ha coinvolto pazienti affetti da ictus all'emisfero destro e sinistro, testati sulle capacità di utilizzare la struttura sintattica nella determinazione del significato delle frasi. Dai risultati emerge che rispetto ai controlli, i pazienti esaminati si sono dimostrati deficitari nell'elaborazione sintattica, in particolar modo i soggetti con danno emisferico sinistro. Gli autori hanno proposto l'importanza della corteccia perisilviana sinistra nell'elaborazione sintattica e la presenza di una segregazione funzionale tra le aree di Broca e di Wernicke che potrebbe essere espressa nella codifica sintattica. Infatti, è stato riscontrato che l'area di Broca è maggiormente impiegata nella comprensione linguistica di materiale sintatticamente complesso e/o ambiguo in particolar modo nei soggetti con basse capacità di working memory (Fiebach, Vos & Friederici, 2004). Più dettagliatamente, durante l'elaborazione di proposizioni scritte, è stato individuato mediante fMRI un network di attivazione ampiamente distribuito nella regione perisilviana di sinistra che sembra gestire l'elaborazione frasale nelle sue componenti più critiche e ambigue, in particolare in sede BA 44, con un incremento attivazionale per le frasi complesse (*ibidem*).

Se l'area di Broca presenta una proprietà funzionale importante nella comprensione e produzione di frasi sintatticamente complesse, il ruolo funzionale di questa regione potrebbe essere confermato da studi lesionali

che attestano una compromissione in specifici compiti sintattici ipoteticamente governati da quella stessa regione. Nonostante il singolo caso studio sia scarsamente rappresentativo, un lavoro (Davis et al., 2008) ha dimostrato che un paziente che aveva subito un ictus iperacuto nell'area di Broca, mostrava rilevanti deficit nella produzione di frasi grammaticali, nella pianificazione motoria dell'articolazione linguistica e nella comprensione di frasi semanticamente reversibili. Tuttavia, a seguito del ripristino e stabilizzazione del flusso ematico, il paziente ha mostrato un recupero immediato delle funzioni linguistiche precedentemente compromesse, fornendo prove a vantaggio del coinvolgimento dell'area di Broca nella produzione e nella comprensione linguistica.

4.1.1. L'evoluzione dell'Area di Broca

Lo sviluppo di un'area coinvolta in una capacità così specificatamente umana dovrebbe caratterizzare il risultato di un processo evolutivo che ha gradualmente e adattivamente condotto ad una sofisticata capacità articolatoria e coordinatoria. Studi neuroanatomici dell'area di Broca, in particolare a livello della pars opercularis (BA 44) spiegano che quest'ultima condivide alcune proprietà citoarchitettoniche con la corteccia premotoria (BA 6). Infatti, lo stato disgranulare completamente rinvenibile nell'area 6 e sottilmente presente nell'area 44 si sviluppa nettamente solo nell'area 45, che costituisce la pars triangularis del giro frontale inferiore (Fadiga, Craighero & D'Ausilio, 2009).

In Figura 14 è possibile osservare l'area di Broca umana e l'omologo nella scimmia, l'area F5. La microstimolazione e gli studi sui singoli neuroni hanno mostrato che in quest'area sono rappresentati i movimenti di mano e bocca (Rizzolatti et al., 1988) e considerandone le proprietà funzionali, sembra che in quest'area vi sia un "vocabolario" depositato di azioni motorie legate all'impiego della mano come afferrare, trattenere, strappare, manipolare (Fadiga, Craighero & D'Ausilio, 2009). Inoltre, l'omologo dell'area di Broca è coinvolto in fenomeni comunicativi nei primati non umani (Corballis, 2009); Infatti, i neuroni specchio, localizzati in questa regione, permettono la messa in atto di un'efficiente comunicazione prevalentemente orofacciale per i macachi, in quanto una lesione a questo livello non produce interferenze nella comunicazione vocale (Aitken, 1981). Inoltre, i dati cito-istologici testimoniano un salto evolutivo che spiegherebbe una maggiore specializzazione cellulare nell'uomo in quanto l'area di Broca è costituita da minicolonne corticali - colonne verticali costituite da circa 80-100 neuroni con forti interconnessioni - più larghe rispetto all'omologo

nelle Grandi Scimmie, a differenza della corteccia somatosensoriale o motoria primaria, in cui non si riscontrano rilevanti differenze (Schenker et al., 2008).

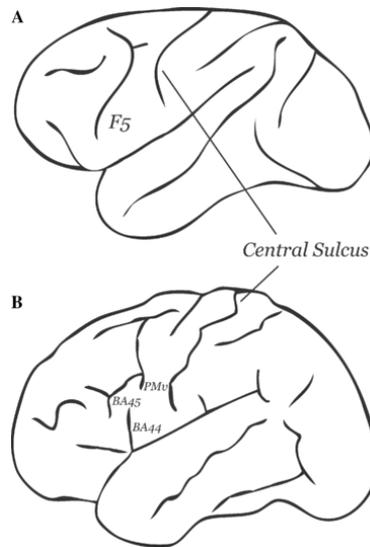


Figura 16

Rappresentazione grafica dell'area di Broca nell'uomo (B) e il corrispettivo omologo nella scimmia (A). La rappresentazione include aree cerebrali umane funzionalmente e anatomicamente simili all'area F5 della scimmia e includono la corteccia premotoria ventrale (PMv), l'area di Brodmann 44 e 45.

(Fadiga, Craighero & D'Ausilio, 2009).

In conclusione, si potrebbe ipotizzare che l'area di Broca si sia estesa e specializzata a partire da una regione antenata omologa (F5) responsabile dei movimenti gestuali e oro-facciali che consentono la comunicazione intraspecifica. La possibilità che un'area che assolve alla produzione linguistica derivi da una regione funzionalmente implicata nella gestualità rende plausibile che il linguaggio umano possa essere un derivato evolutivo della comunicazione gestuale, gradualmente incanalatasi verso un processo di complessificazione e astrazione. Questa ipotesi verrà approfondita nel seguente capitolo.

4.2. Area di Wernicke

Un'altra area cerebrale meritevole di attenzione nel campo del linguaggio è l'area di Wernicke: fu il neurologo tedesco Carl Wernicke (1874) ad esporre il caso di due pazienti con chiara difficoltà nella comprensione della lingua parlata, nonostante l'articolazione del discorso apparisse fluente (*ibidem*). In particolar modo, gli esiti di un'autopsia effettuata dal medesimo hanno svelato la fonte lesionale a livello del giro temporale superiore,

da cui ne seguì l'ipotesi che questa regione potesse essere cruciale per la comprensione del linguaggio. Infatti, il neurologo tedesco, nelle prime descrizioni del deficit esaminato, ha fornito un modello anatomico per spiegare la rappresentazione connettivale alla base della comprensione del discorso, misteriosamente raffigurata nell'emisfero destro e chiaramente visibile a sinistra in Fig.17. Riportando la descrizione formulata dall'autore, si evince che “[...] intorno alla fessura silviana (S) si estende la prima convoluzione primitiva. All'interno di questa convoluzione, 1 è l'estremità centrale del nervo acustico, un suo sito di ingresso nel midollo allungato ; b designa la rappresentazione dei movimenti che governano la produzione del suono, ed è collegata alla precedente attraverso le fibre di associazione a₁b che corrono nella corteccia insulare . Da b i percorsi efferenti dei nervi motori che producono il suono corrono verso l'oblongata e vi escono per la maggior parte [...]” (Geschwind, 1970). A destra, invece, è possibile osservare il modello rappresentazionale riaggiornato di Geschwind, in cui il giro temporale superiore è stato etichettato come giro angolare.

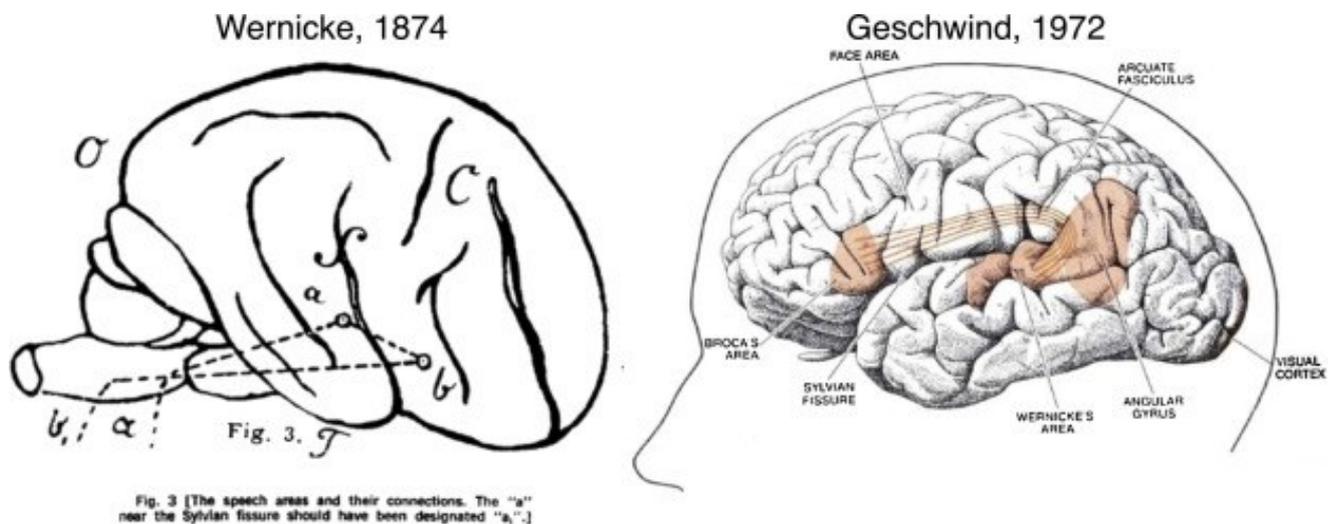


Figura 17

Modello anatomico alla base comprensione del discorso eseguito da Wernicke e successivamente da Geschwind.

(Trembla & Dick, 2016)

Clinicamente, l'afasia di Wernicke, ulteriormente definita afasia ricettiva, è caratterizzata da una compromissione nella comprensione del discorso parlato, contraddistinta da una produzione fluente talvolta scarseggiante di significato. La fluenza è rinvenibile nella messa in atto di una frequenza, ritmo e grammatica regolari, sebbene talvolta il paziente non sia in grado di comprendere anche il proprio linguaggio e non riconosca gli errori commessi durante il parlato (Acharya & Wroten, 2022). Infatti, a differenza dell'afasia di

Broca, i pazienti con afasia di Wernicke si esprimono con fluidità e prosodia nella norma, attenendosi a regole grammaticali con un'ordinaria strutturazione della proposizione; Inoltre, gli afasici di Wernicke non denotano emiparesi associata al deficit linguistico (*ibidem*) data la ragionevole assenza di compromissione nella regione cerebrale che governa i movimenti articolatori. I sintomi neurologici associati, derivanti dall'entità della lesione, includono deficit del campo visivo, problemi calcolatori (acalculia) e nella scrittura (agrafia); Difatti, un indizio sintomatologico dell'afasia di Wernicke è l'ortografia anormale. Un'altra caratteristica neurologica che contraddistingue l'afasia di Wernicke è l'anosognosia, una sindrome che si manifesta nell'incapacità di riconoscere il deficit esperito (Javed, Reddy, Das & Wroten, 2021).

A livello anatomico-funzionale, gran parte del pensiero moderno è stato influenzato dai lavori di Geschwind, nei quali l'autore ha accentuato l'importanza di giro temporale superiore posteriore (pSTG) nella determinazione dell'afasia di Wernicke (1971 In Binder, 2017). L'argomentazione di Geschwind ruota attorno alle documentazioni provenienti da studi sull'asimmetria sinistra-destra del planum temporale, una struttura posteriore al giro di Heschl a livello del giro temporale superiore dorsale: sembra che questa struttura sia più estesa nell'emisfero sinistro in circa due terzi dei destrimani (Steinmetz, Volkman, Jäncke & Freund, 1991). L'esito di una relazione anatomico-funzionale nell'asimmetria cerebrale lascia presagire che un maggiore controllo lateralizzato controlateralmente alla mano dominante possa fornire prove a favore del ruolo del pSTG nel linguaggio, fortemente lateralizzato a sinistra. Inoltre, l'evidenza che l'asimmetria correli con la dominanza manuale è un'ulteriore prova a vantaggio del coinvolgimento gestuale nell'evoluzione del linguaggio: il coinvolgimento del gesto prodotto parallelamente all'ascolto linguistico potrebbe aver fornito una spinta facilitatoria durante l'apprendimento attraverso un auto-feedback necessario per la comprensione del proprio discorso accompagnato dai gesti manuali.

Concludendo, le teorizzazioni di Geschwind hanno caratterizzato un lascito teorico a cui si è ispirata la letteratura successiva e in cui il giro temporale superiore veniva specificatamente indicato come area di Wernicke; Questa proposta è stata in seguito vagliata con particolare contestazione verso la specifica localizzazione anatomico-funzionale e riaggiornata con l'aggiunta di ulteriori aree coinvolte come il giro temporale medio, del giro angolare e del giro temporale superiore (Binder, 2017).

4.3. Un ponte tra Broca e Wernicke: il fascicolo arcuato

La flessibile e sofisticata comunicazione interemisferica e intercerebrale lascia supporre che, oltre alle classiche localizzazioni anatomiche delle singole regioni, si possano cogliere considerevoli informazioni anche dagli studi connettivi che riguardano le strutture fibrose che assolvono all'intermediazione tra strutture anatomicamente e funzionalmente differenti. La connessione funzionale tra le aree linguistiche anteriori e posteriori è stata tradizionalmente considerata veicolata dal fascicolo arcuato, la porzione principale di un tratto fibroso più esteso chiamato fascicolo longitudinale superiore.

Negli ultimi anni, il fascicolo arcuato è stato riesaminato attraverso studi che sfruttano l'imaging con tensore di diffusione (DTI) (Catani, Jones & Ffytche, 2005) che hanno svelato pattern di connettività anatomica tra le aree di Broca, Wernicke e del lobulo parietale inferiore. Questi tre compartimenti disegnano un'architettura triangolare attraversata da fasci fibrosi che si estendono da un'area all'altra (*Fig. 18*), in cui è possibile rilevare un percorso diretto (segmento in rosso) che corre medialmente e corrisponde alle descrizioni classiche del fascicolo arcuato; una via indiretta che si propaga lateralmente ed è composta da un segmento anteriore (in verde) che collega la corteccia parietale inferiore (area di Geschwind) e l'area di Broca e un segmento posteriore (giallo) che collega l'area di Geschwind e l'area di Wernicke.

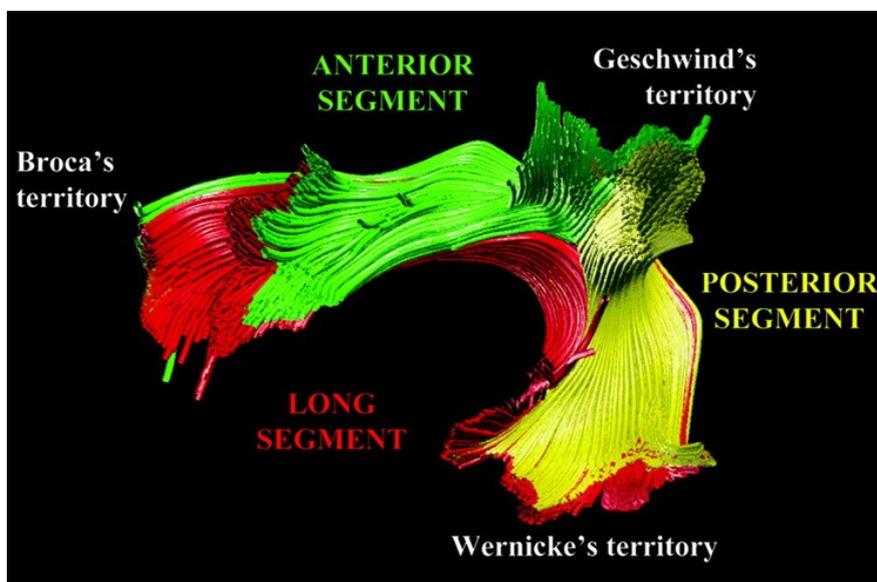


Figura 18

Rivisitazione della rappresentazione connettivale del fascicolo arcuato

(ibidem)

Nella tradizionale letteratura neurologica, il capolinea rostrale del fascicolo arcuato è stato attribuito all'area di Broca (*pars opercularis*), collegata ad una stazione posteriore non altrimenti specificata con precisione, ma comprendente il giro temporale medio inferiore e posteriore. Una delle modalità per verificare se il fascicolo arcuato sia coinvolto nel linguaggio è verificarne un'eventuale lateralizzazione e prevedere, di conseguenza, un'asimmetria anatomica sinistra-destra. Utilizzando la DTI (Schmahmann et al., 2007) è stato possibile osservare un'asimmetria a livello del fascicolo arcuato, con predominanza dell'emisfero sinistro, da cui ne deriva un'attribuzione funzionale nel campo del linguaggio. Inoltre, la direzionalità connettivale è controversa: nozionisticamente parlando, è di tradizionale pensiero che il fascicolo arcuato umano colleghi il giro temporale superiore posteriore con il giro frontale inferiore posteriore in senso unidirezionale, tuttavia, la direzionalità di tale trasferimento è stata sottoposta al vaglio empirico, infatti, studi elettrocorticali hanno dimostrato che le informazioni possono essere trasmesse sia dalle aree temporali a quelle frontali, ma anche nella direzione opposta (Matsumoto et al., 2004).

Storicamente, il legame tra fascicolo arcuato e linguaggio rimonta ad un'ipotesi di Wernicke, il quale ha suggerito che una lesione in quel tratto provocasse una sindrome definita afasia di conduzione, caratterizzata da un linguaggio spontaneo e fluente, con prosodia regolare e comprensione intatta, ma frequenti errori parafasici fonemici e una manifesta difficoltà nella ripetizione del parlato ascoltato. La designazione della sindrome e il suo legame con il fascicolo arcuato è stata decisiva nella cristallizzazione del modello linguistico "Broca-Wernicke-Geschwind", che enfatizza il giro frontale inferiore come centro del linguaggio motorio, la corteccia temporale posteriore come centro del linguaggio ricettivo e il fascicolo arcuato come collegamento tra aree linguistiche ricettive ed espressive (Dick & Tremblay, 2012). L'afasia di conduzione, conosciuta come deficit da ripetizione, non è stata tuttavia scevra di controversie, sembra infatti che studi su pazienti con diagnosi afasiche presentassero difficoltà nella lettura e anomia, lasciando opinare che questa afasia consistesse in una compromissione della pura ripetizione. A questo proposito, Brown (1975) ha sottolineato che l'afasia di conduzione non si manifesta nella patogenesi con danno alla sostanza bianca, come la sclerosi multipla, suggerendo così un coinvolgimento maggiormente corticale piuttosto che connettivale. È anche doveroso rimarcare che il primo caso di afasia di conduzione descritto da Wernicke riguardava un paziente con lesione insulare, di conseguenza, resta dubbiosa la crucialità funzionale del fascicolo arcuato nella ripetizione. Queste

prove rendono legittimabile dubitare se l'afasia di conduzione sia una diagnosi topografica – che implica il fascicolo arcuato – o sindromatica.

4.3.1. Il fascicolo arcuato in ottica comparata

Un recente studio comparativo (Rilling et al., 2008) ha valutato il fascicolo arcuato del macaco, dello scimpanzé e dell'uomo, descrivendo un ingente cambiamento qualitativo tra quello del macaco e dello scimpanzé; in particolare, le ramificazioni dorsali che attraversano il lobulo parietale inferiore sembrano essere pressoché assenti nel macaco, a differenza dello scimpanzé e dell'uomo, in cui si riscontrano somiglianze. Inoltre, l'iniezione di traccianti nel giro temporale superiore posteriore del macaco ha mostrato che il trasporto non termina nel giro frontale inferiore, come nell'uomo, ma nella corteccia premotoria più dorsalmente e nella prefrontale laterale, sezioni relativamente più distanti da quelle strutture considerate omologhe all'essere umano (Petrides & Pandya, 1984). Da questi dati è possibile ipotizzare che il fascicolo arcuato assolvesse ad altre funzioni di connessione e che in una specie impossibilitata ad esercitare il linguaggio si riscontri una differenza qualitativa rispetto all'uomo. Tuttavia, resta da sondare la somiglianza di connessioni riscontrata con lo scimpanzé, il quale, legato all'uomo dal ponte di un antenato comune, potrebbe aver rappresentato una firma evolutiva nella maturazione - già partecipe - di una struttura che sarebbe stata successivamente implementata per svolgere un ruolo comunicativo.

4.4. Oltre il fascicolo arcuato

Il modello classico, comunemente indicato come “Modello Broca–Wernicke–Lichtheim–Geschwind” fornisce un quadro anatomo-funzionale per l'elaborazione del linguaggio: secondo questa teoria, l'area di Wernicke è responsabile del processamento ricettivo ed è collegata mediante il fascicolo arcuato – addetto alla ripetizione del discorso - all'area di Broca, deputata al processamento espressivo del linguaggio. A queste componenti basilari è aggiunto il lobulo parietale inferiore, che fornisce informazioni associative cross-modali per fornire alle parole un significato (Weems & Reggia, 2006).

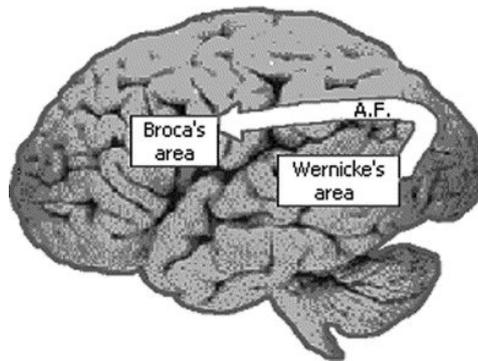


Figura 19

Rappresentazione grafica del fascicolo arcuato

(*ibidem*)

La teorizzazione sopra menzionata è stata successivamente vagliata in letteratura, in particolar modo per quanto riguarda l'area di Wernicke: più dettagliatamente, Tremblay e Dick (2016) apostrofano come obsoleta la classica nomenclatura che identifica in un unico percorso di collegamento uno dei fulcri linguistici. Difatti – continuano gli autori – “le moderne prospettive sulla connettività linguistica dovrebbero inglobare variegati percorsi associativi: fronto-temporali, parieto-temporali, occipito-temporali e fronto-frontali” (vedi Fig. 20).

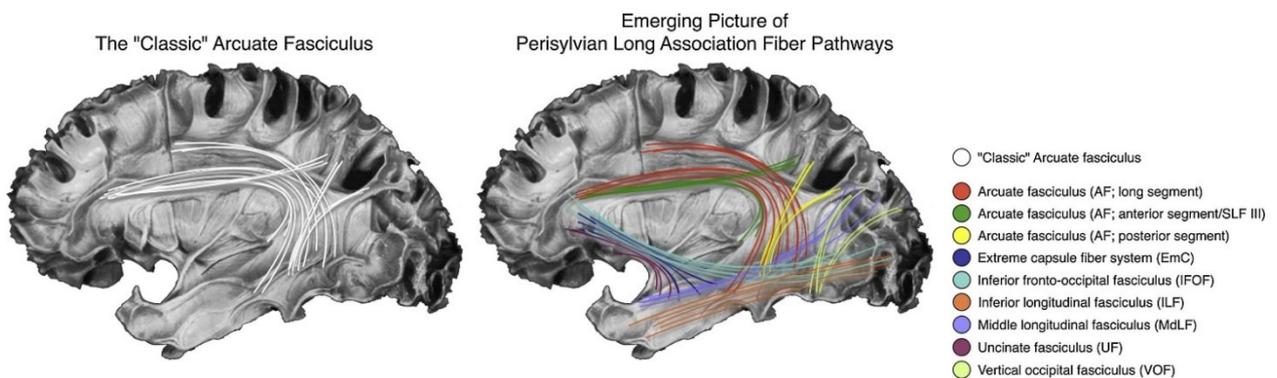


Figura 20

Nuovi percorsi di connettività linguistica proposti da Tremblay e Dick

(*ibidem*)

Specificatamente, le connessioni *fronto-temporali* includerebbero oltre al fascicolo arcuato il fascicolo uncinato (UF), il sistema di fibre della capsula estrema (EmC) e il fascicolo fronto-occipitale inferiore (IFOF). L'UF collega la corteccia frontale orbitale e laterale con il polo temporale, la corteccia temporale anteriore, il giro paraippocampale e l'amigdala (Papagno et al., 2011).

Il ruolo dell'UF nel linguaggio è stato dimostrato in uno studio di stimolazione elettrica su gliomi di basso grado (Duffau, Gatignol, Moritz-Gasser & Mandonnet, 2009) in cui sono stati riportati deficit linguistici transitori a seguito della rimozione del fascicolo uncinato, sebbene gli autori non ne attribuiscono essenzialità nel linguaggio, sostenendo che questa struttura possa fungere da percorso indiretto nel flusso semantico.

Invece, altri autori (Holland & Lambon Ralph, 2010) sostengono che l'UF possa essere associato all'elaborazione semantica, data la forte connettività di quest'ultimo con i nuclei semantici della corteccia temporale anteriore e del lobo temporale. Questa ipotesi può essere confermata dall'evidenza per cui la resezione dell'UF conduca ad una perdita della funzione semantica, ad esempio deficit di denominazione di volti famosi (Papagno et al., 2011).

La seconda connessione ipotizzata, l'EmC o "sistema di fibre a capsula estrema" caratterizza un fascio assonale che procede da medialmente a lateralmente tra il claustrum e l'insula. Alcune evidenze sull'uomo suggeriscono che EmC collega il lobo frontale ventrale e laterale con la maggior parte della corteccia temporale superiore e mediale, estendendosi antero-posteriormente, e potrebbe rappresentare un percorso alternativo tra il lobo frontale inferiore anteriore e il lobo temporale che supporterebbe l'elaborazione sintattica e semantica (Griffiths, Marslen-Wilson, Stamatakis & Tyler, 2013). Infine, l'IFOF rappresenta un fascio associativo ventrale "unicamente umano" che collega il lobo frontale con la corteccia occipitale e parietale (Martino, Brogna, Robles, Vergani & Duffau, 2010).

Martino e colleghi (2013) hanno suggerito che l'IFOF potrebbe essere considerato un percorso diretto, nonché ancoraggio del sistema semantico ventrale per il linguaggio. L'importanza dell'IFOF nell'elaborazione semantica è stata indicata in uno studio (Almairac, Herbet, Moritz-Gasser, de Champfleury & Duffau, 2015) che ha coinvolto pazienti con glioma diffuso sinistro di basso grado – condizione che attacca i processi associativi della sostanza bianca – valutati in un compito di scioltezza verbale prima e dopo l'intervento chirurgico. Dai dati è emerso come un ampio voxel associato alle prestazioni di fluidità semantica era segnalato in una zona di sostanza bianca sovrapponibile spazialmente all'IFOF, delegando a quest'ultimo un importante ruolo nel flusso ventrale del linguaggio.

Le connessioni *parieto-temporali* e *occipito-temporali* includerebbero, invece, il fascicolo longitudinale medio (MdLF) e il fascicolo longitudinale inferiore (ILF). Quest'ultimo, originato nelle aree visive secondarie collega il lobo occipitale con il lobo temporale. È stato suggerito che l'ILF sia coinvolto prevalentemente a supporto

di processi semantici. Un ultimo percorso recentemente riscoperto è il fascicolo occipitale verticale (VOF) che unisce il solco occipitotemporale – coinvolto nell’elaborazione delle forme di parole visive- con regioni parietali inferiori, rilevanti per operazioni paralinguistiche quali la matematica e l’alfabetizzazione (Tremblay & Dick, 2016).

4.5. Via ventrale e via dorsale del linguaggio

Nel campo delle neuroscienze del linguaggio, è ampiamente riconosciuta un’elaborazione del linguaggio veicolata da un sistema a doppio flusso cerebrale: il flusso dorsale, coinvolto nella mappatura articolatoria del suono (aspetti fonologici) e il flusso ventrale, deputato alla mappatura del significato del suono (aspetti semantici) (Hickok & Poeppel, 2007). In tal senso, nella tessitura connettivale del linguaggio, esisterebbe una prima via dorsale che collega il giro temporale superiore (STG) alla corteccia premotoria tramite il fascicolo arcuato (AF) e il fascicolo longitudinale superiore (SLF); una seconda via dorsale che lega il STG all’area BA 44 tramite l’AF o il SLF; una prima via ventrale che lega l’area BA 45 e la corteccia temporale tramite il sistema di capsule di fibre estreme (EFCS) e una seconda via ventrale che lega l’opercolo frontale (FOP) e l’STG/STS temporale anteriore attraverso il fascicolo uncinato (UF) (Friederici, 2011).

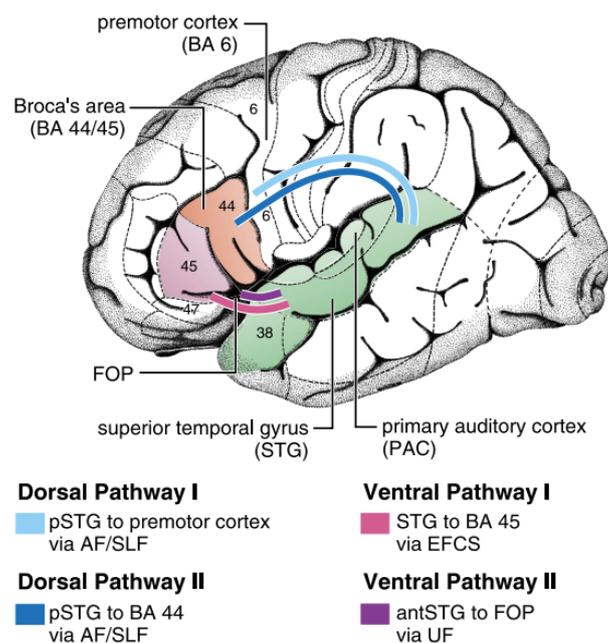


Figura 21

(*ibidem*)

A questo proposito, Hickok e Poeppel (2000) hanno proposto un modello neuroanatomico funzionale della percezione del linguaggio. Gli autori assumono che il substrato principale per la rappresentazione del discorso basato sul suono siano i campi corticali uditivi bilaterali a livello della metà posteriore del lobo temporale superiore. Il modello presentato postula che le prime tappe della percezione del linguaggio coinvolgono bilateralmente questi campi uditivi e che questo sistema divergerebbe in un flusso di elaborazione, un flusso ventrale e uno dorsale.

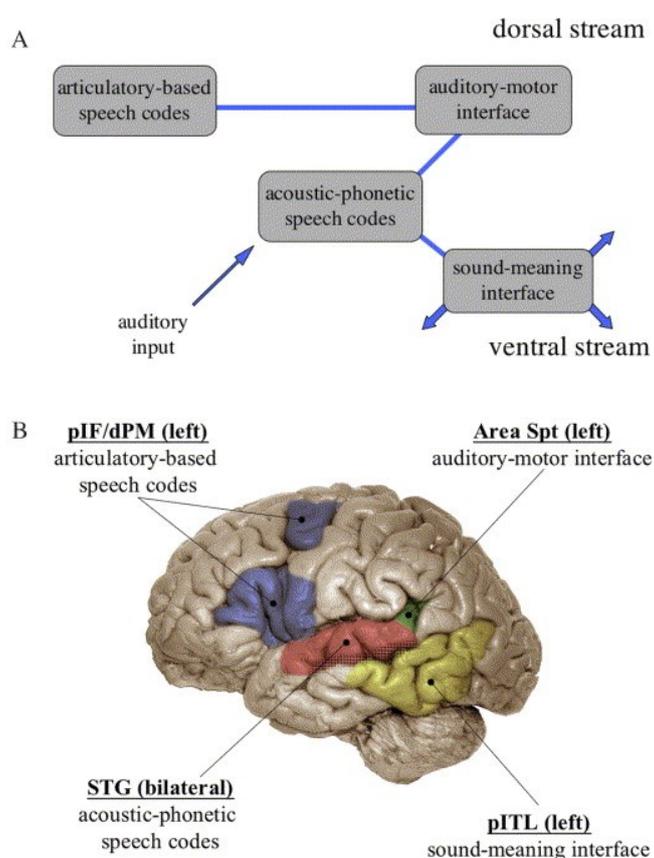


Figura 22

Modello neuroanatomico funzionale della percezione del linguaggio proposto da Hickok e Poeppel.

(*ibidem*)

Inoltre, sempre rivendicando una relazione bidirezionale all'interno della via ventrale e la via dorsale, gli autori hanno suggerito un'ulteriore regione critica per il linguaggio situata nella profondità dell'assetto posteriore della fessura silviana al confine tra il lobo parietale e il temporale, l'area Stp (silviano-parieto-temporale). A

questo livello avverrebbe la trasformazione di coordinate che permette di mappare sia le rappresentazioni uditive sia quelle motorie del discorso.

Pertanto, il flusso ventrale proietta ventro-lateralmente coinvolgendo la corteccia temporale superiore (STS) e il lobo temporale inferiore posteriore (pITL) e, quest'ultimo, comprendente il giro temporale medio e il giro temporale inferiore, fungerebbe da interfaccia tra le rappresentazioni basate sul suono nel giro temporale superiore e le rappresentazioni concettuali ampiamente distribuite; dunque, questo territorio costituisce il perno della mediazione tra il suono e il significato, sia per la percezione che per la produzione del linguaggio. In sintesi, la traiettoria ventrale partecipa alla traduzione dell'input sensoriale in un codice linguistico, mediando tra suono e significato. L'altra faccia della medaglia sarebbe rappresentata dal flusso dorsale, in cui avverrebbero, a livello parieto-temporale, forme di mappatura delle rappresentazioni del discorso ascoltato su base motoria e viceversa, come, ad esempio, nei compiti di ripetizione letterale, in cui è necessario l'accesso ad una rappresentazione motoria. Questo matching senso-motorio fornisce, secondo gli autori, il fondamento anatomo-funzionale per la memoria di lavoro verbale, consistente nella capacità attingere a processi articolatori pur mantenendo accese le rappresentazioni uditive. Di conseguenza, la partecipazione funzionale di un flusso o di un altro è strettamente legata alle richieste di un dato compito, perché una comprensione passiva richiederebbe l'ausilio del flusso ventrale, ma per il reclutamento di meccanismi articolatori esecutivi è necessario il flusso dorsale (*ibidem*).

Dal punto di vista ontologico ed evolutivo, il matching suono-motorio è fondamentale per l'acquisizione delle competenze linguistiche del bambino all'interno dell'ambiente comunicativo, in cui gli esordi sono caratterizzati dalla memorizzazione delle rappresentazioni sonore del discorso, le quali saranno successivamente confrontate con la messa in atto delle stesse mediante l'articolazione e, il risultato di questo confronto, il grado di discrepanza rilevato per poter modellare e conformare un linguaggio articolato corretto.

4.6. Correlati neurali delle caratteristiche del linguaggio

Il discorso è composto da un'eterogeneità di elementi combinati da cui è possibile estrarre un messaggio significativo e sarebbe interessante approfondire come la nostra architettura cerebrale si sia evoluta e sviluppata per poter accedere alla molteplicità di informazioni che si concatenano durante la comunicazione. Queste stesse caratteristiche - fonologia, morfologia, semantica, sintassi e prosodia – partecipano alla

costruzione di un significato comune e sembra siano codificate da circuiterie funzionali specifiche e con lassi temporali di elaborazione graduali e consequenziali.

4.6.1. Analisi acustico-fonologica

Partendo dal basso, l'analisi acustico-fonologica caratterizza una delle prime tappe nella percezione del linguaggio e consente la capacità discriminativa di differenziare i suoni sulla base di caratteristiche fonetiche, rappresentate nelle vocali e nelle consonanti (Pisoni & Luce, 1987). Uno studio di discriminazione sillabica di Boatman e colleghi (1997) ha valutato la possibilità di dissociazione sillabica corticale attraverso l'impiego di una mappatura elettrocorticale: in particolare, è stata studiata l'interferenza elettrica diretta sulla discriminazione sillabica in cinque pazienti epilettici a ognuno dei quali era stato impiantato un array di elettrodi subdurali. La possibilità di indurre delle inattivazioni temporanee circoscritte ha permesso di osservare che la discriminazione consonantica veniva compromessa in un sito circoscritto della regione medio-posteriore del giro temporale superiore, in cui invece il riconoscimento vocalico rimaneva intatto. Questo sito è presente lateralmente nella corteccia uditiva primaria e sembra che questa regione sia coinvolta nella discriminazione di suoni specie-specifici complessi anche nei primati (Kaas, Hackett & Tramo, 1999).

La crucialità del giro temporale superiore è stata ulteriormente corroborata in uno studio (Mesgarani, Cheung, Johnson & Chang, 2014) in cui è stato impiantato un array multielettrodo ad alta intensità in pazienti epilettici per verificare l'attività neuronale durante l'ascolto di discorsi pronunciati in lingua inglese-americana. In particolar modo, sembra che le zone sensibili al linguaggio siano state riscontrate nel giro temporale superiore posteriore e medio: la registrazione utilizzata ha permesso di accedere a dati con notevole risoluzione spaziale e temporale attraverso la presentazione di frasi segmentate in sequenze fonemiche allineate temporalmente per verificare se i diversi siti del STG mostrassero risposte preferenziali. I risultati ottenuti evidenziano come la maggior parte degli elettrodi registrati mostrasse una selettività per gruppi fonemici, rivelando la presenza di modelli di selettività organizzativa per gruppi di fonemi a livello del giro temporale superiore.

4.6.2. Elaborazione fonologica

L'elaborazione fonologica si riferisce alla decodifica e mappatura delle informazioni acustico-fonetiche sulle rappresentazioni interne dell'ascoltatore, utilizzate per accedere ad altre componenti linguistiche, comprese le informazioni sulle parole (lessicali, semantiche), ed è implicata in una serie di funzioni linguistiche quali la lettura e la ripetizione. In uno studio di Boatman e colleghi (1995) è stata sfruttata l'interferenza elettrica su pazienti epilettici per studiare la discriminazione, l'identificazione e la comprensione sillabica; l'induzione dell'interferenza ha riguardato numerose regioni corticali, tra cui l'STG medio-posteriore, l'STG medio-anteriore, le porzioni ventrale e dorsale dell'STG posteriore e il lobo frontale inferiore.

Un'area che assume particolare importanza nell'elaborazione fonologica è il lobulo parietale inferiore (IPL), in particolare una sottoregione definita giro sopramarginale (SMG), che sembra essere reclutato durante compiti discriminativi di sillabe (Dehaene-Lambertz et al., 2005).

A questo proposito, è stato condotto uno studio con TMS (Sliwiska et al., 2012) per verificare la specificità funzionale e temporale del SMG durante un compito di giudizio di parole. L'impiego di questa tecnica consente di indurre un'interferenza temporanea a livello di una specifica regione cerebrale per verificarne il reale coinvolgimento in una data funzione. L'assetto sperimentale prevedeva l'esecuzione di due compiti sperimentali, uno di giudizio omofonico – per valutare l'elaborazione fonologica – e uno di giudizio sinonimico – per valutare la semantica; la condizione di controllo consisteva nel fornire un giudizio visivo in merito alla presentazione di stringhe di lettere. Dai risultati è emerso che l'interferenza ha selettivamente influito unicamente sul compito fonologico, determinando un rallentamento dei tempi di reazione durante lo svolgimento del medesimo. Di conseguenza, l'evidenza per cui un'interferenza a livello di SMG abbia determinato una compromissione solo nel compito fonologico - e non in quello semantico - porta ad assumere il ruolo preferenziale che questa regione parietale gioca nel riconoscimento dei suoni del parlato. Un ulteriore esperimento (Hartwigsen et al., 2010) in cui è stata ugualmente sfruttata l'interferenza provocata dalla TMS ha dimostrato che una lesione temporanea bilaterale a livello dell'SMG ha provocato un'interruzione comportamentale in un compito di decisione fonologica.

In uno studio di Romero e colleghi (2006), è stata utilizzata la stimolazione magnetica transcranica ripetitiva (TMSr) durante lo svolgimento di due compiti di giudizio fonologico, un compito di digit span e uno di controllo consistente nel pattern span. I risultati hanno evidenziato che la stimolazione a livello delle aree BA

40 e 44 hanno determinato un significativo rallentamento dei tempi di reazione durante il giudizio fonologico, suggerendo la possibilità che il giro sopramarginale possa avere un ruolo nell'analisi fonologica di parole presentate visivamente.

Anche il giro angolare (ANG), adiacente al giro sopramarginale, sembra essere coinvolto in processi elaborativi linguistici, sebbene quest'ultimo mostri un'attivazione differenziale rispetto al SMG durante il riconoscimento di parole che si riflette in una maggiore sensibilità semantica e non fonologica (Devlin, Matthews & Rushworth, 2003) Queste proprietà funzionali sono in linea con le connessioni anatomiche delle due aree, in quanto il giro sopramarginale è connesso ad aree coinvolte nell'elaborazione fonologica, quali giro sopratemporale posteriore e giro frontale inferiore posteriore, mentre il giro angolare comunica con regioni temporali preferenzialmente responsabili dell'elaborazione semantica (Catani & Jones, 2005).

4.6.3. Elaborazione sintattica

Una componente fondamentale del linguaggio umano è quel sistema codificato di regole grammaticali definito sintassi, che interagisce con la componente fonologica e semantica. L'insieme di queste regole grammaticali permette la creazione e la comprensione di una quantità incalcolabile di proposizioni, in cui le parole possono essere riarrangiate e sagomate sulla base di un sistema di strutture gerarchicamente regolamentate (Friederici et al., 2006).

Secondo Friederici e colleghi (*ibidem*) i requisiti computazionali associati alla tipologia di grammatica si rivelano in un'anatomia funzionale differenziata; in particolar modo, due aree cerebrali della corteccia frontale sinistra sembrano essere i poli candidati per questa differenziazione: l'area di Broca e l'opercolo frontale (FOP). A questo proposito, gli stessi autori hanno messo a punto un esperimento di risonanza magnetica funzionale per corroborare l'ipotesi della differenziazione tra queste due aree cerebrali, utilizzando due grammatiche differenti che ne consentivano un confronto. I partecipanti, di nazionalità tedesca, potevano apprendere un tipo di grammatica definita Finite-State Grammar (FSG), consistente nel passaggio da un elemento locale all'altro che sembra essere acquisibile anche dai primati non umani; un secondo tipo di grammatica è stato definito Phrase-Structure Grammar (PSG) ed è descritto dai tipici algoritmi ricorsivi e dipendenze gerarchiche che caratterizzano unicamente il linguaggio umano. Dallo studio emerge come la valutazione del FSG determinava l'attivazione dell'opercolo frontale, al contrario, il calcolo delle dipendenze

gerarchiche del PSG reclutava l'attivazione dell'area di Broca, filogeneticamente più recente dell'opercolo. Questi dati suggeriscono che l'area di Broca possa essere responsabile della gerarchizzazione e ricorsività del linguaggio; inoltre, il fatto che un'area come l'opercolo frontale - condivisa tra i primati e responsabile di operazioni di basso livello - sia filogeneticamente più antica dell'area cerebrale responsabile di un'elaborazione grammaticale acquisibile solo dall'uomo e responsabile di operazioni di alto livello (Area di Broca), lascia presupporre la presenza di una progressione evolutiva e continuativa nella filogenesi di queste specie.

A questo proposito, è stato messo a punto un paradigma di apprendimento di grammatica comportamentale (Fitch & Hauser, 2004) su tamarini e adulti umani, in cui sono stati utilizzati come stimoli due tipi di grammatica, una a stadi finiti e un'altra che presuppone una costruzione gerarchica: il primo caso è tipico delle singole parole o chiamate, caratterizzate da un uso vocale semplice ed elementare, mentre la costruzione gerarchica presuppone una gestione di crescente complessità di gruppi di parole. Nell'esperimento è stato utilizzato un paradigma di familiarizzazione/discriminazione di flussi vocali sillabici riferiti a due classi di suoni: l'FSG è stato costruito mediante la successione di sillabe casuali, il PSG mediante l'abbinamento strutturato di gruppi sillabici. Dunque, in seguito alla fase di familiarizzazione, è stata valutata la propensione ad orientarsi verso gli stimoli sulla base della coerenza o violazione delle regole implicite nelle stringhe sillabiche familiarizzate. Dai risultati si evince che gli adulti umani erano in grado di apprendere entrambe le tipologie grammaticali, al contrario dei tamarini, che padroneggiavano unicamente un tipo di grammatica a stadi finiti.

In uno studio più recente (Zaccarella & Friederici, 2015) sono state indagate le basi neuroanatomiche del calcolo di base sintattico, che può essere definito "merge" e che permette di unire due parole per accedere a strutture sintattiche in ordine sempre più crescente. Nello studio in questione, mediante l'uso dell'fMRI è stato scoperto che tale processo di collegamento sintattico determinava un incremento di attivazione nella regione anteriore dell'area 44 di Brodmann e un'attivazione non selettiva a livello del FOP, il quale era sollecitato sia da frasi che da elenchi di parole non strutturati. Dunque, i risultati ottenuti non solo irrobustiscono l'ipotesi secondo cui l'area di Broca sia implicata nell'elaborazione della gerarchia strutturale, ma dimostrano che la capacità di calcolo sintattico di base da cui derivano le gerarchie complesse può essere specificatamente e anatomicamente localizzato in una sottoregione dell'area 44.

In aggiunta, la sintassi sembra essere processata prevalentemente a livello dorsale, infatti Wilson e colleghi (2011) esaminando la relazione tra il danno alla sostanza bianca e i deficit sintattici di pazienti con afasia progressiva primaria, hanno evidenziato forti correlazioni positive tra lesione del fascicolo arcuato e deficit nella comprensione e produzione sintattica, diversamente dai tratti ventrali, in cui un deterioramento fibroso della capsula estrema o il fascicolo uncinato non provocava deficit sintattici.

4.6.4. Elaborazione semantica

La percezione del linguaggio parlato sfrutta il sistema lessicale-semantico per accedere alle informazioni e al significato delle parole per la loro comprensione (Boatman 2004). In questo contesto, la corteccia temporale anteriore sembra essere candidata per rappresentare la conoscenza semantico-concettuale, indipendentemente dagli aspetti motori e sensoriali, mappati concettualmente in altre porzioni corticali, come il lobo frontale inferiore e la corteccia temporale superiore (Patterson, Nestor & Rogers, 2007).

Tra le fonti scientifiche maggiormente esplicative in questo approccio localizzativo-funzionale è stato ampiamente utile lo studio di casi lesionali. Un caso emblematico è quello del signor M., un paziente affetto da demenza semantica, che ha mostrato all'improvviso una drammatica e selettiva erosione della conoscenza concettuale. La demenza semantica è una sindrome neurodegenerativa appartenente allo spettro della demenza fronto-temporale (Snowden, 1996), contraddistinta da un deterioramento del vocabolario sia espressivo che ricettivo delle proprietà oggettuali quotidiane ed è la risultante di lesioni cerebrali focali, in particolar modo del deterioramento dei lobi temporali anteriori (ATL) (*ibidem*).

Oltre al giro temporale anteriore, evidenze di neuroimmagine in cui è stato indagato il processamento semantico - prevalentemente sulle singole parole – hanno portato a supporre che i processi semantici fossero supportati dal giro temporale medio (MTG), giro angolare e giro frontale inferiore sinistro (IFG) (Friederici, 2002). Quest'ultimo, in particolare, sembra essere attivo durante compiti di recupero semantico e la cui attivazione è modulabile modificando le richieste del compito (Thompson-Schill et al., 1997).

Per quanto concerne la singola parola, è stato condotto uno studio PET (Wise et al., 1991) che ha rivelato, durante un compito di generazione di verbi, sia un'attivazione dell'area di Wernicke (corteccia temporale superiore posteriore sinistra) sia l'attivazione della corteccia premotoria e prefrontale sinistra, ritenuta

importante nella pianificazione motoria del linguaggio. Il ruolo cruciale che giocherebbero le aree motorie nella comunicazione è un'attivazione concomitante alla genesi o ascolto di parole riferite ad azioni: è stato ipotizzato che questa categoria di parole potesse attivare in misura somatotopicamente distribuita (cioè in relazione ai differenti effettori delle azioni) i neuroni della corteccia premotoria e motoria, e tale attivazione permetterebbe la rievocazione rappresentazionale motoria di quell'azione, permettendo di recepirne il significato. Questa ipotesi è stata testata in un esperimento fMRI (Hauk, Johnsrude & Pulvermüller, 2004) in cui è stato chiesto di valutare le parole presentate sulla base dell'azione e degli effettori ad esse legati (Fig. 23). Dai risultati, in primo luogo dal confronto tra le condizioni di parole d'azione e la condizione di controllo, è emersa l'attivazione del giro fusiforme sinistro e la lettura passiva delle parole ha determinato l'attivazione somatotopicamente distribuita della corteccia frontale inferiore sinistra e del giro precentrale e parte della corteccia premotoria.

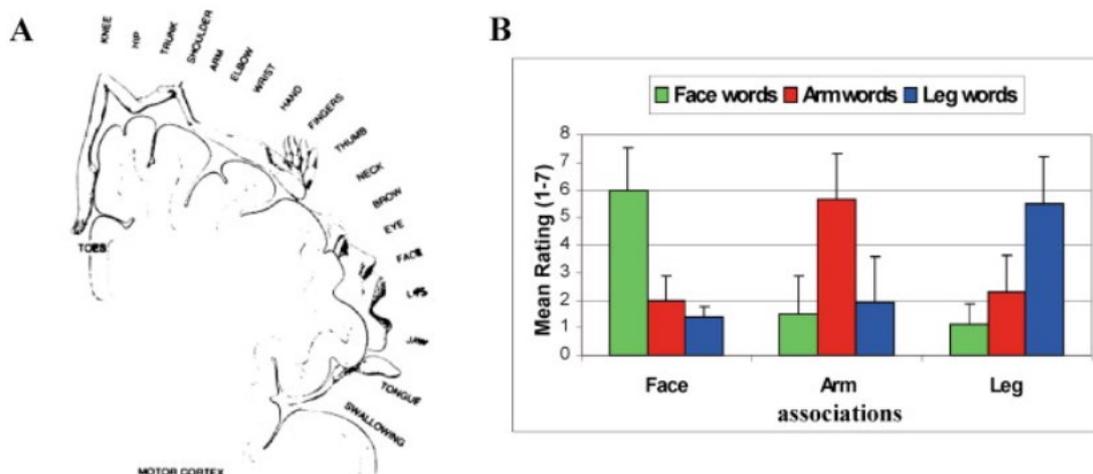


Figura 23

Attivazioni somatotopicamente distribuite durante la valutazione di parole d'azione.

(ibidem)

Per quanto concerne la comprensione di frasi, è stata mostrata (Humphries, Binder, Medler & Liebenthal, 2006) un'attivazione differenziale in base al tipo di compito, che poteva essere sintattico – manipolando l'ordine delle parole – o semantico, manipolando la combinazione semantica delle parole. Dall'esperimento emerge come liste di parole prive di una struttura sintattica determinava un aumento del segnale BOLD nel solco temporale superiore anteriore sinistro rispetto alle frasi sintatticamente regolari, indipendentemente dalla

semantica; gli effetti della manipolazione semantica (maggiore attivazione per stimoli semanticamente congruenti rispetto a stimoli incongruenti o pseudoparole) sono stati riscontrati bilateralmente nel lobo temporale e nel giro angolare. Invece, le regioni attivate da entrambi i compiti includevano il giro angolare sinistro e una piccola regione del lobo temporale anteriore sinistro. In sintesi, nella comprensione di frasi ascoltate che richiedevano un processamento sia sintattico che semantico sono state riscontrate attivazioni temporali e parietali mentre nel processamento solo semantico sembra essere particolarmente selettivo il lobo temporale superiore.

Inoltre, il lobo temporale anteriore, in particolare l'area BA 38, sembra essere sensibile a violazioni sia semantiche che sintattiche (Rogalsky & Hickok, 2009). Questi dati introducono la possibilità che semantica e sintassi possano condividere un substrato comune nella comprensione del linguaggio, nonostante siano state riscontrate piccole porzioni anatomiche specializzate per la singola caratteristica linguistica.

4.6.5. Elaborazione prosodica

Con il termine prosodia si fa riferimento ai cambiamenti soprasegmentali – intonazione, ritmo, durata e accento – del linguaggio parlato. La classificazione dei simboli prosodici può procedere in due direzioni: da un lato si parla di prosodia emotiva, che svolge un ruolo comunicativo cruciale nel rivelare lo stato emotivo associato dell'emittente; dall'altro, la prosodia linguistica rende accessibile la comprensione del significato del linguaggio strutturato e del tipo di frase pronunciata (Plante, Creusere & Sabin, 2002) ed è maggiormente legata al ritmo, intonazioni e pause.

Una questione cruciale sollevata in questo ambito concerne l'influenza e il filtraggio esercitato dai segnali prosodici sulla comunicazione interindividuale; in più, sebbene la prosodia svolga varie funzioni nella comprensione del parlato, la sua rappresentazione neurale non è conforme alla dominanza emisferica tipicamente attribuita al linguaggio, inclusi i processi lessicali e sintattici, e la questione resta inconcludente: se alcuni autori assumono che sia la prosodia emotiva che quella linguistica vengono elaborate nell'emisfero destro, altri riscontri portano a supporre che solo la prosodia emotiva o solo quella linguistica viene elaborato nell'emisfero destro (Kotz et al., 2003). Ad esempio, Wildgruber e colleghi (2002) sostengono che esista una dominanza dell'emisfero destro per la prosodia affettiva, in particolare a livello della corteccia parietale destra e nella corteccia frontale dorso-laterale. Invece, gli aspetti maggiormente linguistici sembrano essere supportati da un network bilaterale comprendente la corteccia temporale, la frontale dorso-laterale e l'area motoria

supplementare. Per quanto concerne la prosodia linguistica, Gandour e colleghi (2002) hanno riconsiderato un'ipotesi – l'ipotesi di attrazione – che presuppone che la lateralizzazione differenziale sia derivazione dell'interazione tra l'input acustico in ingresso e la sua funzione: quando l'intonazione è utilizzata per segnalare degli eventi affettivi, viene mediata dall'emisfero di destra, quando invece si sfrutta un tono di natura linguistica, quest'ultimo viene “attratto” dall'emisfero di sinistra. Ne segue che quanto più non segmentale è un segnale acustico, tanto più l'elaborazione sarà affidata all'emisfero di destra (*ibidem*).

In un esperimento (Meyer, Alter, Friederici, Lohmann & von Cramon, 2002) sono stati indagati i correlati neurali del discorso prosodico: a 14 partecipanti sono state somministrate tre categorie frasali: neutre – con grammatica, sintassi e fonologia corrette - pseudo frasi sintattiche e infine prosodiche – contenenti unicamente informazioni sovrasegmentali e sono state registrate le risposte all'ascolto mediante fMRI. I risultati hanno indicato un'attivazione significativamente più debole a livello del lobo temporale superiore di sinistra nel discorso prosodico rispetto alle altre condizioni, contrariamente ad un'aumentata attivazione a destra. Dai risultati si evince che l'elaborazione di stimoli uditivi recluta maggiormente l'emisfero di sinistra, ma quando questi stimoli presentano una coloritura prosodica si attiva funzionalmente l'emisfero destro nelle aree perisilviane. Inoltre, studi su pazienti con danno cerebrale destro (RBD) e sinistro (LBD) (Heilman, Bowers, Speedie & Coslett, 1984) hanno mostrato una riduzione nella comprensione prosodica rispetto a quella dei controlli. Tuttavia, solo i pazienti con danno destro hanno mostrato un'elaborazione carente del suono emotivo, lasciando presagire che una compromissione dell'emisfero destro determini un malfunzionamento nella comprensione degli aspetti prosodico-melodici globali. Ulteriormente, un recente studio EEG (Shuai & Gong, 2014) sulla percezione dell'intonazione ha mostrato che i processi bottom-up relativi all'elaborazione del tono sono lateralizzati a destra, diversamente dal processamento della prosodia linguistica che recluta regioni a sinistra, suggerendo come compiti cognitivo-comportamentali di attenzione, memoria e decisionali comportino l'attivazione lateralizzata durante l'elaborazione della prosodia linguistica.

4.5. Processamento temporale

Un ulteriore aspetto degno d'attenzione è il decorso temporale mediante cui il linguaggio viene elaborato a partire dall'input acustico. Attraverso l'impiego dell'EEG, tecnica non invasiva con alta risoluzione temporale, è stato possibile verificare le traiettorie temporali di elaborazione che attraversa il nostro cervello per restituire alla coscienza un enunciato significativo. Dalle indagini scientifiche è emersa la presenza di potenziali evocati (Event Related Potentials, ERP) elicitati dalla presenza dello stimolo uditivo; Il primo ERP riscontrato correla con l'identificazione dei fonemi ed è stato definito N100, in quanto costituisce un'onda negativa che si manifesta intorno ai 100ms successivi dalla comparsa dello stimolo (Obleser, Scott & Eulitz, 2006); questa risposta non sembra essere specifica per il linguaggio ma riflette una discriminazione categoriale, in particolar modo per gli aspetti vocalici percettivi. La N100 è stata localizzata a livello della corteccia uditiva, stazione di partenza per il processamento del discorso. Una successiva componente emergente è l'onda ELAN che correla con le caratteristiche sintattiche delle parole che si manifesta nei 120-200ms seguenti alla presentazione dello stimolo; mediante ERP è stato dimostrato come tale componente sia assente nei pazienti con lesione frontale sinistra e con lesione al lobo temporale anteriore di sinistra, segnalando come queste due regioni siano cruciali nell'elaborazione degli elementi sintattici, in aggiunta l'onda ELAN sembra essere sensibile alla violazione sintattica ma non semantica, lasciando presagire un'anticipazione nell'elaborazione dell'elemento sintattico rispetto a quello semantico (Friederici, Von Cramon & Kotz, 1999). Una componente più tardiva è la N400 per i processi semantici-tematici, un'onda parietale centrale negativa che si manifesta attorno ai 400ms dalla comparsa dello stimolo e sembra riflettere l'integrazione sintattico-lessicale combinata con un'attività addizionale della corteccia frontale inferiore (Halgren, Boujon, Clarke, Wang & Chauvel, 2002). Infine, è stata assunta un'ultima componente, la P600, una deviazione positiva del segnale ERP con un picco di circa 500 ms dopo l'inizio di uno stimolo critico della durata di diverse centinaia di millisecondi, con distribuzione centro-parietale e talvolta frontale. È stato osservato un aumento nell'ampiezza della P600 in risposta a violazioni sintattiche o parole sintatticamente inaspettate, nonché per frasi sintatticamente complesse (Kaan, Harris, Gibson & Holcomb, 2000).

In sintesi, la comprensione del linguaggio può essere frazionata fluidamente in diverse fasi, in cui agli esordi si osserva una mappatura automatica della struttura della frase su base prettamente categoriale, indipendente dalle richieste del compito e dalla semantica. Successivamente, la comprensione si incanala verso una porzione

del giro temporale superiore di sinistra, immediatamente anteriore alla corteccia uditiva primaria, in cui si verifica una seconda fase che contribuisce ad assegnare ruoli tematici nella proposizione, legando il verbo principale ai suoi argomenti, per poi estrarre informazioni morfosintattiche, lessicali e infine interpretative, per fornire una coloritura concettuale alla proposizione e poterne comprendere il contenuto (Friederici, 2011).

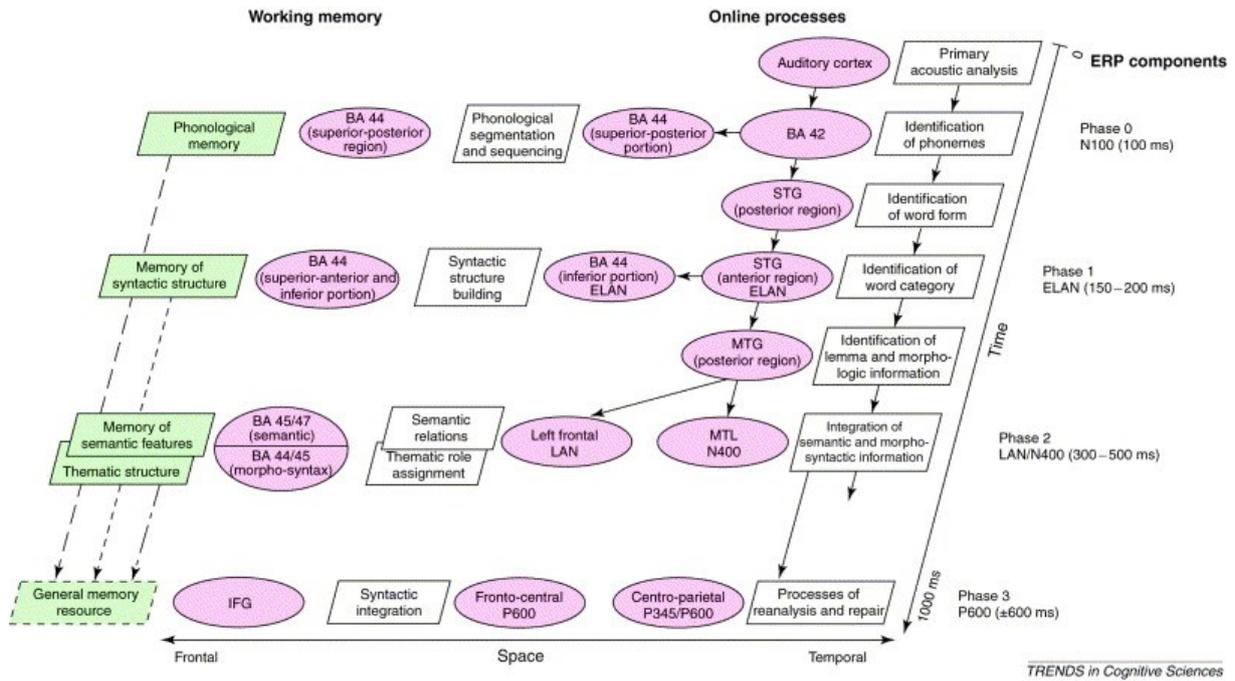


Figura 24

Processamento temporale alla base dell'elaborazione linguistica

(ibidem)

In Fig. 24 è possibile leggere un'efficace sintesi del processamento cerebrale alla base dell'elaborazione linguistica che coinvolge prevalentemente sedi temporali supportate dall'operato frontale per garantire l'intervento della memoria di lavoro, fondamentale nella rievocazione immediata di pattern linguistici appresi e nell'immagazzinamento temporaneo di caratteristiche nuove; inoltre, il decorso temporale che attraversano le varie fasi di elaborazione è espresso dai potenziali evento correlati che forniscono una finestra di comprensione sull'identificazione on-line delle proprietà uditive a partire dalla presentazione di uno stimolo. Dunque, l'ossatura funzionale alla base dell'elaborazione del linguaggio si riflette in un'attivazione a catena di processi cerebrali e proiezioni reciproche che prevedono come prima stazione la corteccia uditiva, che

sostiene una primordiale ed elementare analisi delle caratteristiche acustiche, seguita da un'identificazione delle componenti fonemiche mediante attivazione della componente N100 e della corteccia uditiva (BA 42). L'input acustico è successivamente convogliato verso la porzione superiore-posteriore di BA 44, in cui si verifica la segmentazione e sequenziazione fonologica con una corrispondenza frontale in sede superiore-posteriore (BA44) che supporta la memoria fonologica. Il percorso procede nel STG con l'identificazione della forma delle parole, per poi garantirne l'identificazione categoriale attraverso l'azione della componente ELAN, che presiede alla costruzione della struttura sintattica assieme all'area 44 di Brodmann mediante l'attivazione della memoria sintattica. Successivamente, il MTG posteriore contribuisce all'elaborazione morfologica dell'input, traghettando l'informazione verso regioni temporali mediali (MLT) e il lobo frontale sinistro, in cui vengono coordinate le informazioni semantiche e morfo-sintattiche, espresse delle componenti LAN e N400, con un concomitante processamento frontale semantico (BA 45/47) e sintattico (44/45 BA). Il capolinea di questo processamento è in sede centro parietale e fronto-centrale, espresso rispettivamente nelle componenti P600/P345 e P600, dove si verifica l'integrazione sintattica attraverso processi di riaggiustamento e rianalisi, con corrispondenza esecutiva a livello frontale inferiore, dove riposano le risorse mnestiche di lavoro generali.

4.6. Attivazioni aggiuntive legate al linguaggio

La produzione e l'elaborazione del linguaggio non sembrano limitarsi unicamente alle regioni tradizionalmente accertate ma sono supportati da ulteriori attivazioni non convenzionalmente associate al linguaggio. In un esperimento fMRI (Booth et al., 2007) è stata valutata la capacità fonologica di fornire un giudizio in rima attraverso l'osservazione di blocchi di parole, compito che implica non solo la decodifica di segni ortografici ma anche il mantenimento delle informazioni fonologiche nella working memory durante il compito. Attraverso l'impiego della modellazione causale dinamica (DCM) è stata riscontrata una forte connettività tra cervelletto e aree coinvolte nella codifica fonologica, oltre ad un'attivazione significativa dello stesso e dei gangli della base. I risultati ottenuti hanno condotto gli autori ad ipotizzare un coinvolgimento del cervelletto e dei gangli della base nella modulazione dell'output fonologico, ruolo comprensibilmente compatibile con il ruolo procedurale e sequenziale tipico delle medesime strutture. La proposta avanzata concerne inoltre la possibilità per cui, data la rete di connessioni anatomico-funzionali che lega queste regioni sottocorticali con

regioni responsabili dell'articolazione, il cervelletto sia implicato in un feedback positivo e bidirezionale di perfezionamento e riaggiustamento delle sequenze fonologiche. I gangli della base, diversamente dal cervelletto, mostrano connessioni unidirezionali sfocianti nel giro frontale inferiore sinistro e nella corteccia laterale sinistra (*ibidem*), evidenza conciliabile con l'ipotesi che i gangli della base possano essere implicati agli esordi dell'attività corticale nella generazione di rappresentazioni fonologiche; anche questa speculazione sarebbe congeniale con il ruolo attribuito particolarmente ai neuroni striatali di favorire l'inizio del movimento (Friend & Kravitz, 2014). Queste evidenze sono corroborate da studi che hanno mostrato un'attività cerebellare anormale in pazienti con dislessia evolutiva o disturbi del linguaggio. Ad esempio, bambini che soffrono di dislessia evolutiva presentano la porzione anteriore cerebellare più piccola e correlata e compromissioni nella lettura (Eckert et al., 2003) mentre adulti affetti da dislessia evolutiva presentano una connettività cerebellare-corticale funzionale interrotta, in particolar modo tra cervelletto e giro angolare e frontale inferiore (Stanberry et al., 2006) che denoterebbe un coinvolgimento di questa antica struttura nella lettura, sebbene siano necessarie ulteriori indagini per corroborare questo dato (*ibidem*).

Un ulteriore tratto cerebrale degno di approfondimento è il corpo calloso (CC), principale tratto commissurale di integrazione funzionale dei due emisferi (Westerhausen, 2006). Assunta la specializzazione emisferica a sinistra per il linguaggio umano, potrebbe essere utile indagare se l'anatomia del corpo calloso possa rappresentare un potenziale marker di lateralizzazione funzionale. A questo proposito, sono stati suggeriti due modelli antitetici: secondo il modello *inibitorio* le fibre del corpo calloso inibiscono le aree omotopiche, determinando un funzionamento autonomo dei due emisferi (Cook, 1984). Il modello *eccitatorio* propone che il corpo calloso integri le informazioni da entrambi gli emisferi, comportando una migliore connettività interemisferica (Gazzaniga, 2000). Uno studio pionieristico in materia (Josse et al., 2008) ha rivelato che dimensioni maggiori del corpo calloso – in particolare l'area della superficie mediosagittale - erano correlate ad una maggiore lateralizzazione a sinistra per il linguaggio nelle regioni temporali posteriori e frontali inferiori in compiti di denominazione e decisione semantica. Nel dettaglio, sono stati riscontrati effetti differenziali dovuti ad una lateralizzazione nella regione temporale – con un aumento attivazionale dell'emisfero sinistro e una riduzione del destro – e unilaterale nella porzione frontale, guidata prevalentemente dall'incremento del sinistro. Questa assunzione ha portato gli autori ad ipotizzare la presenza di un maggiore trasferimento informativo per il linguaggio tra i due emisferi a livello temporale, oltre a confermare l'ipotesi che la

dimensione del CC sia realmente correlata alla lateralizzazione del linguaggio, in quanto l'incremento anatomico riscontrato era spazialmente limitrofo alle sedi di maggiore effetto di lateralizzazione nelle due aree. Inoltre, prendendo come riferimento le speculazioni sopra esposte, i risultati riscontrati rinvigoriscono l'ipotesi inibitoria, in quanto l'evidenza di una correlazione positiva tra dimensione del corpo calloso e attivazione sinistra lateralizzata presupporrebbe un'attività inibitoria del CC, che si riflette in un'attivazione maggiore dell'emisfero sinistro a scapito di una riduzione del destro.

In un recentissimo studio (Bartha-Doering et al., 2021) sono stati reclutati bambini in età scolare sottoposti ad un compito di definizione della descrizione uditiva. La scelta dei partecipanti era veicolata dall'assunto secondo cui l'età selezionata caratterizza una fase acquisitiva critica (6- 12 anni) di transizione oltre la quale il tasso di acquisizione del linguaggio cresce esponenzialmente. Attraverso scansioni di imaging a risonanza magnetica (MRI) è stata valutato il legame tra le dimensioni del corpo calloso (CC) e le abilità linguistiche: i risultati hanno svelato una correlazione positiva tra il volume callosale e abilità fluenti verbali; in particolare, è stata riscontrata una maggiore connettività della rete interemisferica associata a volumi CC più grandi prevalentemente in regioni temporali mesiali e laterali nell'emisfero destro; dunque, i bambini con sottosezioni CC maggiormente volumetriche hanno mostrato una maggiore connettività della rete linguistica interemisferica con conseguente incremento della performance linguistica. In questo caso, l'evidenza conseguita irrobustisce - contrariamente all'esperimento precedente - l'ipotesi eccitatoria, dato il riscontro di un incremento connessionale interemisferico.

In conclusione, durante il periodo di sviluppo, in cui vi è maggiore plasticità linguistica, si assiste ad un'interconnessione interemisferica e intraemisferica che si avvale dell'azione eccitatoria del corpo calloso e che plausibilmente facilita e amplifica l'apprendimento del vocabolario e della fluidità discorsiva.

5. L'ANELLO MANCANTE: IL SISTEMA SPECCHIO

L'indagine per comprendere da dove derivi la nostra facoltà linguistica resta ancora faticosamente aperta: se utilizziamo come parametro evolutivo i nostri più prossimi antenati e ne analizziamo il comportamento comunicativo, è possibile osservare un pattern comportamentale oro-facciale ma anche vocale, utilizzato con fissità e scarsa combinazione. Un'apparente riflessione basata su indizi di somiglianza comunicativa con l'uomo condurrebbe ingenuamente ad ipotizzare una continua e graduale specializzazione a partire dalle vocalizzazioni scimmiesche; tuttavia, resta l'affascinante dubbio del perché l'area F5 e non la corteccia cingolata – coinvolta nella vocalizzazione delle scimmie – sia l'omologo dell'area umana responsabile della produzione linguistica, l'area di Broca. È intrigante che l'area F5 - in cui abita un sistema deputato al riconoscimento e produzione dell'azione – sia stata proposta come anatomicamente e funzionalmente omologa ad un centro linguistico umano.

Inoltre, degno d'interesse è il fatto che entrambe le aree sono substrati che presiedono i meccanismi mirror: si tratta di una genuina coincidenza o il sistema specchio si può considerare cruciale per lo sviluppo del linguaggio?

5.1. Neuroni specchio e sistema specchio

I neuroni specchio sono una classe di neuroni originariamente descritti nella porzione rostrale (F5) della corteccia premotoria ventrale del macaco (Gallese et al., 1996; Rizzolatti; Fadiga, Gallese & Fogassi, 1996) e successivamente nel lobulo parietale inferiore (Fogassi et al., 2005; Rozzi et al. 2008). Nel dettaglio, i neuroni specchio sono stati rilevati sulla convessità del giro precentrale, adiacente al ramo inferiore del solco arcuato – nell'area F5c (Belmalih, et al., 2009).

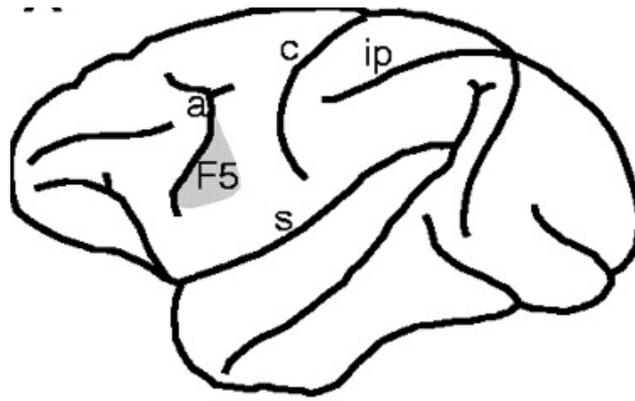


Figura 25

Localizzazione anatomica dell'area F5 nel macaco.

(Kohler et al, 2002).

L'attivazione dei neuroni specchio può essere modulata dai fattori contestuali in cui si osserva l'azione: Umiltà e colleghi (2001) hanno dimostrato che alcuni neuroni specchio che codificano il grasping mostravano una scarica anche quando l'azione veniva svolta dietro uno schermo – in condizione occultata – ma solo se prima del raggiungimento la scimmia aveva visto l'oggetto in quella posizione nascosta. Un'altra funzione che rende interessante il meccanismo mirror nel linguaggio è l'evidenza che questi rispondano anche al suono di un'azione (Kohler et al. 2002) come se il suono evocasse una rappresentazione interna dell'azione e quindi il suo significato (scopo).

Nel cervello umano, attraverso tecniche indirette, è stato dimostrato che esiste un sistema specchio. Anche nell'uomo, dunque, l'osservazione di azioni eseguite da altri determina una rete di attivazione comprendente la corteccia temporale e le due regioni considerate il cuore del sistema, cioè la porzione rostrale del lobulo parietale inferiore, la parte inferiore del giro precentrale e la parte posteriore del giro frontale inferiore.

Oltre a questo, premessa a livello dell'area BA 44 la presenza della rappresentazione della mano (Binkofski et al., 1999), oltre a quella della bocca, sono stati condotti studi per verificare la presenza di una copia motoria somatotopicamente organizzata anche nell'uomo durante l'osservazione di azioni eseguite con differenti effettori. In particolare, Buccino e colleghi (2001), attraverso l'impiego della fMRI, hanno mostrato videoclip di azioni transitive e intransitive eseguite con bocca, mani/braccia o piedi/gambe. I risultati hanno mostrato un'attivazione somatotopica del giro precentrale e, in particolare l'attivazione della pars opercularis (BA 44) bilateralmente durante l'osservazione dei movimenti di bocca e di mano.

In seguito, Buccino e colleghi (2004) hanno svelato che il sistema mirror manifesta una selettività specifica per azioni appartenenti al repertorio comportamentale specie-specifico – una sorta di conoscenza personale - con un'attivazione che decrementa gradualmente allontanandosi dalla traiettoria filogenetica: dell'uomo, della scimmia e del cane. Nel dettaglio, l'esperimento – effettuato mediante FMRI – comportava la presentazione a soggetti umani di video sequenze di azioni che potevano consistere nell'attività di mordere o in azioni comunicative specie-specifiche quali parlare in modo silente, lips-smacking e abbaiare, rispettivamente eseguite da un essere umano, una scimmia e un cane. I risultati hanno rivelato come nel primo caso sia stata osservata un'attivazione significativa della *pars opercularis* dell'IFG di sinistra, verificatasi anche durante l'osservazione della scimmia - sebbene con notevole riduzione e bilateralmente - nel terzo caso, invece, non è stata rilevata alcuna attivazione frontale. Inoltre, l'osservazione di tutte le azioni facciali ha mostrato un'attivazione nelle regioni extrastriate occipitali. Tali conclusioni portano a supporre che, quando le azioni osservate afferiscono al repertorio motorio dell'osservatore, queste vengono mappate sul sistema motorio dello stesso, rendendone possibile la comprensione mediante una risonanza interna. Invece, azioni non congeniali al proprio repertorio motorio sono mappate sulla base delle proprietà pittoriche, come confermato dall'assenza di attivazione frontale nella terza condizione, in cui lo stimolo presentato era maggiormente lontano dal punto di vista evolutivo-filogenetico.

Inoltre, con la TMS è stato dimostrato che l'osservazione passiva dei movimenti di braccia, mani e dita provoca l'attivazione selettiva dei muscoli coinvolti nella produzione del movimento osservato: in uno studio (Fadiga et al., 1995) concomitantemente alla stimolazione elettrica (TMS) della corteccia motoria sinistra sono stati registrati i potenziali motori evocati (MEP) della mano controlaterale ed è stato rilevato che l'osservazione di azioni transitive – afferrare oggetti – o intransitive – movimenti non finalizzati verso un oggetto – ha determinato in entrambi i casi un aumento dell'eccitabilità muscolare registrata, attribuibile ad un input facilitatorio indotto sulla corteccia motoria dalle aree premotorie. Un altro studio TMS (Gangitano, Mottaghy & Pascual-Leone, 2001) ha dimostrato che l'osservazione di movimenti di afferramento determina un'eccitabilità muscolare temporalmente fedele alle fasi degli atti motori per conseguire l'azione: questa intrinseca caratteristica temporale dell'eccitabilità corticale suggerisce che il sistema umano sia particolarmente specializzato per codificare gli atti che formano un'azione.

Infatti, vi è evidenza (Jacoboni et al., 1999) che nell'uomo il sistema mirror è coinvolto nella ripetizione immediata di azioni altrui, mediante la creazione di una copia motoria dell'azione osservata, dimostrandosi il meccanismo ideale per l'imitazione. Al contrario, le scimmie – pur possedendo il meccanismo “specchio” – presentano enormi limiti in questa capacità e una plausibile spiegazione può essere fornita esaminando le diverse proprietà dei meccanismi mirror in queste due specie: se nelle scimmie i neuroni specchio rispondono durante l'osservazione di azioni dirette verso un obiettivo, nell'uomo il sistema specchio può attivarsi anche in presenza di movimenti intransitivi e privi di significato. Di conseguenza, le scimmie riconoscono l'obiettivo dell'azione e sono in grado di emularla ma non riescono a codificarne i dettagli, pertanto non riescono ad imitarla (Rizzolatti, 2005).

5.2. Ipotesi sistema specchio

La scoperta dei neuroni specchio ha caratterizzato una significativa finestra d'accesso per snodare i fili aggrovigliati dell'evoluzione. La rivelazione di un sistema motorio rappresentazionale anche nei nostri antenati lascia presupporre che i meccanismi che ci consentono di interagire nello spazio fenomenico non sono altro che derivazioni specializzate di processi già organizzati e precablati nei nostri progenitori.

Relativamente alla genesi del linguaggio, Rizzolatti e Arbib (1998) hanno avanzato un'acutissima ipotesi evolutiva introducendo il sistema specchio come possibile precursore della nostra capacità di parlare: premessa la funzione visceralmente rappresentazionale di suddetti neuroni, le informazioni motorie evocate internamente nell'osservatore possono essere ri-utilizzate al fine di imitare le azioni e poterle comprendere. All'interno di questo contesto, il matching tra attore e osservatore – continuano gli autori – potrebbe corrispondere al matching tra mittente e destinatario tipico del linguaggio e questa corrispondenza fornirebbe il ponte tra il “fare” e il “comunicare” che consente l'attuale riconoscimento e trasferimento di significati. Inoltre, nello spazio linguistico interpersonale, vige un principio comune – il principio di parità – che si fonda sull'equivalenza di comunicabilità tale per cui quanto espresso dal mittente sia comprensibile al destinatario. Estendendo questo concetto al sistema motorio, si potrebbe supporre che anche il sistema mirror sia coinvolto in un principio simile, data l'attivazione di quest'ultimo in presenza di un'equivalenza motoria che ne rende accessibile il riconoscimento. Inoltre, la comprensione dell'atto motorio altrui può essere letta come un riconoscimento non solo dell'azione in sé ma dell'alterità che definisce l'altro rispetto al sé, rendendo

accessibile un'informazione all'osservatore necessaria per mettere in pratica un'azione proporzionalmente adeguata all'attore. Dunque, il meccanismo neurale che sottende il riconoscimento dell'azione altrui può essere considerato – secondo gli autori – un precursore neurale per lo sviluppo della comunicazione interpersonale e, in ultima istanza, per il linguaggio (*ibidem*).

Più nel dettaglio, posto un complesso diadico osservatore-attore, si potrebbe ipotizzare che durante l'osservazione di una particolare azione, il sistema premotorio dell'osservatore si predisponga all'esecuzione di un "prefisso" del movimento che viene riconosciuto dall'attore e che influenza entrambi i membri della diade comunicativa. Di conseguenza, l'attore riconosce un'intenzione nell'osservatore, il quale comprenderà che una risposta involontaria può influenzare il comportamento dell'altro; l'ipotesi suggerisce che un efficiente sviluppo del sistema specchio potrebbe aver favorito la capacità di controllare ed esperire *volontariamente e intenzionalmente* un'azione che avrebbe successivamente permesso l'instaurarsi di un "dialogo primitivo" tra l'osservatore e l'attore fondato su una "grammatica prelinguistica" - dialogo che secondo gli autori costituisce il nucleo del linguaggio. Questo "riuso" nuovo e originale del sistema specchio avrebbe determinato l'esordio della comunicazione intenzionale, che, spinta dalle pressioni selettive specie-specifiche, avrebbe condotto ad un'estensione delle capacità comunicative sia qualitativamente - ampliando il vocabolario accessibile - sia quantitativamente – aumentando il numero di individui che ne usufruiscono. Dunque, l'evoluzione potrebbe aver favorito l'emergere di una comunicazione linguistica stampata e sovrapposta sul sistema di azione.

Assunta l'ipotesi di un riciclaggio del sistema specchio per assolvere alla comunicazione intenzionale, resta tuttavia da risolvere il dubbio su quali funzioni – se gestuali o oro-facciali – potessero rivestire un antesignano sistema comunicativo nei Primati.

A questo proposito, Rizzolatti e Arbib hanno suggerito che la capacità mimetica riscontrabile in F5 e nell'area di Broca ha permesso la produzione di sistemi chiusi – repertori piccoli e fissi – ascrivibili ai diversi spazi motori (mano, bocca e laringe) che controllano i movimenti branchio-manuali oro-facciali e oro-laringei, e che si sono successivamente evoluti in sistemi aperti - riempiti di significato. Nella ricerca di un precursore evolutivo si potrebbe opinare che siano stati i gesti oro-facciali a costituire il nucleo primitivo del linguaggio, in quanto rappresentano il mezzo comunicativo maggiormente sfruttato dai Primati. Tuttavia, la comunicazione oro-facciale è intrinsecamente vincolante perché stereotipata e molto legata alla comunicazione emotiva, e, non avendo molti gradi di libertà, non ha la potenzialità combinatoria tipica del linguaggio.

Pertanto, affinché si espandano le possibilità comunicative del mittente è necessario che i gesti branchio-manuali possano combinarsi con quelli oro-facciali, permettendo di aumentare la costellazione di interlocutori e di arricchire il contenuto informativo. Di conseguenza, gli autori hanno assunto che possa essersi plausibilmente evoluto un sistema braccio-manuale complementare a quello oro-facciale che, combinato con la vocalizzazione, ha permesso di ampliarne il potenziale e di garantire maggiore referenzialità. Nell'accoppiamento gesto-suono, indicare un oggetto specifico attraverso uno specifico suono ha garantito lo sviluppo di un primitivo vocabolario - un codice prelinguistico attraverso cui riferirsi ad un più esteso gruppo di interlocutori; d'altro canto, se la vocalizzazione fosse stata di supplemento alla comunicazione oro-facciale, non avrebbe garantito un balzo funzionale come per il gesto, in quanto avrebbe amplificato unicamente la valenza emotiva della comunicazione, restando legata ad aree mediali e limbiche. Invece, la vocalizzazione ha subito una vera e propria rivoluzione, acquisendo un esponenziale uso funzionale e un controllo corticale molto più sofisticato, e questo fa pensare che se i suoni dovevano essere regolari e codificati, comprensibili e accessibili, necessitavano di un controllo che superasse l'elaborazione emotiva, ed ecco l'emergere dell'area di Broca – ragionevolmente derivata da un precursore come F5- che presenta proprietà speculari. La necessità evolutiva per un'emissione sonora sempre più complessa e combinatoria, e la specializzazione corticale richiesta ad essa correlata, hanno permesso di derivare gli elementi cruciali per l'evoluzione del linguaggio dalle origini branchio-manuali alla produzione sonora. Parallelamente, dopo il passaggio evolutivo corrispondente alle scimmie antropomorfe, il gesto ha perso gradualmente importanza e la vocalizzazione ha acquisito, anche grazie ad un aumento della sofisticazione dell'apparato articolatorio, un'autonomia tale da rendere l'accompagnamento gestuale puramente accessorio, e questi processi avrebbero permesso il decollo del linguaggio.

In linea con questa ipotesi, Miklosi (1999) ha di seguito suggerito che il sistema di matching osservazione-esecuzione (OEMS) possa fornire una base teorica per spiegare i comportamenti imitativi inquadrati in una traiettoria evolutiva: secondo l'autore, le tappe che avrebbero portato allo sviluppo dell'OEMS consistono nella capacità di riconoscere pattern motori specie-specifici per evocare delle risposte complementari o concordanti. Conseguentemente, in una condizione di apprendimento, gli animali sarebbero in grado di eseguire un modello motorio facilitato dal comportamento del conspecifico o, in casi complessi, l'osservazione di un pattern motorio faciliterebbe la categorizzazione dell'azione determinando l'acquisizione delle

peculiarità della stessa. Dunque, secondo l'autore, l'imitazione potrebbe caratterizzare l'"anello mancante" tra il gesto e il discorso, sebbene tale proposta sia difficile da corroborare da un punto di vista evolutivo, in quanto solo le scimmie antropomorfe sono in grado di imitare, ma non possiedono il linguaggio (*ibidem*).

Il concetto di "anello mancante" in riferimento all'imitazione è stato introdotto da Donald (1991) ed è profondamente basato sul sistema specchio, in quanto quello stesso substrato neurale che permette alle scimmie di riconoscere l'azione altrui mappandola internamente consente all'essere umano di poter osservare e riprodurre fedelmente una data sequenza motoria. L'ipotesi di Donald suggerisce che una specifica forma comunicativa sia basata sull'abilità di produrre "atti consapevoli, autonomi e rappresentazionali che sono intenzionali ma non linguistici" (*ibidem*), proponendo che mentre la cultura delle scimmie antropomorfe sia basata sulla cognizione episodica e sull'apprendimento associativo, il salto evolutivo culturale e cerebrale dell'Homo Erectus ha permesso la genesi di una nuova forma di cognizione: attraverso la padronanza del corpo, verso il quale si può imporre un controllo volitivo, sarebbe divenuto possibile imitare, comunicare eventi esterni con la mimica gestuale. Questo concetto è stato successivamente ripreso da Zlatev, Persson e Gärdenfors (2005) che sottolineano il "potenziale esplicativo" della mimesi incarnata come anello mancante nella dissertazione sull'evoluzione del linguaggio. In particolare, gli autori concludono che due possibili ipotesi generalizzate possono aver condotto all'evoluzione cognitiva umana: in primo luogo, a partire dalla differenziazione tra scimmie antropomorfe e ominidi c'è stato un cruciale adattamento all'imitazione dettagliata che ha permesso lo sviluppo di veri e propri schemi imitativi pre-linguistici, rappresentazionali, intersoggettivi e interiorizzabili. Inoltre, il potenziale comunicativo scimmiesco nato in una particolare nicchia ecologica potrebbe aver spronato l'uso di gesti indicizzati e iconici che si sono successivamente evoluti in schemi rappresentativi mimetici.

L'ipotesi del sistema specchio può essere corroborata dai dati presenti in letteratura che attestano l'esistenza di omologie anatomiche – citoarchitettoniche, localizzative e di lateralizzazione – e analogie funzionali tra l'area di Broca umana e l'area F5 della scimmia. Questi dati – di seguito presentati - testimoniano la presenza di una continuità con i nostri antenati e possono aiutarci a riempire le lacune epistemologiche su molte capacità prevalentemente umane, tra cui il linguaggio.

5.2.1. F5 e BA 44: Omologie anatomiche

Il concetto di omologia - cardine nella biologia comparata – esprime l'esistenza di corrispondenze tipiche e specifiche tra i diversi organismi viventi (Nieuwenhuys, 1999). L'omologia tra BA 44 e area F5 è stata suggerita negli anni '40 (Von Bonin, 1947) sebbene sia stata considerata da alcuni autori debole (Passingham, 1995) data l'evidenza di una ricca rappresentazione oro-laringea a livello dell'area 44 umana e, al contrario, di un'importante rappresentazione manuale a livello dell'area F5 della scimmia. Tuttavia, è possibile che lo sviluppo corticale dedicato alle rappresentazioni oro-laringee possa essere dovuto alla stretta relazione evolutiva intercorsa tra parola e azione. In Fig.26 è mostrata in prospettiva laterale la corteccia cerebrale del macaco (A) e dell'uomo (B) in cui le zone colorate mostrano regioni corticali omologhe: le regioni in giallo e arancione riflettono rispettivamente la corteccia motoria primaria e la corteccia premotoria, quelle in rosso le plausibili aree omologhe F5 e BA 44.

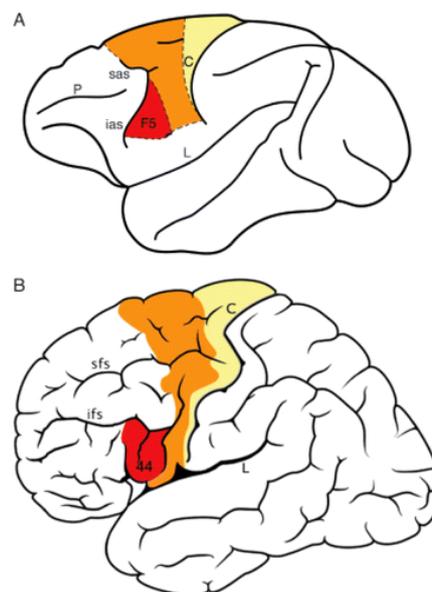


Figura 26

*Prospettiva laterale della corteccia cerebrale del macaco (A) e dell'uomo (B).
Regioni in giallo: corteccia motoria primaria; in arancione: corteccia premotoria; in rosso: aree omologhe F5 e BA 44.*

(Fogassi & Ferrari, 2007)

Più dettagliatamente, Rizzolatti e Arbib (1998) hanno postulato un graduale e progressivo sviluppo anatomico a partire dalla corteccia del macaco (A) che ha condotto alla corteccia umana (B) attraverso un processo di opercolarizzazione che spiegherebbe la derivazione omologa delle due regioni corticali.

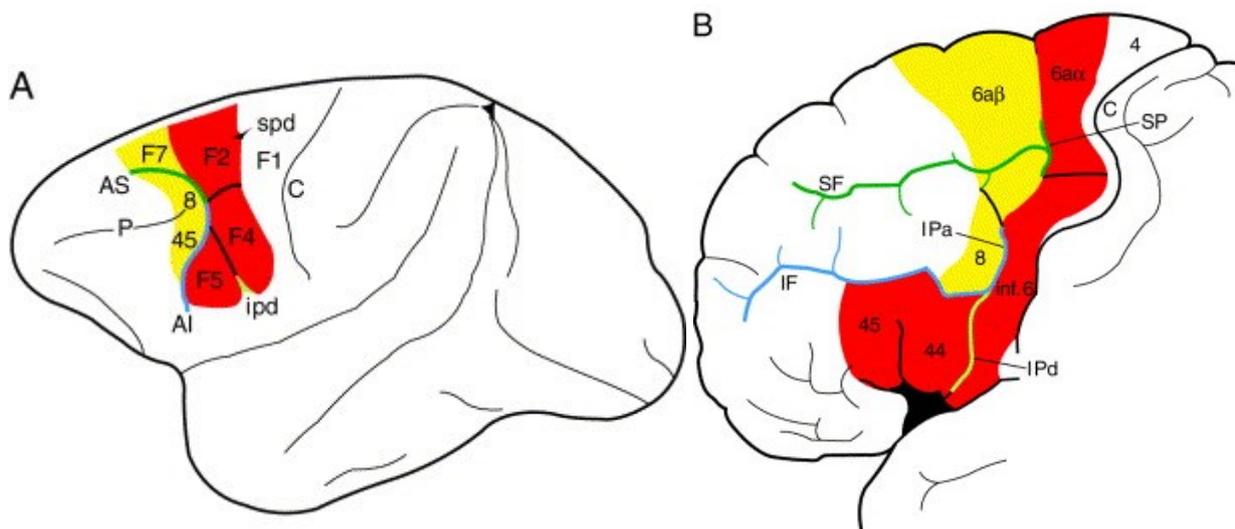


Figura 27

Anatomia frontale del macaco (A) e dell'uomo (B) in cui si assiste ad un processo di opercolarizzazione.

(ibidem)

Gli autori suggeriscono che, assunta la presenza di due solchi orizzontali frontali nell'uomo (SF e IF), l'omologo del solco arcuato della scimmia (AI) nell'uomo si sia formato a partire dall'insieme del solco frontale superiore (SF) e del solco precentrale superiore (SP), del solco frontale inferiore (IF) e del solco precentrale inferiore (IPa). Inoltre, il ramo discendente del solco precentrale inferiore (IPd) corrisponderebbe alla fossetta precentrale inferior (ipd) della scimmia; ancora, non sarebbe una coincidenza che queste corrispondenze sulcali dividano rispettivamente l'area F5 ed F4 e l'area BA 44 e BA6 (*ibidem*).

Seguendo la nomenclatura di Brodmann, è possibile osservare le aree che compongono la regione di Broca (44 e 45) sia nell'uomo (A) che nel macaco (B): nei macachi rhesus l'area 44 si localizza sulla rima caudale del braccio inferiore del solco arcuato, interamente in profondità del solco (Fig.28). Quest'area presenta una configurazione oblunga occupando una sezione importante lungo tutto il solco. Invece, nell'uomo l'area 44 riposa sulla pars opercularis dell'opercolo frontale, estendendosi dal limbo anteriore della fessura silviana al solco precentrale posteriormente e dal solco frontale inferiore superiormente verso il basso, attorno al labbro opercolare. Dalla descrizione pittorica dell'immagine è visibile l'espansione graduale dell'area 44 all'interno del cervello umano, spintasi oltre il solco arcuato e opercolarizzata. A questo avviso, Galaburda e Pandya (1982) hanno ipotizzato che l'area 44 si sia ampliata dal solco arcuato fino a formare un'ampia formazione opercolare nel lobo frontale e spingendo le cortecce più primitive verso l'insula.

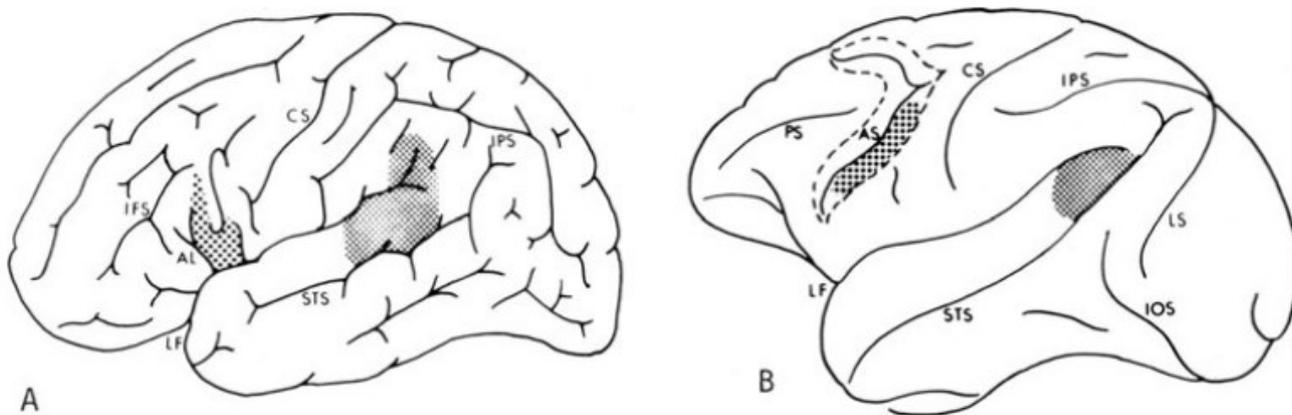


Figura 28

Raffigurazione dell'espansione e opercolarizzazione dell'area 44 nel cervello umano.

(*ibidem*)

Anche Pandya e Yeterian (1996) avevano segnalato l'identificazione di un'area con caratteristiche architetturiche simili all'area umana 44 a livello della sponda caudale del ramo inferiore del solco arcuato, che sembrava identica ad una porzione di F5.

Nel macaco, studi mielo-architetturici hanno suggerito che l'area F5 contenga tre sottocampi: il campo F5c situato nella convessità posteriore del solco arcuato inferiore e i campi F5p e F5a nel banco posteriore e sulla convessità, rispettivamente (Belmalih et al.). Dal punto di vista motorio, l'area F5p è prevalentemente associata ad atti motori manuali, mentre l'area F5c mostra una transizione dorso-ventralmente di rappresentazioni manuali e oro-facciali che si sovrappongono notevolmente (Rizzolatti et al., 1988). Difatti, la stimolazione elettrica nel fondo ventrale del solco arcuato inferiore suscita movimenti oro-facciali e delle dita nei macachi (Petrides, Cadoret & Mackey, 2005).

Dal punto di vista citoarchitetturico, è possibile esplorare in ottica comparata l'area 44 (B) e il suo omologo nel macaco (A) e constatare caratteristiche molto simili in entrambe le specie: il terzo strato contiene ampie cellule piramidali che si estendono al confine con il quarto strato, molto stretto ma visibile e sconfinato e con lo strato V che accoglie numerose cellule giganto-piramidali configurate in fila (Galaburda & Pandya, 1982).

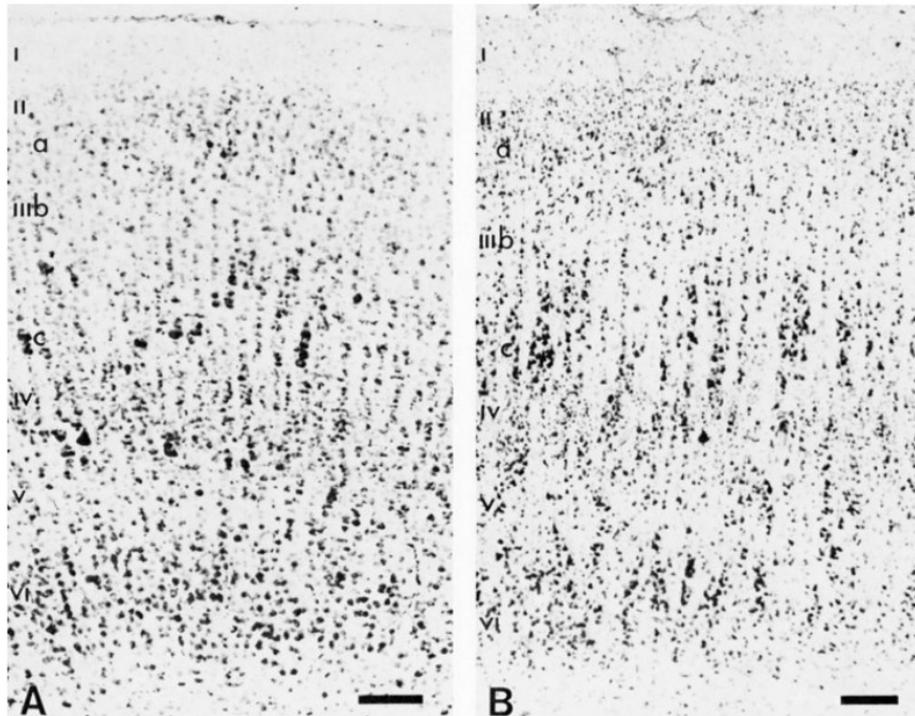


Figura 29

Confronto citoarchitettonico tra area 44 nell'uomo (B) e dell'omologo nel macaco (A).

(ibidem)

Anche Von Economo e Koskinas (1925) hanno indagato la citoarchitettura dell'area 44 – dagli autori identificata come FCBm, localizzata tra la corteccia premotoria agranulare e le aree prefrontali granulari e hanno suggerito che il fatto che una regione considerata prevalentemente prefrontale presenti disgranularità – esattamente come l'area F5 – poteva lasciar supporre che possa considerarsi omologa a quest'ultima. (Fig.30).

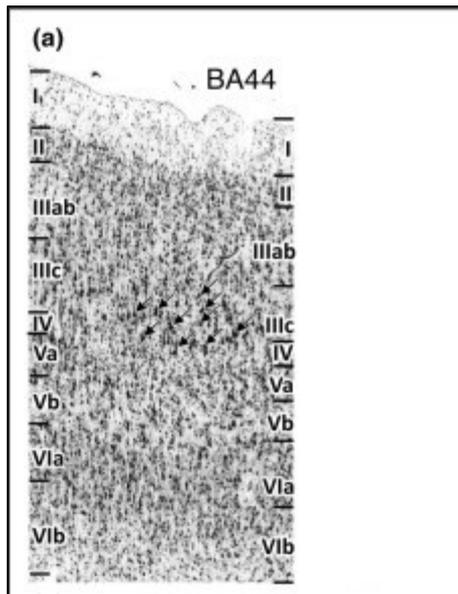


Figura 30

(*ibidem*)

Una delle spiegazioni implicate nell'evoluzione del linguaggio (Smaers et al., 2011) suggerisce che potrebbe esserci stata una specializzazione prefrontale sinistra nella scimmia a livello volumetrico di sostanza bianca rispetto a quella grigia e che gli esseri umani possano essere il caso estremo di questa tendenza evolutiva. Pertanto, resta plausibile ipotizzare che una maggiore connettività prefrontale sinistra, soprattutto a livello dell'area di Broca, possa aver costituito un fattore cruciale.

Riassumendo, sembra che l'area F5 e BA 44 possano considerarsi omologhe sia per ragioni anatomiche-localizzative sia per corrispondenze citoarchitettoniche e di mappatura rappresentazionale. Nondimeno, è stata recentemente rinvenuto un ulteriore fattore che può alimentare l'ipotesi di continuità filogenetica: la lateralizzazione. Studi di manualità motoria e preferenza della mano sulle scimmie antropomorfe hanno rilevato la presenza di simmetrie neuroanatomiche mostrando che la mano destra nei gesti sia correlata ad un'asimmetria comunicativa a livello del giro frontale inferiore sinistro e del planum temporale (Dadda, Cantalupo & Hopkins, 2006). Questa evidenza porta a supporre che la presenza di una lateralizzazione anatomica e funzionale fosse già apparsa nei primati a partire da un dominio non completo e che si sia consolidata nella specie umana (*ibidem*).

L'evidenza di una lateralizzazione scimmiesca ha contraddetto la secolare convinzione che la lateralizzazione fosse una prerogativa unicamente umana: è stato riscontrato che la discriminazione di richiami vocali specie-specifici attiva l'emisfero sinistro nelle scimmie antropomorfe (Halpern et al., 2005).

Uno studio di risonanza magnetica funzionale (Petkov et al., 2008) sul macaco ha dimostrato l'esistenza di una regione "per la voce" attraverso la rilevazione di un'attivazione preferenziale per le vocalizzazioni specie-specifiche a livello centrale della porzione anteriore del piano temporale superiore (STP). Questa evidenza stabilisce relazioni funzionali con l'evidenza che esista una regione particolarmente selettiva per la voce anche negli esseri umani, identificata a livello del banco superiore del solco temporale superiore (STS) (Belin, Zatorre & Ahad, 2002).

Anche in scimmie rhesus (Tian et al., 2001) sono state identificate regioni selettive per le vocalizzazioni specie-specifiche, in particolar modo a livello della cintura antero-laterale (AL) e caudale della corteccia uditiva: la prima sembra essere coinvolta nella selettività per le chiamate dei conspecifici, la seconda per la selettività spaziale, in merito alla posizione spaziale dello stimolo acustico. Questi risultati rivelano prove fisiologiche a favore della presenza di una specializzazione funzionale nella corteccia uditiva dei Primati. Sempre all'interno di quest'Ordine, nelle scimmie scoiattolo (Wollberg & Newman, 1972) sono state evidenziate risposte preferenziali alle vocalizzazioni specie-specifiche a livello del giro temporale superiore durante l'ascolto di stimoli acustici riferiti al repertorio specie-specifico.

Se si considera ulteriormente l'ordine dei Primati, è stata suggerita una preferenza manuale durante il raggiungimento e l'afferramento di un oggetto presentato di fronte in posizione centrale, tuttavia sembra che la mano preferita dipenda dal tipo di compito eseguito (Meguerditchian, Vauclair & Hopkins, 2013). Ancora, l'ipotesi gestuale è stata alimentata da evidenze che rivelano la presenza di un'asimmetria verso sinistra in tre specie di Grandi Scimmie: scimpanzé, gorilla e bonobo (Cantalupo & Hopkins, 2001).

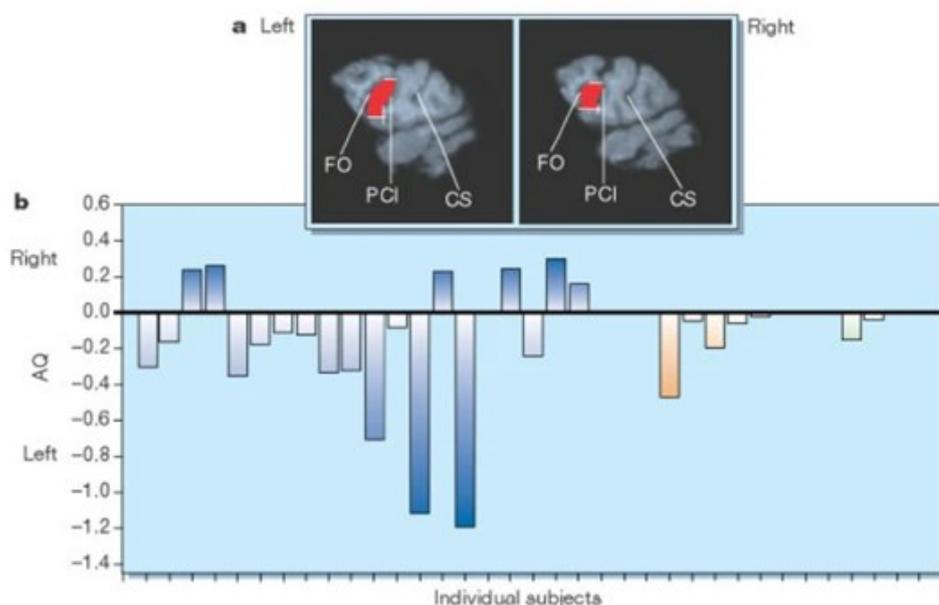


Figura 31

Rappresentazione dei quozienti di asimmetria individuali (AQ) nello scimpanzé.

FO: area fronto-orbitale; PCI: corteccia precentrale inferiore, CS: solco centrale.

(*ibidem*)

In Fig.31 l'area evidenziata in rosso rappresenta la regione omologa all'area BA 44: dal confronto emisferico è possibile osservare una maggiore asimmetria verso sinistra che è stata determinata nella maggioranza delle scimmie esaminate (n=20). L'ipotesi rivendicata dagli autori suggerisce che se nella scimmia l'area F5 – dove risiedono i neuroni specchio – è responsabile di componenti gestuali e manipolative, questo stesso sistema potrebbe essersi embrionalmente sviluppato per favorire la comunicazione gestuale per poi servire la comunicazione vocale. Un'evidenza che corrobora questa proposta è riscontrabile nel fatto per cui nei contesti specie-specifici, al fine di comunicare, le scimmie sfruttano gesti parzialmente referenziali e intenzionali e sorprendentemente sono messi in atto preferenzialmente con la mano destra, controllata controlateralmente dall'emisfero sinistro, in cui si rinviene la lateralizzazione (*ibidem*).

Inoltre, ulteriori evidenze (Meguerditchian, Vauclair & Hopkins, 2013) attestano che nei babbuini, negli scimpanzé e nell'uomo l'uso della mano destra tende ad aumentare per i gesti comunicativi lasciando ancora aperta e irrobustita la possibilità che la lateralizzazione del linguaggio possa essersi evoluta a partire da un sistema gestuale già lateralizzato nell'antenato comune di babbuini, gorilla, bonobo e scimpanzé almeno 30-40 milioni di anni fa (*ibidem*). Tuttavia, alcuni autori hanno suggerito che possa essere l'impatto culturale a

determinare la lateralizzazione: negli scimpanzé la dominanza destra si osserva in cattività ma non è descritta nelle scimmie in natura, suggerendo che la cattività determini l'artefatto di essere allevati ed esposti costantemente in un ambiente destrorso e mettendo in discussione che tale dominanza possa considerarsi un tratto tipico della specie specie (McGrew & Marchant, 1997).

Infine, un esperimento recentissimo (Becker et al., 2022) effettuato mediante risonanza magnetica anatomica sui babuini rivela che la comunicazione gestuale – e non l'azione manipolativa – correla con l'asimmetria in profondità della regione controlaterale del solco arcuato inferiore. Questo dato suggerisce una lateralizzazione nella comunicazione gestuale. Il fatto che questa non sia presente per quanto riguarda le azioni manipolative, mostra una doppia dissociazione nella manualità, in cui il gesto, lateralizzato controlateralmente nella profondità del solco arcuato, potrebbe tracciare una continuità filogenetica con il linguaggio umano, quindi suggerendo che questa specializzazione possa essere più ancestrale di quanto considerato, come suggeriscono gli autori, ereditata da un antenato più antico delle grandi scimmie e delle scimmie del vecchio mondo, 25-35 milioni di anni fa (*ibidem*).

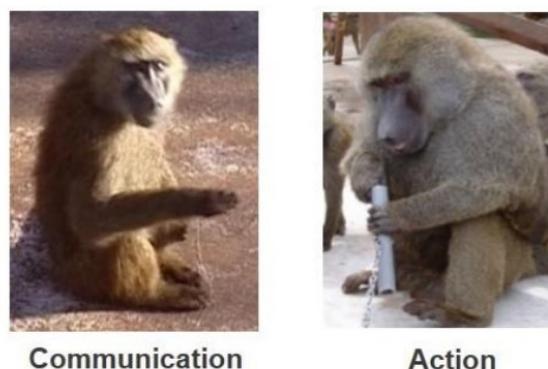


Figura 32

Confronto tra comunicazione gestuale e azione manipolativa nei babuini.

(*ibidem*)

Dunque, la corrispondenza di lateralizzazione tra gesto e linguaggio rinvigorisce l'ipotesi secondo cui la produzione vocale umana possa essersi evoluta a partire da atti gestuali, supportati da una specializzazione

emisferica condivisa con il linguaggio, inoltre, è plausibile che la comunicazione gestuale sia stata successivamente selezionata sottoforma di sistemi vocali mediante il matching vocalizzazione-gesto.

5.2.2. F5 e BA 44: Omologie funzionali

Come accennato in precedenza, da un punto di vista citoarchitettonico e anatomico, l'area F5 della scimmia si può ragionevolmente considerare omologa all'area BA 44 nell'uomo. Funzionalmente, l'area F5 presenta zone di rappresentazione di atti motori eseguiti con mano e bocca (Rizzolatti et al., 1988). Infatti, studi di registrazione e microstimolazione intracorticale hanno mostrato che nella porzione più rostrale di F5 si rinviene un'ampia zona di rappresentazione dei movimenti distali manuali con una scarica neuronale correlata a specifici atti motori diretti all'obiettivo come afferrare, trattenere o strappare un oggetto ed è plausibile che questi diversi cluster neuronali possano custodire un vocabolario motorio accessibile a stimoli somatosensoriali e visivi (*ibidem*). Difatti, l'area F5 è direttamente connessa con la corteccia motoria primaria, con l'area somatosensoriale secondaria, e con il lobulo parietale inferiore (aree AIP e PFG) (Luppino et al., 1999; Rozzi et al. 2006).

Classicamente, l'area 44 è considerata una regione linguistica, tuttavia, un esperimento fMRI (Buccino et al., 2013) ha documentato a livello della BA 44 un'attivazione somatotopica sulla base dell'effettore utilizzato per svolgere l'azione: nel dettaglio, la regione è stata attivata lateralmente dall'osservazione di azioni di bocca e, più dorsalmente, dall'osservazione di azioni di mano. L'evidenza di una regione di rappresentazione buccale e manuale – esattamente come in F5 – svela un'ulteriore omologia a supporto dell'ipotesi che queste due aree siano appannaggio di funzioni simili sottese ad effettori comuni, non casualmente i medesimi che sono meccanicamente implicati nella comunicazione vocale e gestuale.

Inoltre, sembra che i pazienti afasici di Broca – in assenza di aprassia – presentino una specifica compromissione nel sequenziare immagini che rappresentano azioni – transitive o intransitive – eseguite da un agente umano ma non mostrano deficit nel sequenziare eventi fisici (Fazio et al., 2009). A livello della scimmia, invece, si osserva un'attivazione neuronale durante l'osservazione di attività dirette all'obiettivo ma non verso attività pantomimiche o gesti intransitivi (Gallese et al., 1996). Sebbene al livello evolutivo della scimmia non si assista ad un coinvolgimento neuronale per i gesti intransitivi altrimenti presente nell'essere umano, uno studio di elettroencefalografia (EEG) (Nyström, 2008) ha indicato una maggiore soppressione mu – che riflette l'attivazione del sistema mirror – durante l'osservazione di movimenti transitivi rispetto ai

movimenti intransitivi, sia per bambini che per adulti, ulteriormente rivelando la presenza di un'attività mirror anche in uno stadio ontogeneticamente precoce. In aggiunta, Binkofski e colleghi (1999) hanno implementato uno studio in cui i soggetti avrebbero dovuto manipolare oggetti complessi per esplorarne le caratteristiche macrogeometriche o una sfera liscia e hanno riscontrato che la sola manipolazione di oggetti complessi attivava l'area 44, oltre all'area somatosensoriale seconda (SII) e ad un'area del solco intraparietale (AIP). Non casualmente, questa stessa rete (F5, SII, AIP) si attiva corticalmente nella scimmia durante compiti manipolativi (Fadiga et al., 2000). Inoltre, in uno studio fMRI di Ehrsson e colleghi (2000) è stato dimostrato che specificatamente la presa di precisione (abduzione fine tra la punta dell'indice e il pollice) ha determinato un'attivazione focale dell'area 44, in cui questo peculiare atto motorio sembra rappresentato, e questa stessa rappresentazione è rinvenibile nell'area F5 della scimmia, che accoglie un ampio cluster neuronale per la presa di precisione. D'altronde, esattamente come l'essere umano, anche le scimmie utilizzano una conformazione manuale specifica per il tipo di oggetto da afferrare attraverso una modellatura congeniale all'affordance dell'oggetto da manipolare (Castiello, 2005).

Ancora, Chao e Martin (2000) hanno attestato che anche la mera osservazione di strumenti – e non animali, volti o case - può attivare un'area all'interno del solco precentrale, corrispondente all'area BA 44 e il lobulo parietale sinistro e l'osservazione di un oggetto manipolabile sembra attivare una rete parieto-premotoria equivalente a quella delle scimmie (Rizzolatti & Luppino, 2001).

È particolarmente interessante notare che la rappresentazione dell'azione a livello dell'area di Broca è elicitata dalla sua manifestazione acustica, sia nella scimmia che nell'uomo (Kohler et al., 2002). Infatti, i neuroni specchio audiovisivi in F5 mostrano un'attivazione sia in corrispondenza dell'esecuzione (e dell'osservazione) di una specifica azione, sia quando l'animale ne percepisce unicamente il suono, come strappare un foglio di carta (*ibidem*). Dunque, questa particolare categoria neuronale - localizzata nell'omologo dell'area 44 - non solo presenta la proprietà di rappresentare il contenuto di un'azione, ma è anche in grado di accedervi attraverso la sola controparte acustica per estrarne un significato. Questa straordinaria capacità di codificare i contenuti astratti attraverso una corrispondenza sonora e la possibilità di poterne mappare un contenuto informativo testimonia ancora una volta il ragionevole coinvolgimento dei neuroni mirror nell'evoluzione del linguaggio, cui avrebbero contribuito mediante un raffinato processo dove "l'azione diventa informazione" (*ibidem*).

In sintesi, sembra che l'area di Broca non sia appannaggio unicamente del linguaggio ma possa presiedere a molteplici funzioni motorie rappresentazionali: svolge un ruolo cruciale nella produzione aperta e nascosta di azioni, in particolare durante un compito di rotazione mentale finalizzato al riconoscimento della mano (Parsons et al., 1995). Quest'area è attivata anche durante la denominazione dell'utilizzo di uno strumento (Grafton et al., 1997), probabilmente necessaria per comprenderne non solo la semantica linguistica ma anche quella motoria. Quest'area è ulteriormente sensibile durante la preparazione del movimento delle dita in relazione ad un movimento copiato (Krams et al., 1998) e l'apprendimento di sequenze motorie manuali esplicite e implicite (Seitz & Roland, 1992).

Finkelnburg (1870) ha avanzato l'ipotesi secondo cui l'afasia potesse essere descritta da una forma di "asimbolia", che si manifesta nell'incapacità di esprimere e comprendere i simboli. Questa alterazione delle competenze simboliche non si concretizza unicamente nella modalità linguistica ma anche nel simbolismo intrinseco al movimento. Difatti, studi su pazienti afasici rivelano una compromissione nell'utilizzo e riconoscimento di segni, gesti e pantomima: Gainotti e Lemmo (1976) attraverso uno studio effettuato su pazienti cerebrolesi – tra cui afasici- è stato mostrato che in un compito di interpretazione simbolica gestuale gli afasici hanno conseguito performance significativamente peggiori rispetto agli altri gruppi con un tasso di errore correlabile a quello ottenuto nel task verbale. In un ulteriore studio (Saygin et al., 2004) i pazienti afasici hanno mostrato un'alterazione significativa durante un compito di matching azione-immagine rispetto ai controlli, manifestando una compromissione extralinguistica e linguistica. Recentemente, è stato dimostrato che i pazienti aprassici brachiomaneali - caratterizzata da difficoltà nell'imitazione di gesti mostrati dall'esaminatore - che presentavano anche un'importante afasia produttiva presentavano una compromissione nella comprensione dei gesti, la cui gravità era correlata all'estensione delle lesioni nella pars opercularis e nella pars triangularis dell'IFG sinistro (Pazzaglia et al., 2008).

Dopo aver constatato le innumerevoli implicazioni dell'area di Broca in meccanismi di natura motoria, risulterebbe ragionevolmente spontaneo domandarsi perché un'area prevalentemente deputata alla produzione linguistica accolga tutte queste caratteristiche motorie, preferenzialmente riferite ad effettori buccali e manuali. Può essere considerata una mera coincidenza? O al contrario, potremmo considerare questa evidenza come ulteriore pezzo da aggiungere al puzzle dell'evoluzione del linguaggio?

Ancora, al di là della generica corrispondenza tra azione e linguaggio, potrebbero i singoli passi che fluidamente si concatenano per generare la parola e l'azione essere considerati termini della medesima equazione? Se l'azione è il prodotto di un gerarchico concatenamento di atti motori e il linguaggio è l'esito della generativa sequenza di parole, potrebbero queste due forme comunicative organizzarsi attorno ad una sintassi condivisa?

5.3. Tra azione e linguaggio: la sintassi motoria

Le azioni, per definizione, sono composizioni gerarchiche di atti motori più semplici dirette verso un obiettivo (Grafton & Hamilton, 2007). Affinché avvenga la decodifica di un'azione, è necessario integrare le caratteristiche visuo-cinematiche di basso livello con la corrispondente intenzione dell'agente attraverso un processo rappresentazionale di alto livello. L'intenzione che riveste ogni singolo atto si estrinseca in movimenti che il nostro cervello deve categorizzare mediante un insieme di regole, una sintassi motoria a cui accedere per generare e comprendere un'azione e l'esistenza di un "vocabolario motorio" (Fadiga et al., 2000) e di un "homunculus sintattico" (Grodzinsky & Santi, 2008) a livello cerebrale rende plausibile la compartecipazione tra azione e linguaggio e la loro somiglianza operativa e comunicativa. La stretta relazione che intercorre tra azione e linguaggio è stata corroborata da innumerevoli studi: in un lavoro precedentemente esposto (Fazio et al., 2009) è stata documentata un'alterazione nel sequenziare immagini di azioni transitive e intransitive in pazienti affetti da afasia di Broca. Inoltre, questa ridotta capacità sembrava essere correlata ad una compromissione nel sequenziare segmenti frasali e sillabici. Gli autori interpretano questa correlazione suggerendo che, nel sequenziare le azioni umane, i soggetti avrebbero dovuto attingere al proprio repertorio motorio, accedendo alle unità semplici dell'azione al fine di ristrutturarla pragmaticamente mediante una risonanza motoria. Ne deriva che l'area di Broca sia coinvolta nella codifica della struttura gerarchica delle azioni mediante regole pragmatiche attraverso un processo di astrazione e che, di riverbero, il linguaggio possa essere il "riflesso eloquente di un meccanismo computazionale condiviso da più domini" (*ibidem*). Un esperimento di TMS accoppiata a EMG (Seyal et al., 1999) ha mostrato che l'attività elettromiografica evocata nella mano dominante dei partecipanti era stata potenziata durante l'attività di lettura, in particolare qualche millisecondo prima della presentazione delle risposte da leggere, suggerendo come la preparazione alla lettura comporti un aumento dell'eccitabilità corticale in regioni non direttamente coinvolte con il

linguaggio. Inoltre, Gentilucci e colleghi (2001) in un esperimento comportamentale hanno presentato ai partecipanti due categorie di oggetti: uno grande e uno piccolo, ed era stato chiesto loro di afferrarli e – in una data condizione – di aprire la bocca durante l’afferramento. I risultati hanno straordinariamente dimostrato che l’apertura e la velocità labiale aumentavano proporzionalmente quando il movimento era diretto verso l’oggetto di grandi dimensioni. In un altro esperimento (Gentilucci, 2003) i partecipanti dovevano pronunciare segmenti sillabici quali /ba/ o /ga/ durante l’osservazione di un individuo che afferrava oggetti di diverse dimensioni; anche in questo caso è stata documentata una modifica nella cinematica dell’apertura labiale e dello spettro vocale proporzionalmente influenzata dalla grandezza dell’oggetto afferrato. In un ulteriore studio (Gentilucci et al., 2004) bambini e adulti dovevano osservare un agente che afferrava una ciliegia o una mela portandoli verso la bocca e avrebbero dovuto pronunciare – in corrispondenza della fine dell’azione – la sillaba /ba/. Ancora una volta, dai risultati emerge che, durante l’osservazione dell’azione, la dimensione del frutto ha proporzionalmente influenzato la cinematica configurazionale delle labbra e le formanti vocali, in questo ultimo caso selettivamente per il tipo di azione osservata, che fosse afferrare o portare verso la bocca. A tal proposito, gli autori hanno ipotizzato che alcuni fonemi potrebbero derivare da posture articolatorie della bocca suscitate da particolari atti motori configurazionali del braccio: alcuni fonemi sarebbero dunque originati a partire dallo scopo di un atto motorio, inizialmente per favorire uno scambio intra-specifico e successivamente sarebbero stati integrati ad ulteriori elementi per costruire una semantica più raffinata per veicolare un messaggio ad un gruppo sociale più ampio; questa speculazione è coerente con la proposta secondo cui esiste un parallelismo tra suono e significato e per cui alcune vocali presentano maggiore ampiezza perché riferite ad elementi geometricamente grandi, mentre ampiezze inferiori riflettono un elemento più piccolo (Paget, 2013).

Dopo gli studi descritti, Bernardis e Gentilucci (2006) hanno voluto verificare l’influenza reciproca tra esecuzione gestuale e pronuncia della parola ipotizzando che l’esecuzione di un gesto modificasse gli spettri vocali di una parola avente il medesimo significato: il disegno sperimentale era basato sull’evidenza secondo cui la pronuncia di una parola referenziale come “ciao” - che implica una più stretta interazione – determinasse un’apertura buccale interna anteriore e l’avanzamento della lingua, contrariamente ad una parola come “stop” – che introduce un evitamento – in cui si assiste alla chiusura buccale e ad una retrazione della lingua. Dai risultati emerge che la formante F2 delle parole pronunciate (ciao, stop, no) aumentava in corrispondenza

dell'esecuzione di un gesto con il medesimo significato; al contrario, l'emissione di un gesto privo di significato non influiva sulla formante. Un riscontro interessante è che il gesto rafforzava la parola ma non viceversa e questo è spiegabile dal fatto che il gesto sia una forma comunicativa interpersonale e prossimale, mentre la parola può anche assumere uno spazio distale e invisibile (*ibidem*).

Infine, l'utilizzo di strumenti condivide somiglianze con il linguaggio in termini di principi computazionali sottostanti, specificatamente nell'elaborazione sequenziale gerarchica complessa. Non sembra casuale che l'area 44 – dedicata alla sequenzialità grammaticale – sia stata rinvenuta anche come responsabile dell'uso degli strumenti nell'uomo; questa condivisione di un substrato comune per l'esecuzione e la percezione sia del linguaggio che dell'azione può essere adattivamente legittimata da una massimizzazione del potere computazionale di risorse cerebrali limitate finalizzata ad economizzare il calcolo neurale (Higuchi et al., 2009). Inoltre, è stato riscontrato che la fabbricazione di strumenti archeologici documentati determina un'attivazione dell'area 44 nell'uomo (Stout & Chaminade, 2007), supportando la prospettiva gradualista secondo cui i correlati neurali del comportamento sequenziale – esemplificato nell'uso di strumenti – esistessero in forma rudimentale già nell'antenato comune e che siano stati successivamente stati adattati per supportare la funzione linguistica.

In merito alla sintassi, una teoria particolarmente interessante è quella del vincolo lessicale (Nowak, Plotkin & Jansen, 2000) secondo cui la capacità sintattica sia emersa in risposta all'aumento lessicale: se una specie incrementa gradualmente i segnali comunicativi, raggiungerà una soglia in cui le informazioni scambiate saranno antieconomiche rispetto alle combinazioni preesistenti, dovute a limiti di memoria e produzione. Se la si osserva attraverso questa lente, la sintassi può essere letta non più come sola struttura del linguaggio, ma come un sistema di codifica con cui gli organismi percepiscono gli eventi; non a caso, le componenti base dell'azione (agente, paziente, azione) corrispondono alle funzioni grammaticali (soggetti, predicati, congiunzioni, oggetti diretti e indiretti). Dunque, la sintassi è ubiquitaria, universalmente costante negli eventi naturali; ne deriva la riflessione che la capacità di percepire gli eventi possa aver subito un'esternalizzazione comunicativa che si è riflessa nel linguaggio. Non a caso, gli eventi naturali sono strutturati gerarchicamente, in termini di attori che interagiscono in modo intenzionale e la sintassi, in questa prospettiva, emergerebbe nelle specie che manifestano “urgenza di comunicare ad altri le percezioni degli eventi naturali” (Zuberbühler, 2020).

5.4. LIS e correlati neurali

Corballis (2009) ha insistito sulla provenienza gestuale del linguaggio suggerendo che questo “sistema incarnato” abbia una manifestazione anche nel linguaggio dei segni (LIS). Infatti, prove recenti attestano che il LIS presenta una sofisticazione grammaticale e semantica non dissimile da quella del linguaggio parlato.

Dal punto di vista ontogenetico, è stato riscontrato che bambini esposti al LIS sin dall’infanzia imparano tale linguaggio con la medesima facilità e naturalezza dei bambini convenzionalmente esposti alla parola, attraversando parallelamente una fase di “balbettio” manuale (Petitto & Marentette, 1991). In particolare, le somiglianze tra il babbling gestuale e quello vocale hanno portato a supporre che il balbettio sia il risultato di una capacità linguistica amodale sottoposta ad un controllo maturativo per generare successivamente una costellazione di unità sillabiche (*ibidem*).

Se si pensa al linguaggio parlato, è possibile osservare che sebbene quest’ultimo sia restituito cross-modalmente, è prevalentemente mediato dalla modalità sensoriale acustica ed è interessante che non sia espresso nella modalità sensoriale dominante dell’essere umano, che è incontrovertibilmente la visione. Dunque, se la nostra modalità acustica è inferiore nel passaggio informazionale, perché supporta ciò che è innegabilmente la nostra più importante forma di comunicazione (Armstrong, Wilcox & Wilcox, 2007)? Tuttavia, ammessa la teoria gestuale, è plausibile ipotizzare che la nostra modalità sensoriale dominante abbia mediato l’origine del linguaggio attraverso la comprensione pittorica dalle prime rudimentali forme di comunicazione gestuali. Premesso questo, non sarebbe bizzarro che negli individui compromessi acusticamente la visione possa supportare e vicariare la comunicazione come sistema già pre-cablato ed equipaggiato per poter conseguire le medesime potenzialità della lingua parlata.

La produzione del linguaggio implica la rapida integrazione e sequenzialità dei movimenti della lingua, delle labbra e delle corde vocali, al contrario, la produzione del LIS coinvolge i movimenti delle mani e delle braccia – articolatori più massicci e più lenti – all’interno di uno spazio corporeo molto più esteso (Emmorey, Mehta & Grabowski, 2007). L’esistenza del linguaggio dei segni dimostra che la produzione vocale non è una modalità necessaria per il linguaggio: la semantica e la complessità strutturale del linguaggio può assurgere anche alla forma gestuale. Inoltre, LIS e parola non condividono i medesimi obiettivi percettivi: da un lato questi sono visivi, dall’altro uditivi e, posta la chiara differenza percettiva e articolatoria, la somiglianza

neurobiologica tra queste forme comunicative dovrebbe risiedere ad un livello più astratto, ovvero nelle proprietà strutturali e semantiche del linguaggio (Blanco-Elorrieta et al., 2018).

A questo proposito, studi lesionali e di neuroimmagine hanno mostrato che anche la produzione del linguaggio dei segni è fortemente lateralizzata a sinistra (Corina, Jose-Robertson et al., 2003) e che l'area di Broca è impegnata in questa produzione (Petitto et al., 2000). In particolar modo, in un esperimento (*ibidem*) è stata riscontrata l'attivazione della corteccia frontale inferiore di sinistra quando i non udenti producevano gesti significativi e del planum temporale bilateralmente quando li osservavano. Quest'ultimo dato – come suggerito dagli autori - porterebbe a confutare la credenza secondo cui il planum temporale possa essere dedicato esclusivamente all'elaborazione del suono, in quanto potrebbe essere specializzato per processare proprietà più astratte e figurate mediante l'esistenza di un tessuto neurale polimodale (*ibidem*).

In uno studio (Inubushi & Sakai, 2013) è stato chiesto a partecipanti sordi segnanti di individuare errori lessicali, sintattici o contestuali all'interno di frasi espresse mediante linguaggio dei segni; i risultati suggeriscono che l'attività nelle aree frontali deputate al linguaggio aumentava gradualmente - espandendosi ventralmente – proporzionalmente alla complessità linguistica frasale. In dettaglio, l'attenzione verso gli errori sintattici determinava un'attivazione nella *pars opercularis* e *triangularis* e nell'*orbitalis* durante la rilevazione di errori contestuali.

Inoltre, in un altro studio (MacSweeney et al., 2002) è stato dimostrato che l'elaborazione audiovisiva o unicamente visiva – per i non udenti - recluta i medesimi sistemi corticali: sia sordi che osservavano un videoclip di frasi nel linguaggio dei segni e normo udenti che vedevano e ascoltavano le stesse frasi hanno mostrato dei cluster attivazionali bilaterali a livello della regione temporale medio/superiore e prefrontale inferiore, quei territori corticali che costituiscono il sistema linguistico di base, indipendentemente dalla modalità con cui veniva espresso.

Uno studio finlandese (Levänen et al., 2001) ha ulteriormente corroborato l'evidenza di un'attivazione del sistema linguistico di base anche per il LIS. In questo studio è stata implementata la magnetoencefalografia (MEG) durante l'osservazione passiva del linguaggio dei segni in soggetti non udenti congeniti e soggetti udenti e l'osservazione passiva del LIS ha attivato automaticamente le regioni IFL e STS bilateralmente in entrambi i gruppi. Gli autori hanno inoltre suggerito che, data l'ampia sovrapposizione attivazionale per il linguaggio dei segni e l'osservazione di azioni (anche senza significato linguistico), si potrebbe postulare che

il linguaggio si sia evoluto a partire dai gesti facciali e branchio-manuali, coerentemente con quanto postulato da Rizzolatti e Arbib (1998).

In un interessante studio americano (Neville et al., 1998) sono stati reclutati partecipanti udenti madrelingua, non udenti e udenti con competenze comunicative con l'American Sign Language (ASL) ed è stato riscontrato che ogni individuo durante l'elaborazione della lingua madre (udenti con l'inglese, sordi con ASL e udenti con entrambi) ha mostrato un'attivazione significativa lateralizzata a sinistra nelle strutture che presiedono convenzionalmente alle funzioni linguistiche.

Ancora, in uno studio svedese (Söderfeldt et al., 1997) è stata indagata la percezione del linguaggio dei segni e della lingua parlata in un gruppo di soggetti sani che conoscevano la lingua dei segni svedese, i quali, sottoposti a tomografia a emissione di positroni (PET) avrebbero dovuto elaborare (i) il linguaggio dei segni (ii) il parlato (iii) il parlato con bocca coperta, (iv) il parlato con una colonna sonora e (v) un volto immobile. I risultati rivelano una reciproca relazione di attivazione nelle aree di percezione del linguaggio nella modalità visiva e uditiva, portando gli autori a concludere che, quando i soggetti hanno attinto al veicolo visivo per l'elaborazione del linguaggio dei segni, è stata elicitata la medesima anatomia funzionale che solitamente sollecita l'elaborazione del linguaggio parlato.

Una particolarità intrinseca al linguaggio dei segni è la gestione dello spazio: quest'ultimo assume convenzionalmente un'accezione topografica, finalizzata alla mappatura di una posizione o un orientamento di oggetti, persone e luoghi nel mondo. Tuttavia, nel linguaggio dei segni lo spazio può anche non intrattenere alcuna relazione spazialmente vincolata, al contrario, può assumere un significato referenziale interpersonale (MacSweeney et al., 2008). Nell'elaborazione del linguaggio dei segni è stata assegnata una funzione cruciale al lobo parietale: è stato suggerito un coinvolgimento del lobulo parietale sinistro nel monitoraggio propriocettivo durante la produzione dei segni (Emmorey, Mehta & Grabowski, 2007). Al contrario, il giro sopramarginale nel lobulo parietale inferiore sinistro (IPL) sembra avere un ruolo importante nell'elaborazione fonologica del linguaggio dei segni in cui i segni prodotti possono essere descritti da tre parametri fonologici: forma della mano, posizione e movimento (Sandler & Lillo-Martin, 2006). Ancora non casualmente, l'IPL costituisce un settore fondamentale del meccanismo mirror: nella scimmia, i neuroni in questa regione

scaricano durante l'esecuzione e l'osservazione di un'azione (Kilner & Lemon, 2013) e negli esseri umani, la regione analogica risponde anche ad azioni intransitive e pantomime (Rizzolatti & Craighero, 2004).

Il fatto che parte dell'elaborazione del linguaggio dei segni sia mediata da quegli stessi meccanismi di risonanza motoria tipici del circuito mirror potrebbe essere un ulteriore indizio a favore del coinvolgimento di quest'ultimo nell'evoluzione del linguaggio: se tale meccanismo assume una funzione elaborativa anche in assenza della componente vocale ma unicamente mediante quella visivo-gestuale può essere indicativo del fatto che il gesto può essere sovrapposto al linguaggio nella sua dinamica comunicativa.

CONCLUSIONI

In conclusione, l'indagine relativa all'evoluzione del linguaggio ha permesso di considerare come ragionevole l'ipotesi che questa facoltà possa derivare dalla comunicazione gestuale dei nostri cugini antenati. In particolare modo, data la necessità epistemologica di consegnare all'evoluzione della specie la maggior parte delle domande - in virtù della continuità filogenetica ed evolutiva che lega le diverse specie - investe fondamentale importanza il comportamento comunicativo dei primati non umani. Quest'Ordine etologico risulta essere particolarmente flessibile nella comunicazione gestuale, a scapito di una statica rigidità nei pattern di vocalizzazione e, sebbene questa evidenza sarebbe apparentemente in contraddizione con la modalità vocale con cui si è sviluppato il linguaggio nell'uomo odierno, è plausibile che proprio a partire dal gesto la modalità vocale possa aver acquisito gradualmente autorità espressiva.

Il presente elaborato corrobora l'ipotesi sul meccanismo mirror suggerita da Rizzolatti e Arbib (1998), secondo cui sarebbe possibile riscontrare un fedele precursore del linguaggio in una sofisticazione e complessificazione del meccanismo mirror, basato sul riconoscimento e comprensione dell'azione - o atto motorio - altrui mediante una risonanza interna mappata motoricamente. Ed ecco che i pezzi dell'intricato puzzle iniziano ad unirsi e ad acquisire un significato evolutivo: non può essere casuale, ad esempio, che l'area che ospita i neuroni specchio nella scimmia - l'area F5 - sia l'omologo anatomico e funzionale di una regione dell'area che nell'uomo governa la produzione del linguaggio umano - l'area BA 44 nell'area di Broca. Difatti, una stretta somiglianza citoarchitettonica, funzionale e anatomica lega le due regioni. Inoltre, l'assetto duale rinvenibile nella comunicazione vocale tra emittente e destinatario è paragonabile all'interazione tra attore e osservatore nella comunicazione gestuale, entrambe basate su negoziazioni di significato e su una sintassi analoga - intesa come capacità di concatenare sequenzialmente eventi fenomenologicamente significativi - che siano atti motori o parole. Ancora, lo scambio informativo in entrambi i casi è basato su un principio di parità, per cui ciò che è valido per l'emittente lo è ugualmente per il destinatario.

In sintesi, secondo l'ipotesi sostenuta, il meccanismo mirror potrebbe aver rappresentato la base per l'emergere di un dialogo primitivo mediante l'uso di una grammatica prelinguistica, in cui sarebbe stato possibile il riuso di una comunicazione intenzionale stampata sul sistema di azione. In tal senso, a partire dal matching tra gesti oro-facciali e branchio-manuali, sarebbe stata gradualmente integrata la modalità vocale per garantire

l'espansione delle possibilità comunicative sociali. Di riverbero, la possibilità di accedere ad una maggiore referenzialità comunicativa sempre più complessa avrebbe richiesto l'occorrenza di una regione frontale che ne potesse governare l'esecuzione e avrebbe favorito una pressione selettiva per l'emergere dell'area di Broca – gradualmente espansa e opercolarizzata - a partire dalla sede primordiale dei neuroni specchio – l'area F5.

La straordinaria legittimità e plausibilità delle evidenze mostrate lascia presagire che non si tratti di una mera coincidenza e che, sebbene la naturale curiosità scientifica non consenta ancora di attingere ai meandri dell'origine del linguaggio, resta possibile ipotizzare che la nostra misteriosa capacità linguistica possa essere derivazione di quello stesso meccanismo che ci consente – in quanto umani e in quanto animali - di comprendere l'alterità pur conservando l'identità.

BIBLIOGRAFIA

- Abe, K., & Watanabe, D. (2011). Songbirds possess the spontaneous ability to discriminate syntactic rules. *Nature neuroscience*, 14(8), 1067-1074.
- Aboitiz F. (2018). A Brain for Speech. Evolutionary Continuity in Primate and Human Auditory-Vocal Processing. *Frontiers in neuroscience*, 12, 174.
- Acharya, A. B., & Wroten, ML. (2022). Wernicke aphasia. In *StatPearls [Internet]*. StatPearls Publishing.
- Adkins-Regan, E. (1981). Effect of sex steroids on the reproductive behavior of castrated male ring doves (*Streptopelia* sp.). *Physiology & behavior*, 26(4), 561-565.
- Aitken P. G. (1981). Cortical control of conditioned and spontaneous vocal behavior in rhesus monkeys. *Brain and language*, 13(1), 171–184.
- Almairac, F., Herbet, G., Moritz-Gasser, S., de Champfleury, N. M., & Duffau, H. (2015). The left inferior fronto-occipital fasciculus subserves language semantics: a multilevel lesion study. *Brain Structure and Function*, 220(4), 1983-1995.
- Ambrose, S. H. (2010). Coevolution of composite-tool technology, constructive memory, and language: implications for the evolution of modern human behavior. *Current Anthropology*, 51(S1), S135-S147
- Amunts, K., & Zilles, K. (2006). A multimodal analysis of structure and function in Broca's region. *Broca's region*, 17-30
- 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.
- Arbib, M. A. (2012). How the brain got language: The mirror system hypothesis (Vol. 16). Oxford University Press.
- Arensburg, B., Schepartz, L. A., Tillier, A. M., Vandermeersch, B., & Rak, Y. (1990). A reappraisal of the anatomical basis for speech in Middle Palaeolithic hominids. *American Journal of Physical Anthropology*, 83(2), 137-146.

- Armstrong, D. F., Wilcox, S. E., & Wilcox, S. (2007). *The gestural origin of language*. Oxford University Press.
- Balter, M. (2010). Animal communication helps reveal roots of language.
- Bartha-Doering, L., Kollndorfer, K., Schwartz, E., Fischmeister, F. P. S., Alexopoulos, J., Langs, G., ... & Seidl, R. (2021). The role of the corpus callosum in language network connectivity in children. *Developmental science*, 24(2), e13031.
- Basilakos, A., Smith, K. G., Fillmore, P., Fridriksson, J., & Fedorenko, E. (2018). Functional characterization of the human speech articulation network. *Cerebral Cortex*, 28(5), 1816-1830.
- Bastock, M. (2018). *Courtship: an ethological study*. Routledge.
- Beck, B. B. (1980). *Animal tool behavior*. Garland STPM Pub.
- Becker, Y., Claidière, N., Margiotoudi, K., Marie, D., Roth, M., Nazarian, B., ... & Meguerditchian, A. (2022). Broca's cerebral asymmetry reflects gestural communication's lateralisation in monkeys (*Papio anubis*). *Elife*, 11, e70521.
- Behbehani, M. M. (1995). Functional characteristics of the midbrain periaqueductal gray. *Progress in neurobiology*, 46(6), 575-605.
- Belin, P., Zatorre, R. J., & Ahad, P. (2002). Human temporal-lobe response to vocal sounds. *Cognitive Brain Research*, 13(1), 17-26.
- Belmalih, A., Borra, E., Contini, M., Gerbella, M., Rozzi, S., & Luppino, G. (2009). Multimodal architectonic subdivision of the rostral part (area F5) of the macaque ventral premotor cortex. *Journal of Comparative Neurology*, 512(2), 183-217.
- Belyk, M., & Brown, S. (2017). The origins of the vocal brain in humans. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 77, 177-193
- Bernal, B., & Ardila, A. (2009). The role of the arcuate fasciculus in conduction aphasia. *Brain*, 132(9), 2309-2316.

- Bernardis, P., & Gentilucci, M. (2006). Speech and gesture share the same communication system. *Neuropsychologia*, 44(2), 178-190.
- Berwick, R. C., & Chomsky, N. (2016). *Why only us: Language and evolution*. MIT press.
- Berwick, R. C., Okanoya, K., Beckers, G. J., & Bolhuis, J. J. (2011). Songs to syntax: the linguistics of birdsong. *Trends in cognitive sciences*, 15(3), 113-121.
- Bickerton, D. (1995). Finding the true place of Homo habilis in language evolution. *Behavioral and Brain Sciences*, 18(1), 182-183.
- Bickerton, D. (2017). *Language and human behavior*. University of Washington Press.
- Binder, J. R. (2017). Current controversies on Wernicke's area and its role in language. *Current neurology and neuroscience reports*, 17(8), 1-10.
- Binkofski, F., & Buccino, G. (2004) Motor functions of the Broca's region. *Brain and language*, 89(2), 362-369.
- Binkofski, F., Buccino, G., Posse, S., Seitz, R. J., Rizzolatti, G., & Freund, H. J. (1999). A fronto-parietal circuit for object manipulation in man: evidence from an fMRI-study. *European Journal of Neuroscience*, 11(9), 3276-3286.
- Bishop D. V. (2002). Putting language genes in perspective. *Trends in genetics : TIG*, 18(2), 57–59.
- Bishop, D. V. (2002). The role of genes in the etiology of specific language impairment. *Journal of Communication Disorders*, 35(4), 311-328.
- Bishop, D. V. (2003). Genetic and environmental risks for specific language impairment in children. *International Journal of Pediatric Otorhinolaryngology*, 67, S143-S157.
- Blanco-Elorrieta, E., Kastner, I., Emmorey, K., & Pytkänen, L. (2018). Shared neural correlates for building phrases in signed and spoken language. *Scientific reports*, 8(1), 1-10.
- Blank, D. A. (2018). Alarm signals in goitered gazelle with special reference to stotting, hissing and alarm urination-defecation. *Zoology*, 131, 29-35.

- Boatman D. (2004). Cortical bases of speech perception: evidence from functional lesion studies. *Cognition*, 92(1-2), 47–65.
- Boatman, D., Hall, C., Goldstein, M. H., Lesser, R., & Gordon, B. (1997). Neuroperceptual differences in consonant and vowel discrimination: as revealed by direct cortical electrical interference. *Cortex*, 33(1), 83-98.
- Boatman, D., Lesser, R. P., & Gordon, B. (1995). Auditory speech processing in the left temporal lobe: an electrical interference study. *Brain and language*, 51(2), 269-290.
- Bolhuis, J. J., Okanoya, K., & Scharff, C. (2010). Twitter evolution: converging mechanisms in birdsong and human speech. *Nature Reviews Neuroscience*, 11(11), 747-759.
- Boomsma, J. J. (2013). Beyond promiscuity: mate-choice commitments in social breeding. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 368(1613), 20120050.
- Booth, J. R., Wood, L., Lu, D., Houk, J. C., & Bitan, T. (2007). The role of the basal ganglia and cerebellum in language processing. *Brain research*, 1133, 136-144.
- Bramble, D. M., & Carrier, D. R. (1983). Running and breathing in mammals. *Science (New York, N.Y.)*, 219(4582), 251–256.
- Broca, P. (1861). Nouvelle observation d'aphémie produite par une lésion de la moitié postérieure des deuxième et troisième circonvolutions frontales. *Bulletins de la Société anatomique de Paris*, 36, 398-407.
- Brown, J. W. (1975). The problem of repetition: A study of “conduction” aphasia and the “isolation” syndrome. *Cortex*, 11(1), 37-52.
- Buccino, G., Binkofski, F., Fink, G. R., Fadiga, L., Fogassi, L., Gallese, V., ... & Freund, H. J. (2013). Action observation activates premotor and parietal areas in a somatotopic manner: an fMRI study. In *Social Neuroscience* (pp. 133-141). Psychology Press.
- 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.

- Call, J., & Tomasello, M. (1994). Production and comprehension of referential pointing by orangutans (*Pongo pygmaeus*). *Journal of comparative psychology*, 108(4), 307.
- Calvin, W. H. (1983). A stone's throw and its launch window: Timing precision and its implications for language and hominid brains. *Journal of theoretical Biology*, 104(1), 121-135.
- Campbell, E. J. M. (1968). The respiratory muscles. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 155(1), 135-140.
- In MacLarnon, A. M., & Hewitt, G. P. (1999). The evolution of human speech: The role of enhanced breathing control. *American Journal of Physical Anthropology: The Official Publication of the American Association of Physical Anthropologists*, 109(3), 341-363.
- Cantalupo, C., & Hopkins, W. D. (2001). Asymmetric Broca's area in great apes. *Nature*, 414(6863), 505-505.
- Caplan, D., Hildebrandt, N., & Makris, N. (1996). Location of lesions in stroke patients with deficits in syntactic processing in sentence comprehension. *Brain*, 119(3), 933-949.
- Caro, T. M., Graham, C. M., Stoner, C. J., & Vargas, J. K. (2004). Adaptive significance of antipredator behaviour in artiodactyls. *Animal behaviour*, 67(2), 205-228.
- Carrier, D. R., Kapoor, A. K., Kimura, T., Nickels, M. K., Satwanti, Scott, E. C., ... & Trinkaus, E. (1984). The energetic paradox of human running and hominid evolution [and comments and reply]. *Current Anthropology*, 25(4), 483-495.
- Castiello, U. (2005). The neuroscience of grasping. *Nature Reviews Neuroscience*, 6(9), 726-736.
- Catani, M., Jones, D. K., & Ffytche, D. H. (2005). Perisylvian language networks of the human brain. *Annals of Neurology: Official Journal of the American Neurological Association and the Child Neurology Society*, 57(1), 8-16.
- Catchpole, C. K., & Slater, P. J. (2003). *Bird song: biological themes and variations*. Cambridge university press.
- Chao, L. L., & Martin, A. (2000). Representation of manipulable man-made objects in the dorsal stream. *Neuroimage*, 12(4), 478-484.

- Charnov, E. L., & Krebs, J. R. (1975). The evolution of alarm calls: altruism or manipulation?. *The American Naturalist*, 109(965), 107-112.
- Cheney, D. L., & Seyfarth, R. M. (1997). Reconciliatory grunts by dominant female baboons influence victims' behaviour. *Animal behaviour*, 54(2), 409-418.134.
- Cheney, D., & Seyfarth, R. (1990). Attending to behaviour versus attending to knowledge: Examining monkeys' attribution of mental states. *Animal behaviour*, 40(4), 742-753.
- Chomsky, N. (1965). *Aspects of the theory of syntax* Cambridge. Multilingual Matters: MIT Press. ; Chomsky, N. (1980). Rules and representations. *Behavioral and brain sciences*, 3(1), 1-15.
- Chomsky, N. (1980a). On cognitive structures and their development: A reply to Piaget. In M. Piattelli-Palmarini (Ed.), *Language and learning: The debate between Jean Piaget and Noam Chomsky* (pp. 35- 52). Cambridge, MA: Harvard University Press.
- Chomsky, N. (2000). The architecture of language.
- Christiansen, M. H., & Chater, N. (2008). Language as shaped by the brain. *Behavioral and brain sciences*, 31(5), 489-509.
- Cook, N. D. (1984). Homotopic callosal inhibition. *Brain and language*, 23(1), 116-125.
- Corballis M. C. (2009). Language as gesture. *Human movement science*, 28(5), 556–565.
- Corballis, M. C. (2003). From hand to mouth: The gestural origins of language. *Studies in the evolution of language*, 3, 201-218.
- Corballis, M. C. (2009). The evolution of language. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1156(1), 19-43.
- Corina, D. P., Jose-Robertson, L. S., Guillemin, A., High, J., & Braun, A. R. (2003). Language lateralization in a bimanual language. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 15(5), 718-730.
- Coudé, G., Ferrari, P. F., Rodà, F., Maranesi, M., Borelli, E., Veroni, V., ... & Fogassi, L. (2011). Neurons controlling voluntary vocalization in the macaque ventral premotor cortex. *PloS one*, 6(11), e26822.

- Crist, E. (2004). Can an Insect Speak?: The Case of the Honeybee Dance Language. *Social Studies of Science*, 34(1), 7–43.
- Crow, T. J. (2002). Sexual selection, timing, and an XY homologous gene: Did *Homo sapiens* speciate on the Y chromosome. *The speciation of modern Homo sapiens*, 197-216.
- Curio, E., Ernst, U., & Vieth, W. (1978). The adaptive significance of avian mobbing: II. Cultural transmission of enemy recognition in blackbirds: Effectiveness and some constraints. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 48(2), 184-202. (Curio, E., Ernst, U., & Vieth, W. (1978)
- Dadda, M., Cantalupo, C., & Hopkins, W. D. (2006). Further evidence of an association between handedness and neuroanatomical asymmetries in the primary motor cortex of chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Neuropsychologia*, 44(12), 2582-2586.
- Damasio, A. R. (1992). Aphasia. *New England Journal of Medicine*, 326(8), 531-539.
- Darwin, C. (1871). *The descent of man*. New York: D. Appleton.
- Darwin, C., (1859). *Origin of Species*, p. 488.
- Davis, C., Kleinman, J. T., Newhart, M., Gingis, L., Pawlak, M., & Hillis, A. E. (2008). Speech and language functions that require a functioning Broca's area. *Brain and language*, 105(1), 50-58.
- De Waal, F., & Waal, F. B. (2007). *Chimpanzee politics: Power and sex among apes*. JHU Press.
- Deacon, T. W. (1998). *The symbolic species: The co-evolution of language and the brain* (No. 202). WW Norton & Company.
- DeGusta, D., Gilbert, W. H., & Turner, S. P. (1999). Hypoglossal canal size and hominid speech. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 96(4), 1800-1804.
- Dehaene-Lambertz, G., Pallier, C., Serniclaes, W., Sprenger-Charolles, L., Jobert, A., & Dehaene, S. (2005). Neural correlates of switching from auditory to speech perception. *Neuroimage*, 24(1), 21-33.

- Devlin, J. T., Matthews, P. M., & Rushworth, M. F. (2003). Semantic processing in the left inferior prefrontal cortex: a combined functional magnetic resonance imaging and transcranial magnetic stimulation study. *Journal of cognitive neuroscience*, *15*(1), 71-84.
- Diamond, J., & Sosis, L. (1994). *Il terzo scimpanzé: ascesa e caduta del primate Homo sapiens*. Torino: Bollati Boringhieri.
- Dick, A. S., & Tremblay, P. (2012). Beyond the arcuate fasciculus: consensus and controversy in the connective anatomy of language. *Brain*, *135*(12), 3529-3550.
- Donald, M. (1991). *Origins of the modern mind: Three stages in the evolution of culture and cognition*. Harvard University Press.
- Dronkers, N. F., Plaisant, O., Iba-Zizen, M. T., & Cabanis, E. A. (2007). Paul Broca's historic cases: high resolution MR imaging of the brains of Leborgne and Lelong. *Brain*, *130*(5), 1432-1441.
- Du Brul, E. L. (1976). Biomechanics of speech sounds. *Annals of the New York Academy of Sciences*, *280*(1), 631-642
- Duffau, H., Gatignol, P., Moritz-Gasser, S., & Mandonnet, E. (2009). Is the left uncinate fasciculus essential for language?. *Journal of neurology*, *256*(3), 382-389
- Dunbar, R. I. (2003). The origin and subsequent evolution of language. *Studies in the Evolution of Language*, *3*, 219-234.
- Eckert, M. A., Leonard, C. M., Richards, T. L., Aylward, E. H., Thomson, J., & Berninger, V. W. (2003). Anatomical correlates of dyslexia: frontal and cerebellar findings. *Brain*, *126*(2), 482-494.
- Egnor, S. E., Wickelgren, J. G., & Hauser, M. D. (2007). Tracking silence: adjusting vocal production to avoid acoustic interference. *Journal of Comparative Physiology A*, *193*(4), 477-483.
- Egnor, S. R., & Hauser, M. D. (2004). A paradox in the evolution of primate vocal learning. *Trends in neurosciences*, *27*(11), 649-654.

- Ehrsson, H. H., Fagergren, A., Jonsson, T., Westling, G., Johansson, R. S., & Forssberg, H. (2000). Cortical activity in precision-versus power-grip tasks: an fMRI study. *Journal of neurophysiology*, 83(1), 528-536.
- Eisenberg, J. F., & Kleimann, D. G., 1972. *Olfactory Communication in Mammals*. National Zoological Park, Smithsonian Institution, Washington, DC.
- Emlen, S. T., & Oring, L. W. (1977). Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science*, 197(4300), 215-223.
- Emmorey, K., Mehta, S., & Grabowski, T. J. (2007). The neural correlates of sign versus word production. *Neuroimage*, 36(1), 202-208.
- Enard, W., Gehre, S., Hammerschmidt, K., Hölter, S. M., Blass, T., Somel, M., ... & Pääbo, S. (2009). A humanized version of *Foxp2* affects cortico-basal ganglia circuits in mice. *Cell*, 137(5), 961-971.
- Enard, W., Przeworski, M., Fisher, S. E., Lai, C. S., Wiebe, V., Kitano, T., ... & Pääbo, S. (2002). Molecular evolution of *FOXP2*, a gene involved in speech and language. *Nature*, 418(6900), 869-872.
- Fadiga, L., Craighero, L., & D'Ausilio, A. (2009). Broca's area in language, action, and music. *Annals of the New York academy of sciences*, 1169(1), 448-458.
- Fadiga, L., Fogassi, L., Gallese, V., & Rizzolatti, G. (2000). Visuomotor neurons: Ambiguity of the discharge or 'motor' perception?. *International journal of psychophysiology*, 35(2-3), 165-177.
- 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.
- Farries, M. A., Ding, L., & Perkel, D. J. (2005). Evidence for "direct" and "indirect" pathways through the song system basal ganglia. *Journal of Comparative Neurology*, 484(1), 93-104.
- Fazio, P., Cantagallo, A., Craighero, L., D'ausilio, A., Roy, A. C., Pozzo, T., ... & Fadiga, L. (2009). Encoding of human action in Broca's area. *Brain*, 132(7), 1980-1988.

- Feenders, G., Liedvogel, M., Rivas, M., Zapka, M., Horita, H., Hara, E., ... & Jarvis, E. D. (2008). Molecular mapping of movement-associated areas in the avian brain: a motor theory for vocal learning origin. *PLoS one*, 3(3), e1768.
- 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.
- Ferretti, F. (2015). *Perché non siamo speciali: mente, linguaggio e natura umana*. Gius. Laterza & Figli Spa.
- Fiebach, C. J., Vos, S. H., & Friederici, A. D. (2004). Neural correlates of syntactic ambiguity in sentence comprehension for low and high span readers. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 16(9), 1562-1575.
- Fisher, S. E., & Scharff, C. (2009). FOXP2 as a molecular window into speech and language. *Trends in Genetics*, 25(4), 166-177.
- Fisher, S. E., Vargha-Khadem, F., Watkins, K. E., Monaco, A. P., & Pembrey, M. E. (1998). Localisation of a gene implicated in a severe speech and language disorder. *Nature genetics*, 18(2), 168-170.
- Fitch, W. (2005). Protomusic and protolanguage as alternatives to protosign. *Behavioral and Brain Sciences*, 28(2), 132-133.
- Fitch, W. (2005). The evolution of language: a comparative review. *Biology and philosophy*, 20(2), 193-203.
- Fitch, W. T. (1997). Vocal tract length and formant frequency dispersion correlate with body size in rhesus macaques. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 102(2), 1213-1222
- Fitch, W. T. (2000). The evolution of speech: a comparative review. *Trends in cognitive sciences*, 4(7), 258-267.
- Fitch, W. T., & Hauser, M. D. (2004). Computational constraints on syntactic processing in a nonhuman primate. *Science*, 303(5656), 377-380.
- Fitch, W. T., De Boer, B., Mathur, N., & Ghazanfar, A. A. (2016). Monkey vocal tracts are speech-ready. *Science advances*, 2(12), e1600723.

- Fogassi, L., & Ferrari, P. F. (2007). Mirror neurons and the evolution of embodied language. *Current directions in psychological science*, 16(3), 136-141.
- Fogassi, L., & Ferrari, P. F. (2007). Mirror neurons and the evolution of embodied language. *Current directions in psychological science*, 16(3), 136-141.
- Fogassi, L., & Ferrari, P. F. (2011). Mirror systems. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Cognitive Science*, 2(1), 22-38.
- 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).
- Fortin, D., Boyce, M. S., Merrill, E. H., & Fryxell, J. M. (2004). Foraging costs of vigilance in large mammalian herbivores. *Oikos*, 107(1), 172-180.
- Franco, F., & Butterworth, G. (1996). Pointing and social awareness: Declaring and requesting in the second year. *Journal of child language*, 23(2), 307-336.
- Friederici, A. D. (2002). Towards a neural basis of auditory sentence processing. *Trends in cognitive sciences*, 6(2), 78-84.
- Friederici, A. D. (2011). The brain basis of language processing: from structure to function. *Physiological reviews*, 91(4), 1357-1392.
- Friederici, A. D., Bahlmann, J., Heim, S., Schubotz, R. I., & Anwander, A. (2006). The brain differentiates human and non-human grammars: functional localization and structural connectivity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103(7), 2458-2463.
- Friederici, A. D., Von Cramon, D. Y., & Kotz, S. A. (1999). Language related brain potentials in patients with cortical and subcortical left hemisphere lesions. *Brain*, 122(6), 1033-1047.
- Friend, D. M., & Kravitz, A. V. (2014). Working together: basal ganglia pathways in action selection. *Trends in neurosciences*, 37(6), 301-303.
- Gainotti, G., & Lemmo, M. A. (1976). Comprehension of symbolic gestures in aphasia. *Brain and Language*, 3(3), 451-460.

- Galaburda, A. M., & Pandya, D. N. (1982). Role of architectonics and connections in the study of primate brain evolution. In *Primate brain evolution* (pp. 203-216). Springer, Boston, MA.
- Gallese, V., Fadiga, L., Fogassi, L., & Rizzolatti, G. (1996). Action recognition in the premotor cortex. *Brain*, 119(2), 593-609.
- Gandour, J., Wong, D., Hsieh, L., Weinzapfel, B., Lancker, D. V., & Hutchins, G. D. (2000). A crosslinguistic PET study of tone perception. *Journal of cognitive neuroscience*, 12(1), 207-222.
- Gangitano, M., Mottaghy, F. M., & Pascual-Leone, A. (2001). Phase-specific modulation of cortical motor output during movement observation. *Neuroreport*, 12(7), 1489-1492.
- Gardner, R. A., & Gardner, B. T. (1969). Teaching Sign Language to a Chimpanzee: A standardized system of gestures provides a means of two-way communication with a chimpanzee. *Science*, 165(3894), 664-672.
- Gazzaniga, M. S. (2000). Cerebral specialization and interhemispheric communication: does the corpus callosum enable the human condition?. *Brain*, 123(7), 1293-1326.
- Gentilucci, M. (2003). Grasp observation influences speech production. *European Journal of Neuroscience*, 17(1), 179-184.
- Gentilucci, M., & Corballis, M. C. (2006). From manual gesture to speech: A gradual transition. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 30(7), 949-960.
- Gentilucci, M., & Dalla Volta, R. (2008). Spoken language and arm gestures are controlled by the same motor control system. *Quarterly journal of experimental psychology (2006)*, 61(6), 944-957.
- Gentilucci, M., Benuzzi, F., Gangitano, M., & Grimaldi, S. (2001). Grasp with hand and mouth: a kinematic study on healthy subjects. *Journal of Neurophysiology*, 86(4), 1685-1699.
- Gentilucci, M., Dalla Volta, R., & Gianelli, C. (2008). When the hands speak. *Journal of physiology, Paris*, 102(1-3), 21-30.
- Gentilucci, M., Stefanini, S., Roy, A. C., & Santunione, P. (2004). Action observation and speech production: study on children and adults. *Neuropsychologia*, 42(11), 1554-1567.

- Gerhardt, H. C., & Klump, G. M. (1988). Masking of acoustic signals by the chorus background noise in the green tree frog: a limitation on mate choice. *Animal Behaviour*.
- Geschwind, N. (1970). The Organization of Language and the Brain: Language disorders after brain damage help in elucidating the neural basis of verbal behavior. *Science*, *170*(3961), 940-944.
- Ghazanfar, A. A., & Hauser, M. D. (1999). The neuroethology of primate vocal communication: substrates for the evolution of speech. *Trends in cognitive sciences*, *3*(10), 377-384.
- Ghazanfar, A. A., & Rendall, D. (2008). Evolution of human vocal production. *Current biology*, *18*(11), R457-R460.
- Giuggioli, L., Potts, J. R., & Harris, S. (2011). Animal interactions and the emergence of territoriality. *PLoS computational biology*, *7*(3), e1002008 (Brown, J. L., & Orians, G. H. (1970). Spacing patterns in mobile animals. *Annual review of ecology and systematics*, 239-262.
- Gobes, S. M., & Bolhuis, J. J. (2007). Birdsong memory: a neural dissociation between song recognition and production. *Current Biology*, *17*(9), 789-793.
- Gopnik, M., & Crago, M. B. (1991). Familial aggregation of a developmental language disorder. *Cognition*, *39*(1), 1-50.
- Gould, J. L. (2002). Can honey bees create cognitive maps. *The cognitive animal: Empirical and theoretical perspectives on animal cognition*, 41-45.
- Gould, S. J., & Lewontin, R. C. (2020). The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: a critique of the adaptationist programme. In *Shaping Entrepreneurship Research* (pp. 204-221).
- Gould, SJ (1991). Exaptation: uno strumento cruciale per una psicologia evolutiva. *Giornale di questioni sociali*, *47* (3), 43-65.
- Grafton, S. T., & Hamilton, A. F. D. C. (2007). Evidence for a distributed hierarchy of action representation in the brain. *Human movement science*, *26*(4), 590-616.
- Grafton, S. T., Fadiga, L., Arbib, M. A., & Rizzolatti, G. (1997). Premotor cortex activation during observation and naming of familiar tools. *Neuroimage*, *6*(4), 231-236.

- Graves, R., Goodglass, H., & Landis, T. (1982). Mouth asymmetry during spontaneous speech. *Neuropsychologia*, 20(4), 371-381.
- Greenfield, P. M. (1991). Language, tools and brain: The ontogeny and phylogeny of hierarchically organized sequential behavior. *Behavioral and brain sciences*, 14(4), 531-551.
- Griffin, A. S., & West, S. A. (2002). Kin selection: fact and fiction. *Trends in Ecology & Evolution*, 17(1), 15-21.
- Griffiths, J. D., Marslen-Wilson, W. D., Stamatakis, E. A., & Tyler, L. K. (2013). Functional organization of the neural language system: dorsal and ventral pathways are critical for syntax. *Cerebral cortex*, 23(1), 139-147.
- Grodzinsky, Y., & Santi, A. (2008). The battle for Broca's region. *Trends in cognitive sciences*, 12(12), 474-480.
- Groszer, M., Keays, D. A., Deacon, R. M., De Bono, J. P., Prasad-Mulcare, S., Gaub, S., ... & Fisher, S. E. (2008). Impaired synaptic plasticity and motor learning in mice with a point mutation implicated in human speech deficits. *Current Biology*, 18(5), 354-362.
- Haesler, S., Rochefort, C., Georgi, B., Licznarski, P., Osten, P., & Scharff, C. (2007). Incomplete and inaccurate vocal imitation after knockdown of FoxP2 in songbird basal ganglia nucleus Area X. *PLoS biology*, 5(12), e321.
- Haesler, S., Wada, K., Nshdejan, A., Morrisey, E. E., Lints, T., Jarvis, E. D., & Scharff, C. (2004). FoxP2 expression in avian vocal learners and non-learners. *Journal of Neuroscience*, 24(13), 3164-3175.
- Hage, S. R., & Nieder, A. (2013). Single neurons in monkey prefrontal cortex encode volitional initiation of vocalizations. *Nature communications*, 4(1), 1-11.
- Halgren, E., Boujon, C., Clarke, J., Wang, C., & Chauvel, P. (2002). Rapid distributed fronto-parieto-occipital processing stages during working memory in humans. *Cerebral Cortex*, 12(7), 710-728.
- Halpern, M. E., Güntürkün, O., Hopkins, W. D., & Rogers, L. J. (2005). Lateralization of the vertebrate brain: taking the side of model systems. *Journal of Neuroscience*, 25(45), 10351-10357.
- Hamilton, W. D. (1964). The genetical evolution of social behaviour. II. *Journal of theoretical biology*, 7(1), 17-52.

- Hare, B., Call, J., Agnetta, B., & Tomasello, M. (2000). Chimpanzees know what conspecifics do and do not see. *Animal Behaviour*, *59*(4), 771-785.
- Hartwigsen, G., Baumgaertner, A., Price, C. J., Koehnke, M., Ulmer, S., & Siebner, H. R. (2010). Phonological decisions require both the left and right supramarginal gyri. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *107*(38), 16494-16499.
- Hauk, O., Johnsrude, I., & Pulvermüller, F. (2004). Somatotopic representation of action words in human motor and premotor cortex. *Neuron*, *41*(2), 301-307.
- Hauser, M. D., & Bever, T. (2008). A biolinguistic agenda. *Science*, *322*(5904), 1057-1059.
- Hauser, M. D., Chomsky, N., & Fitch, W. T. (2002). The faculty of language: what is it, who has it, and how did it evolve?. *science*, *298*(5598), 1569-1579.
- Hebets, E. A., Barron, A. B., Balakrishnan, C. N., Hauber, M. E., Mason, P. H., & Hoke, K. L. (2016). A systems approach to animal communication. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *283*(1826), 20152889.
- Heilman, K. M., Bowers, D., Speedie, L., & Coslett, H. B. (1984). Comprehension of affective and nonaffective prosody. *Neurology*, *34*(7), 917-917.
- Heyes, C. (2010). Mesmerising mirror neurons. *Neuroimage*, *51*(2), 789-791.
- Hickok, G., & Poeppel, D. (2000). Towards a functional neuroanatomy of speech perception. *Trends in cognitive sciences*, *4*(4), 131-138.
- Hickok, G., & Poeppel, D. (2007). The cortical organization of speech processing. *Nature reviews neuroscience*, *8*(5), 393-402.
- Higuchi, S., Chaminade, T., Imamizu, H., & Kawato, M. (2009). Shared neural correlates for language and tool use in Broca's area. *Neuroreport*, *20*(15), 1376-1381.
- Hobaiter, C., Byrne, R. W., & Zuberbühler, K. (2017). Wild chimpanzees' use of single and combined vocal and gestural signals. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *71*(6), 1-13.

- Hoit, J. D., Banzett, R. B., Brown, R., & Loring, S. H. (1990). Speech breathing in individuals with cervical spinal cord injury. *Journal of Speech, Language, and Hearing Research*, 33(4), 798-807.
- Holland, R., & Lambon Ralph, M. A. (2010). The anterior temporal lobe semantic hub is a part of the language neural network: selective disruption of irregular past tense verbs by rTMS. *Cerebral Cortex*, 20(12), 2771-2775.
- Holveck, M. J., Vieira de Castro, A. C., Lachlan, R. F., ten Cate, C., & Riebel, K. (2008). Accuracy of song syntax learning and singing consistency signal early condition in zebra finches. *Behavioral Ecology*, 19(6), 1267-1281.
- Hook-Costigan, M. A., & Rogers, L. J. (1998). Lateralized use of the mouth in production of vocalizations by marmosets. *Neuropsychologia*, 36(12), 1265-1273.
- Hopkins, W. D., Russell, J. L., & Schaeffer, J. A. (2012). The neural and cognitive correlates of aimed throwing in chimpanzees: a magnetic resonance image and behavioural study on a unique form of social tool use. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 367(1585), 37-47.
- Hopkins, W. D., Tagliatela, J. P., & Leavens, D. A. (2007). Chimpanzees differentially produce novel vocalizations to capture the attention of a human. *Animal behaviour*, 73(2), 281-286.
- Humphries, C., Binder, J. R., Medler, D. A., & Liebenthal, E. (2006). Syntactic and semantic modulation of neural activity during auditory sentence comprehension. *Journal of cognitive neuroscience*, 18(4), 665-679.
- Hurst, J. A., Baraitser, M., Auger, E., Graham, F., & Norell, S. (1990). An extended family with a dominantly inherited speech disorder. *Developmental Medicine & Child Neurology*, 32(4), 352-355.
- Hurst, J. A., Baraitser, M., Auger, E., Graham, F., & Norell, S. (1990). An extended family with a dominantly inherited speech disorder. *Developmental Medicine & Child Neurology*, 32(4), 352-355. In Nudel, R., & Newbury, D. F. (2013). *Foxp2*. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Cognitive Science*, 4(5), 547-560.
- 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.

- Indefrey, P., & Levelt, W. J. (2004). The spatial and temporal signatures of word production components. *Cognition*, 92(1-2), 101-144.
- Inubushi, T., & Sakai, K. L. (2013). Functional and anatomical correlates of word-, sentence-, and discourse-level integration in sign language. *Frontiers in Human Neuroscience*, 7, 681.
- Iriki, A., & Taoka, M. (2012). Triadic (ecological, neural, cognitive) niche construction: a scenario of human brain evolution extrapolating tool use and language from the control of reaching actions. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 367(1585), 10-23.
- Iriki, A., Tanaka, M., & Iwamura, Y. (1996). Coding of modified body schema during tool use by macaque postcentral neurones. *Neuroreport*, 7(14), 2325-2330.
- Jäger, G., & Rogers, J. (2012). Formal language theory: refining the Chomsky hierarchy. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 367(1598), 1956-1970.
- Janik, V. M., & Slater, P. J. (1997). Vocal learning in mammals. *Advances in the Study of Behaviour*, 26(1), (Bolhuis, J. J., & Wynne, C. D. (2009). Can evolution explain how minds work?. *Nature*, 458(7240), 832-833.). 59-100.
- Javed, K., Reddy, V., Das, J. M., & Wroten, M. (2021). Neuroanatomy, wernicke area. In *StatPearls [Internet]*. StatPearls Publishing.
- Johnson-Frey, S. H. (2004). The neural bases of complex tool use in humans. *Trends in cognitive sciences*, 8(2), 71-78.
- Josse, G., Seghier, M. L., Kherif, F., & Price, C. J. (2008). Explaining function with anatomy: language lateralization and corpus callosum size. *Journal of Neuroscience*, 28(52), 14132-14139.
- Jürgens, U. (1998). Neuronal control of mammalian vocalization, with special reference to the squirrel monkey. *Die Naturwissenschaften*, 85(8), 376-388.
- Jürgens, U. (2002). Neural pathways underlying vocal control. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 26(2), 235-258.
- Jürgens, U. (2009). The neural control of vocalization in mammals: a review. *Journal of Voice*, 23(1), 1-10.)

- Jürgens, U., & Ploog, D. (1970). Cerebral representation of vocalization in the squirrel monkey. *Experimental Brain Research*, 10(5), 532-554.
- Jürgens, U., & Pratt, R. (1979). Role of the periaqueductal grey in vocal expression of emotion. *Brain research*.
- Kaan, E., Harris, A., Gibson, E., & Holcomb, P. (2000). The P600 as an index of syntactic integration difficulty. *Language and cognitive processes*, 15(2), 159-201.
- Kaas, J. H., Hackett, T. A., & Tramo, M. J. (1999). Auditory processing in primate cerebral cortex. *Current opinion in neurobiology*, 9(2), 164-170.
- Kamath, A., & Wesner, A. B. (2020). Animal territoriality, property and access: a collaborative exchange between animal behaviour and the social sciences. *Animal behaviour*, 164, 233-239.
- Karakashian, S. J., Gyger, M., & Marler, P. (1988). Audience effects on alarm calling in chickens (*Gallus gallus*). *Journal of Comparative Psychology*, 102(2), 129.
- Kay, R. F., Cartmill, M., & Balow, M. (1998). The hypoglossal canal and the origin of human vocal behavior. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 95(9), 5417-5419.
- Keller, L., & Nonacs, P. (1993). The role of queen pheromones in social insects: queen control or queen signal?. *Animal Behaviour*, 45(4), 787-794.
- Keller, S. S., Crow, T., Foundas, A., Amunts, K., & Roberts, N. (2009). Broca's area: nomenclature, anatomy, typology and asymmetry. *Brain and language*, 109(1), 29-48.
- Kendon, A. (2017). Reflections on the “gesture-first” hypothesis of language origins. *Psychonomic Bulletin & Review*, 24(1), 163-170.
- Kerr, B., Godfrey-Smith, P., & Feldman, M. W. (2004). What is altruism?. *Trends in ecology & evolution*, 19(3), 135-140.
- Keydan, A. (2016). *Natura innata del linguaggio secondo Noam Chomsky*

- Keysers, C., Kohler, E., Umiltà, M. A., Nanetti, L., Fogassi, L., & Gallese, V. (2003). Audiovisual mirror neurons and action recognition. *Experimental brain research*, 153(4), 628-636.
- Kilner, J. M., & Lemon, R. N. (2013). What we know currently about mirror neurons. *Current biology*, 23(23), R1057-R1062.
- Kirchner, W. H., Lindauer, M., & Michelsen, A. (1988). Honeybee dance communication: acoustical indication of direction in round dances. *Naturwissenschaften*, 75(12), 629- 630.
- Kirzinger, A., & Jürgens, U. (1982). Cortical lesion effects and vocalization in the squirrel monkey. *Brain research*, 233(2), 299-315.
- Kocher, S. D., & Grozinger, C. M. (2011). Cooperation, conflict, and the evolution of queen pheromones. *Journal of chemical ecology*, 37(11), 1263-1275.
- 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.
- Kotz, S. A., Meyer, M., Alter, K., Besson, M., Von Cramon, D. Y., & Friederici, A. D. (2003). On the lateralization of emotional prosody: an event-related functional MR investigation. *Brain and language*, 86(3), 366-376.
- Krams, M., Rushworth, M. F. S., Deiber, M. P., Frackowiak, R. S. J., & Passingham, R. E. (1998). The preparation, execution and suppression of copied movements in the human brain. *Experimental brain research*, 120(3), 386-398.
- Lai, C. S., Fisher, S. E., Hurst, J. A., Vargha-Khadem, F., & Monaco, A. P. (2001). A forkhead-domain gene is mutated in a severe speech and language disorder. *Nature*, 413(6855), 519-523.
- Laitman, 1985) Laitman, J. T., Reidenberg, J. S., & Gannon, P. J. (1992). Fossil skulls and hominid vocal tracts: New approaches to charting the evolution of human speech. In *Language origin: A multidisciplinary approach* (pp. 385-397
- Lameira, A. R. (2017). Bidding evidence for primate vocal learning and the cultural substrates for speech evolution. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 83, 429-439.

- Larson, C. R., Sutton, D., Taylor, E. M., & Lindeman, R. (1973). Sound spectral properties of conditioned vocalization in monkeys. *Phonetica*, 27(2), 100-110.
- 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(4), 417.
- Leavens, D. A., Hopkins, W. D., & Bard, K. A. (1996). Indexical and referential pointing in chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Journal of comparative psychology*, 110(4), 346.
- Leavens, D. A., Russell, J. L., & Hopkins, W. D. (2005). Intentionality as measured in the persistence and elaboration of communication by chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Child development*, 76(1), 291-306.
- Leonhardt, S. D., Menzel, F., Nehring, V., & Schmitt, T. (2016). Ecology and evolution of communication in social insects. *Cell*, 164(6), 1277-1287.
- Levänen, S., Uutela, K., Salenius, S., & Hari, R. (2001). Cortical representation of sign language: comparison of deaf signers and hearing non-signers. *Cerebral Cortex*, 11(6), 506-512.
- Li, G., Wang, J., Rossiter, S. J., Jones, G., & Zhang, S. (2007). Accelerated FoxP2 evolution in echolocating bats. *PLoS one*, 2(9), e900
- Liebal, K., Call, J., & Tomasello, M. (2004). Use of gesture sequences in chimpanzees. *American Journal of Primatology: Official Journal of the American Society of Primatologists*, 64(4), 377-396.
- Lieberman, D. E., & McCarthy, R. C. (1999). The ontogeny of cranial base angulation in humans and chimpanzees and its implications for reconstructing pharyngeal dimensions. *Journal of Human Evolution*, 36(5), 487-517
- Lieberman, D. E., McCarthy, R. C., Hiiemae, K. M., & Palmer, J. B. (2001). Ontogeny of postnatal hyoid and larynx descent in humans. *Archives of oral biology*, 46(2), 117-128.
- Lieberman, P. (1984). *The biology and evolution of language*. Harvard University Press.
- Lieberman, P. (2002). On the nature and evolution of the neural bases of human language. *American Journal of Physical Anthropology: The Official Publication of the American Association of Physical Anthropologists*, 119(S35), 36-62.

- Lieberman, P., Crelin, E. S., & Klatt, D. H. (1972). Phonetic ability and related anatomy of the newborn and adult human, Neanderthal man, and the chimpanzee. *American Anthropologist*, 74(3), 287-307.
- Lieberman, P., LAITMAN, J. T., REIDENBERG, J. S., LANDAHL, K., & GANNON, P. J. (1989). Folk physiology and talking hyoids. *Nature*, 342(6249), 486-486.
- Liégeois, F., Baldeweg, T., Connelly, A., Gadian, D. G., Mishkin, M., & Vargha-Khadem, F. (2003). Language fMRI abnormalities associated with FOXP2 gene mutation. *Nature neuroscience*, 6(11), 1230-1237.
- López-Sepulcre, A., & Kokko, H. (2005). Territorial defense, territory size, and population regulation. *The American Naturalist*, 166(3), 317-329.
- Luppino, G., Murata, A., Govoni, P., & Matelli, M. (1999). Largely segregated parietofrontal connections linking rostral intraparietal cortex (areas AIP and VIP) and the ventral premotor cortex (areas F5 and F4). *Experimental Brain Research*, 128(1), 181-187.
- MacLarnon, A. M., & Hewitt, G. P. (1999). The evolution of human speech: The role of enhanced breathing control. *American Journal of Physical Anthropology: The Official Publication of the American Association of Physical Anthropologists*, 109(3), 341-363.
- MacSweeney, M., Capek, C. M., Campbell, R., & Woll, B. (2008). The signing brain: the neurobiology of sign language. *Trends in cognitive sciences*, 12(11), 432-440.
- MacSweeney, M., Woll, B., Campbell, R., McGuire, P. K., David, A. S., Williams, S. C., ... & Brammer, M. J. (2002). Neural systems underlying British Sign Language and audio-visual English processing in native users. *Brain*, 125(7), 1583-1593.
- Maestriperi, D. E. (2003). *Primate psychology*. Harvard University Press.
- Manser, M. B., Bell, M. B., & Fletcher, L. B. (2001). The information that receivers extract from alarm calls in suricates. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 268(1484), 2485-2491.
- Maravita, A., & Iriki, A. (2004). Tools for the body (schema). *Trends in cognitive sciences*, 8(2), 79-86.

- Marie, P. (1906). La troisième circonvolution frontale gauche ne joue aucun rôle spécial dans la fonction de langage. *La semaine médicale*, 26, 241-247.
- Marler, P. (1970). A comparative approach to vocal learning: song development in white-crowned sparrows. *Journal of comparative and physiological psychology*, 71(2p2), 1.
- Martino, J., Brogna, C., Robles, S. G., Vergani, F., & Duffau, H. (2010). Anatomic dissection of the inferior fronto-occipital fasciculus revisited in the lights of brain stimulation data. *cortex*, 46(5), 691-699.
- Martino, J., De Witt Hamer, P. C., Berger, M. S., Lawton, M. T., Arnold, C. M., de Lucas, E. M., & Duffau, H. (2013). Analysis of the subcomponents and cortical terminations of the perisylvian superior longitudinal fasciculus: a fiber dissection and DTI tractography study. *Brain Structure and Function*, 218(1), 105-121.
- Matelli, M., & Luppino, G. (2000). Parietofrontal circuits: parallel channels for sensory-motor integrations. *Advances in neurology*, 84, 51-61.
- Matelli, M., Camarda, R., Glickstein, M., & Rizzolatti, G. (1986). Afferent and efferent projections of the inferior area 6 in the macaque monkey. *Journal of Comparative Neurology*, 251(3), 281-298.
- Matsumoto, R., Nair, D. R., LaPresto, E., Najm, I., Bingaman, W., Shibasaki, H., & Lüders, H. O. (2004). Functional connectivity in the human language system: a cortico-cortical evoked potential study. *Brain*, 127(10), 2316-2330.
- McGrew, W. C., & Marchant, L. F. (1997). On the other hand: current issues in and meta-analysis of the behavioral laterality of hand function in nonhuman primates. *American Journal of Physical Anthropology: The Official Publication of the American Association of Physical Anthropologists*, 104(S25), 201-232.
- McHenry, H. M. (1982). The pattern of human evolution: studies on bipedalism, mastication, and encephalization. *Annual Review of Anthropology*, 151-173.
- McNeill, D. (1985). So you think gestures are nonverbal?. *Psychological review*, 92(3), 350.

- Meguerditchian, A., Vauclair, J., & Hopkins, W. D. (2013). On the origins of human handedness and language: a comparative review of hand preferences for bimanual coordinated actions and gestural communication in nonhuman primates. *Developmental Psychobiology*, 55(6), 637-650.
- Mennill, D. J., Ratcliffe, L. M., & Boag, P. T. (2002). Female eavesdropping on male song contests in songbirds. *Science*, 296(5569), 873-873.
- Mertl-Millhollen A. S. (2006). Scent marking as resource defense by female Lemur catta. *American journal of primatology*, 68(6), 605–621.
- Mesgarani, N., Cheung, C., Johnson, K., & Chang, E. F. (2014). Phonetic feature encoding in human superior temporal gyrus. *Science*, 343(6174), 1006-1010.
- Meunier, H., Prieur, J., & Vauclair, J. (2013). Olive baboons communicate intentionally by pointing. *Animal cognition*, 16(2), 155-163.
- Meyer, M., Alter, K., Friederici, A. D., Lohmann, G., & von Cramon, D. Y. (2002). FMRI reveals brain regions mediating slow prosodic modulations in spoken sentences. *Human brain mapping*, 17(2), 73-88.
- Miklósi, Á. (1999). From grasping to speech: Imitation might provide a missing link. *Trends in Neurosciences*, 22(4), 151-152.
- Miles, M. C., & Fuxjager, M. J. (2018). Synergistic selection regimens drive the evolution of display complexity in birds of paradise. *Journal of Animal Ecology*, 87(4), 1149-1159.
- Morgan, E. (1989). The Aquatic Ape Theory and the origin of speech. *Studies in language origins*, 1, 199.
- Negus, V. (1962). *The comparative anatomy and physiology of the larynx*. Hafner publishing company.
- Neville, H. J., Bavelier, D., Corina, D., Rauschecker, J., Karni, A., Lalwani, A., ... & Turner, R. (1998). Cerebral organization for language in deaf and hearing subjects: biological constraints and effects of experience. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 95(3), 922-929.
- Nieuwenhuys, R. (1999). The morphological pattern of the vertebrate brain. *European journal of morphology*, 37(2-3), 81-84.

- Novick, J. M., Trueswell, J. C., & Thompson-Schill, S. L. (2010). Broca's area and language processing: Evidence for the cognitive control connection. *Language and Linguistics Compass*, 4(10), 906-924.
- Nowak, M. A., & Komarova, N. L. (2001). Towards an evolutionary theory of language. *Trends in cognitive sciences*, 5(7), 288-295.
- Nowak, M. A., Plotkin, J. B., & Jansen, V. A. (2000). The evolution of syntactic communication. *Nature*, 404(6777), 495-498.
- Nowicki, S., & Searcy, W. A. (2014). The evolution of vocal learning. *Current opinion in neurobiology*, 28, 48-53.
- Nowicki, S., Peters, S., & Podos, J. (1998). Song learning, early nutrition and sexual selection in songbirds. *American Zoologist*, 38(1), 179-190.
- Nummela, S. U., Jovanovic, V., de la Mothe, L., & Miller, C. T. (2017). Social context-dependent activity in marmoset frontal cortex populations during natural conversations. *Journal of Neuroscience*, 37(29), 7036-7047.
- Nyström, P. (2008). The infant mirror neuron system studied with high density EEG. *Social neuroscience*, 3(3-4), 334-347.
- Obleser, J., Scott, S. K., & Eulitz, C. (2006). Now you hear it, now you don't: transient traces of consonants and their nonspeech analogues in the human brain. *Cerebral Cortex*, 16(8), 1069-1076.
- Ohala, J. J. (1984). An ethological perspective on common cross-language utilization of F₀ of voice. *Phonetica*, 41(1), 1-16.
- Paget, R. (2013). *Human Speech: Some Observations, Experiments, and Conclusions as to the Nature*. Routledge.
- Palmer, D. C. (2000). Chomsky's nativism: A critical review. *The Analysis of Verbal Behavior*, 17, 39.
- Pandya, D. N., & Yeterian, E. H. (1996). Comparison of prefrontal architecture and connections. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 351(1346), 1423-1432.
- Papagno, C., Miracapillo, C., Casarotti, A., Romero Lauro, L. J., Castellano, A., Falini, A., ... & Bello, L. (2011). What is the role of the uncinate fasciculus? Surgical removal and proper name retrieval. *Brain*, 134(2), 405-414.

- Parsons, L. M., Fox, P. T., Downs, J. H., Glass, T., Hirsch, T. B., Martin, C. C., ... & Lancaster, J. L. (1995). Use of implicit motor imagery for visual shape discrimination as revealed by PET. *Nature*, 375(6526), 54-58.
- Passingham, R. E. (1995). *The frontal lobes and voluntary action* (Vol. 21). OUP Oxford.
- Patterson, K., Nestor, P. J., & Rogers, T. T. (2007). Where do you know what you know? The representation of semantic knowledge in the human brain. *Nature reviews neuroscience*, 8(12), 976-987.
- Paus, T. (2001). Primate anterior cingulate cortex: where motor control, drive and cognition interface. *Nature reviews neuroscience*, 2(6), 417-424.
- Pazzaglia, M., Smania, N., Corato, E., & Aglioti, S. M. (2008). Neural underpinnings of gesture discrimination in patients with limb apraxia. *Journal of Neuroscience*, 28(12), 3030-3041.
- Pennisi, A., Falzone, A., & Giallongo, L. (2017). *Linguaggio, evoluzione e scienze cognitive: un'introduzione*. Corisco.
- 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.
- Petitto, L. A., & Marentette, P. F. (1991). Babbling in the manual mode: Evidence for the ontogeny of language. *Science*, 251(5000), 1493-1496.
- Petitto, L. A., Zatorre, R. J., Gauna, K., Nikelski, E. J., Dostie, D., & Evans, A. C. (2000). Speech-like cerebral activity in profoundly deaf people processing signed languages: implications for the neural basis of human language. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 97(25), 13961-13966.
- Petkov, C. I., Kayser, C., Steudel, T., Whittingstall, K., Augath, M., & Logothetis, N. K. (2008). A voice region in the monkey brain. *Nature neuroscience*, 11(3), 367-374.
- Petrides, M. (2013). *Neuroanatomy of language regions of the human brain*. Academic Press.
- Petrides, M., & Pandya, D. N. (1984). Projections to the frontal cortex from the posterior parietal region in the rhesus monkey. *Journal of Comparative neurology*, 228(1), 105-116.

- Petrides, M., Cadoret, G., & Mackey, S. (2005). Orofacial somatomotor responses in the macaque monkey homologue of Broca's area. *Nature*, 435(7046), 1235-1238.
- Petrides, M., Tomaiuolo, F., Yeterian, E. H., & Pandya, D. N. (2012). The prefrontal cortex: comparative architectonic organization in the human and the macaque monkey brains. *Cortex*, 48(1), 46-57.
- Pika, S., Liebal, K., & Tomasello, M. (2003). Gestural communication in young gorillas (*Gorilla gorilla*): gestural repertoire, learning, and use. *American Journal of Primatology: Official Journal of the American Society of Primatologists*, 60(3), 95-111.
- Pika, S., Liebal, K., & Tomasello, M. (2005). Gestural communication in subadult bonobos (*Pan paniscus*): repertoire and use. *American Journal of Primatology: Official Journal of the American Society of Primatologists*, 65(1), 39-61.
- Pinker, S. (2003). Language as an adaptation to the cognitive niche. *Studies in the Evolution of Language*, 3, 16-37.
- Pinker, S., & Bloom, P. (1990). Natural language and natural selection. *Behavioral and brain sciences*, 13(4), 707-727.
- Pinker, S., & Jackendoff, R. (2005). The faculty of language: what's special about it?. *Cognition*, 95(2), 201-236.
- Pisoni, D. B., & Luce, P. A. (1987). Acoustic-phonetic representations in word recognition. *Cognition*, 25(1-2), 21-52.
- Plante, E., Creusere, M., & Sabin, C. (2002). Dissociating sentential prosody from sentence processing: activation interacts with task demands. *NeuroImage*, 17(1), 401-410.
- Ploog, D. (2004). Different in Non-Human Primates and Homo sapiens. *The speciation of modern Homo sapiens*, 106, 121-135.
- Pollick, A. S., & De Waal, F. B. (2007). Ape gestures and language evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(19), 8184-8189.
- Povinelli, D. (2003). Folk physics for apes: The chimpanzee's theory of how the world works.

- Premack, D., & Woodruff, G. (1978). Does the chimpanzee have a theory of mind?. *Behavioral and brain sciences*, *1*(4), 515-526.
- Provine, R. R. (2004). Laughing, tickling, and the evolution of speech and self. *Current Directions in Psychological Science*, *13*(6), 215-218.
- Rendall D. (2021). Aping Language: Historical Perspectives on the Quest for Semantics, Syntax, and Other Rarefied Properties of Human Language in the Communication of Primates and Other Animals. *Frontiers in psychology*, *12*, 675172.
- Rendall, D., Rodman, P. S., & Emond, R. E. (1996). Vocal recognition of individuals and kin in free-ranging rhesus monkeys. *Animal behaviour*, *51*(5), 1007-1015.
- Riede, T., Bronson, E., Hatzikirou, B., & Zuberbühler, K. (2005). The production mechanisms of Diana monkey alarm calls: Morphological data and a model. *Journal of Human Evolution*, *48*(1), 85-96.
- Rilling, J. K., Glasser, M. F., Preuss, T. M., Ma, X., Zhao, T., Hu, X., & Behrens, T. E. (2008). The evolution of the arcuate fasciculus revealed with comparative DTI. *Nature neuroscience*, *11*(4), 426-428.
- Rizzolatti G. (2005). The mirror neuron system and its function in humans. *Anatomy and embryology*, *210*(5-6), 419–421.
- Rizzolatti, G., & Arbib, M. A. (1998). Language within our grasp. *Trends in neurosciences*, *21*(5), 188-194.
- Rizzolatti, G., & Craighero, L. J. A. R. N. (2004). The mirror-neuron system.
- 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 ei neuroni specchio*. Milano: R. Cortina.
- Rizzolatti, G., Camarda, R., Fogassi, L., Gentilucci, M., Luppino, G., & Matelli, M. (1988). Functional organization of inferior area 6 in the macaque monkey. *Experimental brain research*, *71*(3), 491-507.
- Rizzolatti, G., Craighero, L., & Fadiga, L. (2002). The mirror system in humans. *Mirror neurons and the evolution of brain and language*, *42*, 37-59.

- 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., Fogassi, L., & Gallese, V. (2001). Neurophysiological mechanisms underlying the understanding and imitation of action. *Nature reviews neuroscience*, 2(9), 661-670.
- Rizzolatti, G., Fogassi, L., & Gallese, V. (2002). Motor and cognitive functions of the ventral premotor cortex. *Current opinion in neurobiology*, 12(2), 149-154.
- Rizzolatti, G., Scandolara, C., Matelli, M., & Gentilucci, M. (1981). Afferent properties of periarculate neurons in macaque monkeys. I. Somatosensory responses. *Behavioural brain research*, 2(2), 125-146.
- Roby-Brami, A., Hermsdörfer, J., Roy, A. C., & Jacobs, S. (2012). A neuropsychological perspective on the link between language and praxis in modern humans. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 367(1585), 144-160
- Rogalsky, C., & Hickok, G. (2009). Selective attention to semantic and syntactic features modulates sentence processing networks in anterior temporal cortex. *Cerebral cortex (New York, N.Y. : 1991)*, 19(4), 786–796.
- Romero, L., Walsh, V., & Papagno, C. (2006). The neural correlates of phonological short-term memory: a repetitive transcranial magnetic stimulation study. *Journal of cognitive neuroscience*, 18(7), 1147-1155.
- Rosell, F., Bergan, F., & Parker, H. (1998). Scent-marking in the Eurasian beaver (*Castor fiber*) as a means of territory defense. *Journal of Chemical Ecology*, 24(2), 207-219.
- Sandler, W., & Lillo-Martin, D. (2006). *Sign language and linguistic universals*. Cambridge University Press.
- Sasaki, C. T., Levine, P. A., Laitman, J. T., & Crelin, E. S. (1977). Postnatal descent of the epiglottis in man: a preliminary report. *Archives of Otolaryngology*, 103(3), 169-171.
- Saygın, A. P., Wilson, S. M., Dronkers, N. F., & Bates, E. (2004). Action comprehension in aphasia: linguistic and non-linguistic deficits and their lesion correlates. *Neuropsychologia*, 42(13), 1788-1804.
- Schäffler, L., Lüders, H. O., Dinner, D. S., Lesser, R. P., & Chelune, G. J. (1993). Comprehension deficits elicited by electrical stimulation of Broca's area. *Brain*, 116(3), 695-715.

- Scharff, C., & Haesler, S. (2005). An evolutionary perspective on FoxP2: strictly for the birds?. *Current opinion in neurobiology*, 15(6), 694–703.
- Schenker, N. M., Buxhoeveden, D. P., Blackmon, W. L., Amunts, K., Zilles, K., & Semendeferi, K. (2008). A comparative quantitative analysis of cytoarchitecture and minicolumnar organization in Broca's area in humans and great apes. *Journal of Comparative Neurology*, 510(1), 117-128.
- Schmahmann, J. D., Pandya, D. N., Wang, R., Dai, G., D'Arceuil, H. E., De Crespigny, A. J., & Wedeen, V. J. (2007). Association fibre pathways of the brain: parallel observations from diffusion spectrum imaging and autoradiography. *Brain*, 130(3), 630-653.
- Schulz, S. B., Haesler, S., Scharff, C., & Rochefort, C. (2010). Knockdown of FoxP2 alters spine density in Area X of the zebra finch. *Genes, Brain and Behavior*, 9(7), 732-740.
- Searcy, W., Nowicki, S., & Hughes, M. (1998). The territory defense function of song in song sparrows: a test with the speaker occupation design. *Behaviour*, 135(5), 615-628.
- Seeley, T. D. (2009). *The wisdom of the hive: the social physiology of honey bee colonies*. Harvard University Press.
- Seitz, R. J., & Roland, P. E. (1992). Learning of sequential finger movements in man: a combined kinematic and positron emission tomography (PET) study. *European Journal of Neuroscience*, 4(2), 154-165.
- Seyal, M., Mull, B., Bhullar, N., Ahmad, T., & Gage, B. J. C. N. (1999). Anticipation and execution of a simple reading task enhance corticospinal excitability. *Clinical Neurophysiology*, 110(3), 424-429.
- Seyfarth et al. (1980a) (Seyfarth, R. M., Cheney, D. L., & Marler, P. (1980). Vervet monkey alarm calls: semantic communication in a free-ranging primate. *Animal Behaviour*, 28(4), 1070-1094.
- Seyfarth, R. M., & Cheney, D. L. (2010). Production, usage, and comprehension in animal vocalizations. *Brain and language*, 115(1), 92-100.
- Shu, W., Cho, J. Y., Jiang, Y., Zhang, M., Weisz, D., Elder, G. A., ... & Buxbaum, J. D. (2005). Altered ultrasonic vocalization in mice with a disruption in the Foxp2 gene. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102(27), 9643-9648.

- Shuai, L., & Gong, T. (2014). Temporal relation between top-down and bottom-up processing in lexical tone perception. *Frontiers in behavioral neuroscience*, 8, 97.
- Simonyan, K., & Jürgens, U. (2002). Cortico-cortical projections of the motorcortical larynx area in the rhesus monkey. *Brain research*, 949(1-2), 23-31.
- Slagsvold, T. (1977). Bird song activity in relation to breeding cycle, spring weather, and environmental phenology. *Ornis Scandinavica*, 197-222.
- Sli Consortium. (2002). A genomewide scan identifies two novel loci involved in specific language impairment. *The American Journal of Human Genetics*, 70(2), 384-398.
- Sliwinska, M. W., Khadilkar, M., Campbell-Ratcliffe, J., Quevenco, F., & Devlin, J. T. (2012). Early and sustained supramarginal gyrus contributions to phonological processing. *Frontiers in psychology*, 3, 161.
- Slocombe, K. E., & Zuberbühler, K. (2005). Agonistic screams in wild chimpanzees (*Pan troglodytes schweinfurthii*) vary as a function of social role. *Journal of Comparative Psychology*, 119(1), 67.
- Smaers, J. B., Steele, J., Case, C. R., Cowper, A., Amunts, K., & Zilles, K. (2011). Primate prefrontal cortex evolution: human brains are the extreme of a lateralized ape trend. *Brain, behavior and evolution*, 77(2), 67-78.
- Smith, A. A., & Liebig, J. (2017). The evolution of cuticular fertility signals in eusocial insects. *Current opinion in insect science*, 22, 79-84.
- Söderfeldt, B., Ingvar, M., Rönnerberg, J., Eriksson, L., Serrander, M., & Stone-Elander, S. (1997). Signed and spoken language perception studied by positron emission tomography. *Neurology*, 49(1), 82-87.
- Spiteri, E., Konopka, G., Coppola, G., Bomar, J., Oldham, M., Ou, J., ... & Geschwind, D. H. (2007). Identification of the transcriptional targets of FOXP2, a gene linked to speech and language, in developing human brain. *The American Journal of Human Genetics*, 81(6), 1144-1157.
- Stanberry, L. I., Richards, T. L., Berninger, V. W., Nandy, R. R., Aylward, E. H., Maravilla, K. R., ... & Cordes, D. (2006). Low-frequency signal changes reflect differences in functional connectivity between good readers and dyslexics during continuous phoneme mapping. *Magnetic resonance imaging*, 24(3), 217-229.

- Steinmetz, H., Volkman, J., Jäncke, L., & Freund, H. J. (1991). Anatomical left-right asymmetry of language-related temporal cortex is different in left- and right-handers. *Annals of Neurology: Official Journal of the American Neurological Association and the Child Neurology Society*, 29(3), 315-319
- Stout, D., & Chaminade, T. (2007). The evolutionary neuroscience of tool making. *Neuropsychologia*, 45(5), 1091–1100.
- Stout, D., & Hecht, E. E. (2017). Evolutionary neuroscience of cumulative culture. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114(30), 7861-7868.
- Stratton, G. E. (1997). A new species of *Schizocosa* from the southeastern USA (Araneae, Lycosidae). *Journal of Arachnology*, 84-92.
- Stringer, C. (1989). The human revolution.
- Tannure-Nascimento, I. C., Nascimento, F. S., & Zucchi, R. (2008). The look of royalty: visual and odour signals of reproductive status in a paper wasp. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 275(1651), 2555-2561.
- Templeton, C. N., Greene, E., & Davis, K. (2005). Allometry of alarm calls: black-capped chickadees encode information about predator size. *Science*, 308(5730), 1934-1937.
- Teramitsu, I., & White, S. A. (2006). FoxP2 regulation during undirected singing in adult songbirds. *Journal of Neuroscience*, 26(28), 7390-7394.
- Thibault, S., Py, R., Gervasi, A. M., Salemme, R., Koun, E., Lövdén, M., Boulenger, V., Roy, A. C., & Brozzoli, C. (2021). Tool use and language share syntactic processes and neural patterns in the basal ganglia. *Science (New York, N.Y.)*, 374(6569), eabe0874.9
- Thompson-Schill, S. L., D'Esposito, M., Aguirre, G. K., & Farah, M. J. (1997). Role of left inferior prefrontal cortex in retrieval of semantic knowledge: a reevaluation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 94(26), 14792-14797.

- Tian, B., Reser, D., Durham, A., Kustov, A., & Rauschecker, J. P. (2001). Functional specialization in rhesus monkey auditory cortex. *Science*, 292(5515), 290-293.
- Tomasello, M. (2010). *Origins of human communication*. MIT press.
- Tomasello, M., & Call, J. (1997). *Primate cognition*. Oxford University Press, USA.
- Tommasello M. (2006, March). Ape gestures and human language. In *The Evolution of Language: Proceedings of the 6th International Conference (EVOLANG6), Rome, Italy, 12-15 April 2006* (p. 452). World Scientific.
- Tremblay, P., & Dick, A. S. (2016). Broca and Wernicke are dead, or moving past the classic model of language neurobiology. *Brain and language*, 162, 60-71.
- 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 Hoof, J. A. R. A. M. (1967). The Facial Displays of the Catarrhine Monkeys and Apes. In *Primate Ethology* (Doctoral dissertation, ed. D. Morris), 7–68. Chicago, IL: Aldine
- Van Hooff, J. A. R. A. M. (1962). Facial expressions in higher primates. In *Symp Zool Soc Lond* (Vol. 8, pp. 97-125).
- Van Zweden, J. S., & d’Ettorre, P. (2010). Nestmate recognition in social insects and the role of hydrocarbons. *Insect hydrocarbons: biology, biochemistry and chemical ecology*, 11, 222-243.
- Vargha-Khadem, F., Gadian, D. G., Copp, A., & Mishkin, M. (2005). FOXP2 and the neuroanatomy of speech and language. *Nature Reviews Neuroscience*, 6(2), 131-138
- Vargha-Khadem, F., Watkins, K. E., Price, C. J., Ashburner, J., Alcock, K. J., Connelly, A., ... & Passingham, R. E. (1998). Neural basis of an inherited speech and language disorder. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 95(21), 12695-12700.
- Vargha-Khadem, F., Watkins, K., Alcock, K., Fletcher, P., & Passingham, R. (1995). Praxic and nonverbal cognitive deficits in a large family with a genetically transmitted speech and language disorder. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 92(3), 930-933.

- von Economo, C. F., & Koskinas, G. N. (1925). *Die cytoarchitektonik der hirnrinde des erwachsenen menschen*. J. Springer.
- Von Frisch, K. (1955). *The dancing bees*. New York: Harcourt, Brace.
- Wang, X., Zanette, L., & Zou, X. (2016). Modelling the fear effect in predator–prey interactions. *Journal of mathematical biology*, 73(5), 1179-1204.
- Watkins, K. E., Dronkers, N. F., & Vargha-Khadem, F. (2002). Behavioural analysis of an inherited speech and language disorder: comparison with acquired aphasia. *Brain*, 125(3), 452-464.
- Weems, S. A., & Reggia, J. A. (2006). Simulating single word processing in the classic aphasia syndromes based on the Wernicke–Lichtheim–Geschwind theory. *Brain and language*, 98(3), 291-309.
- Weiss, P. H., Ubben, S. D., Kaesberg, S., Kalbe, E., Kessler, J., Liebig, T., & Fink, G. R. (2016). Where language meets meaningful action: a combined behavior and lesion analysis of aphasia and apraxia. *Brain Structure and Function*, 221(1), 563-576.
- West, R. A., & Larson, C. R. (1995). Neurons of the anterior mesial cortex related to faciovocal activity in the awake monkey. *Journal of Neurophysiology*, 74(5), 1856-1869.
- Westerhausen, R., Kreuder, F., Sequeira, S. D. S., Walter, C., Woerner, W., Wittling, R. A., ... & Wittling, W. (2006). The association of macro-and microstructure of the corpus callosum and language lateralisation. *Brain and language*, 97(1), 80-90.
- Wheeler, B. C., & Fischer, J. (2012). Functionally referential signals: a promising paradigm whose time has passed. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, 21(5), 195-205.)
- Wilbrecht, L., & Nottebohm, F. (2003). Vocal learning in birds and humans. *Mental retardation and developmental disabilities research reviews*, 9(3), 135-148.
- Wildgruber, D., Pihan, H., Ackermann, H., Erb, M., & Grodd, W. (2002). Dynamic brain activation during processing of emotional intonation: influence of acoustic parameters, emotional valence, and sex. *Neuroimage*, 15(4), 856-869.

- Wilson, S. M., Galantucci, S., Tartaglia, M. C., Rising, K., Patterson, D. K., Henry, M. L., ... & Gorno-Tempini, M. L. (2011). Syntactic processing depends on dorsal language tracts. *Neuron*, 72(2), 397-403.
- Winkworth, A. L., Davis, P. J., Adams, R. D., & Ellis, E. (1995). Breathing patterns during spontaneous speech. *Journal of Speech, Language, and Hearing Research*, 38(1), 124-144.)
- Wise, R., Chollet, F., Hadar, U. R. I., Friston, K., Hoffner, E., & Frackowiak, R. (1991). Distribution of cortical neural networks involved in word comprehension and word retrieval. *Brain*, 114(4), 1803-1817.
- WMacLarnon, A., & Hewitt, G. (2004). Increased breathing control: Another factor in the evolution of human language. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews: Issues, News, and Reviews*, 13(5), 181-197.
- Wollberg, Z., & Newman, J. D. (1972). Auditory cortex of squirrel monkey: response patterns of single cells to species-specific vocalizations. *Science*, 175(4018), 212-214.
- Zaccarella, E., & Friederici, A. D. (2015). Merge in the human brain: A sub-region based functional investigation in the left pars opercularis. *Frontiers in psychology*, 6, 1818.
- Zahavi, A. (1975). Mate selection—a selection for a handicap. *Journal of theoretical Biology*, 53(1), 205-214.
- Zilles, K., & Amunts, K. (2018). Cytoarchitectonic and receptorarchitectonic organization in Broca's region and surrounding cortex. *Current opinion in behavioral sciences*, 21, 93-105.
- 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(2), 347-358.
- Zlatev, J., Persson, T., & Gärdenfors, P. (2005). Bodily mimesis as “the missing link” in human cognitive evolution. *Lund University Cognitive Studies*, 121, 1-45.
- Zuberbühler, K., Jenny, D., & Bshary, R. (1999). The predator deterrence function of primate alarm calls. *Ethology*, 105(6), 477-490.
- Zuberbühler, K. (2005). The phylogenetic roots of language. Evidence from primate communication and cognition. *Psychological Science*, 14,126-130.

Zuberbühler, K. (2006). Language evolution: the origin of meaning in primates. *Current Biology*, 16(4), R123-R125.

Zuberbühler K. (2020). Syntax and compositionality in animal communication. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, 375(1789), 20190062.