

UNIVERSITA' DEGLI STUDI DI PARMA  
FACOLTA DI MEDICINA E CHIRURGIA  
DIPARTIMENTO DI NEUROSCIENZE, SEZIONE DI FISILOGIA

DOTTORATO DI RICERCA IN NEUROSCIENZE  
XIX° CICLO

**“ UNA PROSPETTIVA FILOGENETICA SULL’AZIONE  
INTENZIONALE E LA SUA COMPrensIONE:**

**SUBSTRATI NEUROFISIOLOGICI ED EVIDENZE  
COMPORAMENTALI ”**

TESI DI DOTTORATO DI MAGALI JANE ROCHAT

COORDINATORE

PROF. VITTORIO GALLESE

RELATORE

PROF. VITTORIO GALLESE



# INDICE

<b>Riassunto .....</b>	<b>1</b>
------------------------	----------

## PRIMA PARTE: STUDIO ELETTROFISIOLOGICO

<b>1. Introduzione Generale .....</b>	<b>3</b>
1.1. Sfondo teorico .....	3
1.2. Il sistema motorio corticale .....	4
1.2.1. Anatomia funzionale della corteccia motoria frontale .....	5
1.2.2. Anatomia e proprietà funzionali dell'area F5 .....	9
1.2.3. I neuroni canonici .....	12
1.2.4. I neuroni mirror .....	13
1.3. Il sistema mirror negli esseri umani .....	17
<b>2. Esperimento elettrofisiologico: la codifica dello scopo dell'azione durante l'uso di strumenti .....</b>	<b>22</b>
2.1. Introduzione .....	22
2.2. Materiali e Metodi .....	27
2.2.1. Animali sperimentali .....	27
2.2.2. Procedure chirurgiche .....	28
2.2.3. Tecniche di registrazione e microstimolazione .....	28
2.2.4. Identificazione dei siti di registrazione .....	30
2.2.5. Criteri per la selezione dei neuroni .....	30
2.2.6. Paradigma sperimentale .....	31
2.2.7. Acquisizione dei dati .....	33
2.2.8. Analisi del potenziometro .....	33
2.2.9. Analisi statistica .....	34
2.2.10. Analisi elettromiografica .....	36
2.2.11. Analisi della direzione degli occhi .....	36
2.2.12. Lesioni elettrolitiche e ricostruzione dei siti di registrazione .....	37
2.3. Risultati .....	38
2.3.1. Cellule di F5: analisi delle singole cellule .....	38
2.3.2. Cellule di F5: classificazioni delle cellule .....	39
2.3.3. Cellule di F1: analisi delle singole cellule .....	41
2.3.4. Cellule di F1: classificazioni delle cellule .....	41
2.3.5. Cellule mirror: analisi delle singole cellule .....	44
2.3.6. Cellule mirror: classificazioni delle cellule .....	44
2.3.7. Analisi di popolazione .....	47
2.3.8. Dati elettromiografica .....	51
2.3.9. Microstimolazioni elettriche .....	51
2.3.10. Dati istologici .....	51
<b>3. Discussione .....</b>	<b>54</b>
3.1. Discussione .....	54
3.2. Conclusione .....	58

---

**SECONDA PARTE: STUDIO COMPORTAMENTALE**

<b>4. Introduzione generale .....</b>	<b>59</b>
4.1. Sfondo teorico .....	59
4.2. I meccanismi soggiacenti allo sviluppo della Teoria della Mente: diverse teorie a confronto .....	61
4.2.1. Teoria della teoria: teorie modulari .....	61
4.2.2. Teoria della teoria: il bambino come scienziato .....	62
4.2.3. Il sistema Mirror, la Simulazione incarnata e l'Intelligenza motoria .....	63
4.3. Lo sviluppo della comprensione dell'azione finalizzata .....	65
4.4. La cognizione sociale dei primati non umani .....	74
<b>5. Esperimento comportamentale: La cognizione motoria o come l'esperienza plasma la comprensione dell'azione finalizzata .....</b>	<b>77</b>
5.1. Introduzione .....	77
5.2. Materiali e Metodi .....	79
5.2.1. Soggetti sperimentali .....	79
5.2.2. Setting sperimentale .....	79
5.2.3. Apparato sperimentale .....	81
5.2.4. Procedura .....	81
5.2.5. Stimoli .....	82
5.2.6. Analisi statistica .....	83
5.2.6.1. Trasformazione dei dati .....	83
5.2.6.2. Analisi dei dati .....	83
5.3. Esperimento 1 .....	85
5.3.1. Soggetti .....	85
5.3.2. Procedura .....	85
5.3.2.1. Sessione sperimentale .....	85
5.3.2.2. Stimoli .....	85
5.3.2.3. Ipotesi sperimentale .....	86
5.3.2.4. Sessione di controllo .....	87
5.3.2.5. Stimoli .....	87
5.3.2.6. Ipotesi sperimentale .....	87
5.3.3. Risultati .....	88
5.3.4. Controllo della cinematica dei movimenti .....	91
5.4. Esperimento 2 .....	93
5.4.1. Soggetti .....	93
5.4.2. Procedura .....	93
5.4.2.1. Stimoli .....	93
5.4.2.2. Ipotesi sperimentale .....	94
5.4.3. Risultati .....	95
5.5. Esperimento 3 .....	96
5.5.1. Soggetti .....	96
5.5.2. Procedura .....	96
5.5.2.1. Stimoli .....	96
5.5.2.2. Ipotesi sperimentale .....	97
5.5.3. Risultati .....	97
5.6. Esperimento 4 .....	99
5.6.1. Soggetti .....	99
5.6.2. Procedura .....	99
5.6.2.1. Setting sperimentale .....	99

5.6.2.2. Stimoli .....	100
5.6.2.3. Ipotesi sperimentale .....	100
5.6.3. Risultati .....	102
<b>6. Discussione .....</b>	<b>103</b>
6.1. Discussione .....	103
6.2. Conclusione .....	108
<b>7. Conclusione generale .....</b>	<b>109</b>
<b>8. Ringraziamenti .....</b>	<b>110</b>
<b>9. Bibliografia .....</b>	<b>111</b>

## RIASSUNTO

La sopravvivenza all'interno di un gruppo sociale dipende in grande parte dalla capacità di comprendere e di anticipare il comportamento degli altri. Quali sono le origini filogenetiche dei meccanismi sui quali questa fondamentale capacità si basa?

Secondo una concezione classica dell'evoluzione della cognizione sociale, primati umani e non umani elaborano le azioni finalizzate sulla base di strategie cognitive che si differenziano per il livello di complessità: i primati non umani analizzano gli aspetti osservabili del comportamento e prevedono le sue conseguenze in base ad un sistema di apprendimento per associazione, mentre gli esseri umani interpretano le azioni come potenzialmente causate dagli stati mentali dell'individuo. Recenti studi hanno tuttavia suggerito che nella fase iniziale dello sviluppo ontogenetico, la comprensione dell'azione finalizzata si fonda su strategie cognitive non-mentalistiche il cui substrato neurofisiologico potrebbe costituire una base comune alla cognizione sociale dei primati.

Nella corteccia premotoria ventrale (F5) e nel lobulo parietale inferiore del macaco e in aree cerebrali analoghe negli esseri umani, è stata scoperta l'esistenza di un meccanismo neurale (il sistema mirror) attraverso il quale le medesime aree cerebrali si attivano sia durante l'esecuzione che l'osservazione di specifici atti motori finalizzati. Questo meccanismo di risonanza motoria, facendo corrispondere le azioni percepite alla loro rappresentazione nel sistema motorio dell'osservatore, permetterebbe quindi di afferrare in maniera diretta l'esperienza sensori-motoria dell'altro, per quanto essa si presenti con aspetti abbastanza simili a ciò che l'osservatore già conosce. L'obiettivo degli esperimenti presentati in questa tesi era di esplorare l'organizzazione e la flessibilità di questo meccanismo cerebrale, sia da un punto di vista elettrofisiologico che da un punto di vista comportamentale.

Nell'esperimento elettrofisiologico, è stata analizzata l'attività dei neuroni della corteccia premotoria ventrale (F5) e della corteccia motoria primaria (F1) durante l'esecuzione e l'osservazione di un atto di afferramento manuale, paragonato con quello eseguito con delle pinze che invertivano la sequenza motoria normalmente eseguita per afferrare. Diversamente da quanto accadeva in F1, dove ad essere codificato era il movimento eseguito sullo strumento, i neuroni di F5 e parte di quelli di F1 codificavano lo scopo distale dell'atto motorio (prendere possesso di) a prescindere dal modo in cui questo era raggiunto. L'esistenza di una codifica dell'azione nei termini dei suoi aspetti astratti, come il suo scopo distale, rende possibile anche la codifica neurale delle azioni di uno strumento gradualmente trasformato dall'esperienza motoria nell'estensione funzionale della mano, mediante l'associazione degli atti motori eseguiti sullo strumento (scopo prossimale) con lo scopo distale dell'azione.

L'esperienza motoria è il filo conduttore comune anche all'esperimento comportamentale presentato di seguito: partendo da una serie di studi basati sul paradigma della violazione delle aspettative misurata con i tempi di osservazione nei bambini pre-verbali, quattro esperimenti sono stati condotti su diverse specie di macachi in modo da esplorare la loro capacità, durante l'osservazione di azioni o movimenti non biologici, di valutare l'adeguatezza dei mezzi impiegati per raggiungere uno scopo, in funzione delle caratteristiche del contesto. I risultati dimostrano nei macachi una sensibilità simile a quella espressa dai bambini di nove mesi nel rilevare la congruenza di un'azione. Questa capacità è tuttavia applicabile solo ad azioni biologiche facenti parte del repertorio comportamentale dei macachi.

Le azioni finalizzate rese familiari dall'esperienza motoria e, in misura minore, percettiva, potrebbero essere comprese ed anticipate grazie ad un meccanismo di simulazione incarnata (*embodied simulation*) che conduca automaticamente alla percezione dell'altro come un agente simile a sé, le cui azioni saranno prevedibili sia in base alla somiglianza con il proprio repertorio motorio che rispetto alle caratteristiche fisiche della situazione. L'organizzazione funzionale del sistema motorio intorno allo scopo dell'azione getta luce sulle origini della flessibilità dei meccanismi di apprendimento: l'esito dell'esperienza motoria e percettiva viene gradualmente generalizzato ad un significato semantico comune, codificato al livello neurofisiologico come scopo e costituente l'elemento strutturante della comprensione e dell'esecuzione dell'azione finalizzata.

**Key-words:** *sistema motorio corticale; uso di strumenti; scopo dell'azione; contesto; esperienza motoria ; neuroni specchio ; simulazione incarnata.*

## PRIMA PARTE:

### 1. INTRODUZIONE GENERALE

#### 1.1. Sfondo teorico

Ciò che distingue un essere animato da uno non animato è la capacità di eseguire volontariamente dei movimenti. Perseguire uno scopo sottintende l'impiego di tutte le risorse cognitive e sensori-motorie che si organizzano intorno alla sua realizzazione: dalla pianificazione all'esecuzione dell'azione finalizzata, dalla valutazione dell'effetto ottenuto rispetto a ciò che si era previsto a quella delle sue conseguenze nei termini di previsione dell'impatto del proprio atto nel mondo fisico e/o sociale. La discriminazione dell'azione e del suo scopo costituisce dunque il cuore della cognizione sociale. Attribuire uno scopo ad un'azione osservata offre molteplici vantaggi: dal comprendere ed anticipare il comportamento altrui, alla possibilità di calibrare le proprie azioni di conseguenza; infine, la possibilità di inferire la funzione di un'azione nuova in base al riconoscimento dello scopo al quale essa è diretta risulta particolarmente importante per quanto riguarda l'apprendimento sociale.

Quali sono dunque i meccanismi cognitivi alla base della capacità di attribuire uno scopo e di valutare il comportamento altrui nei termini della sua funzione teleologica?

La teoria ideomotoria di William James (1890) enfatizzava il ruolo fondamentale svolto dalla rappresentazione dello scopo nella generazione degli atti motori. La teoria del *Common Coding* di Prinz (1987; 1990; 2002) considerata un'estensione della teoria ideomotoria, propone che le azioni vengano rappresentate nel sistema cognitivo dell'agente come intrinsecamente correlate alla rappresentazione del loro effetto distale. Il legame tra le rappresentazioni dell'azione e del suo effetto è supposto costruirsi gradualmente nel corso dello sviluppo ontogenetico associando i cambiamenti osservati all'azione che li ha prodotti. Le rappresentazioni dell'azione e del suo effetto diventano così strettamente intrecciate che l'idea dello scopo sollecita automaticamente la rappresentazione dell'azione ad esso associata, e vice-versa, l'esecuzione di un'azione attiva in contemporanea la predizione del suo effetto distale. Il sistema cognitivo attingerebbe dunque alle associazioni azione-effetto immagazzinate nel corso delle varie esperienze per comprendere il comportamento altrui ed anticiparne gli scopi. Le recenti scoperte nell'ambito delle neuroscienze offrono una solida base neurofisiologica alla teoria del *Common Coding* e alle sue estensioni (vedi Theory of Event Coding, di Hommel e collaboratori, 2001), grazie alla quale lo schema rappresentazionale comune non va più considerato uno schema astratto ma come un meccanismo di trasformazione diretta delle informazioni sensoriali in atti motori potenziali.

Cercare di catturare l'essenza del comportamento e dell'intelligenza sociale evitando di cedere alle tentazioni riduzioniste implica necessariamente tenere conto dei vari livelli di descrizione della questione in esame: dalle dinamiche neurali alle dinamiche sociali, dalla logica adattativa del suo sviluppo nel percorso filogenetico alla sua comparsa durante lo sviluppo ontogenetico di specie diverse. La possibilità di studiare il comportamento e l'attività neurale di specie evolutivamente vicine all'essere umano, come i macachi, permette infatti di compire grandi passi nello studio dell'evoluzione filogenetica di alcuni

aspetti della cognizione sociale.

I lavori presentati in questa tesi si inseriscono dunque in un ampio ed ambizioso progetto di *naturalizzazione della cognizione sociale* (Gallese, 2006) e costituiscono un tentativo di chiarire i meccanismi cognitivi e neurali della comprensione dell'azione finalizzata, integrando diverse tecniche d'indagine in una prospettiva multidisciplinare. Questa tesi si articola in due parti: una prima parte presenta un'indagine elettrofisiologica sui meccanismi neurali della rappresentazione dello scopo dell'azione, la seconda parte esamina invece le basi filogenetiche della comprensione dell'azione finalizzata, con quattro esperimenti comportamentali sui macachi, modellati base a paradigmi e metodologie sperimentali finora utilizzati con i bambini preverbalmente.

Comincerò quindi con una breve retrospettiva storica dei primi studi sulla corteccia motoria fino alle scoperte anatomo-elettrofisiologiche che hanno contribuito a definire quel *meccanismo di trasformazione diretta delle informazioni sensoriali in atti motori potenziali*, ossia il sistema mirror.

## 1.2. Il sistema motorio corticale

Il mondo scientifico dell'Ottocento era pervaso dall'idea di dimostrare una qualche corrispondenza tra comportamento e strutture cerebrali. Già nella seconda metà del 700, la Frenologia fondata da Gall (1758-1828) asseriva che era possibile definire le qualità psicologiche di una persona esaminando la conformazione del suo cranio. Tale pratica si basava sul principio che, secondo Gall, il cervello fosse suddiviso in tante regioni quante erano le caratteristiche della personalità. Più una facoltà era sviluppata, maggiore era il volume dell'area cerebrale corrispondente e quindi della superficie del cranio che la ricopriva. Per quanto il valore pseudo-scientifico di tale disciplina portò successivamente al suo collasso, l'idea di una suddivisione del cervello in tante regioni distinte da un punto di vista funzionale continuò a seguire il suo corso.

La prima dimostrazione del ruolo svolto dalla corteccia motoria nel controllo dei movimenti risale ai lavori pionieristici di Fritsch ed Hitzig (1870) che riportarono come la stimolazione elettrica di parti diverse del lobo frontale fosse funzionalmente correlata alla contrazione di specifici muscoli dell'emisoma controlaterale. Quasi un secolo dopo, W. Penfield e Rasmussen (1952) sull'uomo e Woolsey sulla scimmia, descrissero l'esistenza di una rappresentazione completa dei movimenti del corpo in due aree motorie distinguibili sia da un punto di vista funzionale che per la loro diversa localizzazione nel lobo frontale. L'*area motoria primaria* (o M1), la cui stimolazione evocava risposte motorie discrete e confinate all'emicorpo controlaterale, era localizzata anteriormente al solco centrale, sulla superficie laterale del lobo frontale e considerata come la sede del controllo di movimenti specifici. Sulla superficie mesiale del lobo frontale invece, si estendeva l'*area motoria supplementare* (o SMA) la cui stimolazione evocava una tale varietà di movimenti sinergici e bilaterali che fu pensata come implicata in funzioni più complesse come il controllo della postura.

Le mappe funzionali di Penfield e Woolsey coincidevano in maniera grossolana con l'organizzazione citoarchitettonica della corteccia frontale emersa dai lavori di A.W. Campbell (1905) e di K. Brodmann (1909). Sulla base della base del numero e dello spessore dei vari strati corticali, della loro densità cellulare e della presenza di neuroni caratteristici, Campbell suddivise la corteccia frontale *agranulare* in una regione caudale

("sette precentrale"), situata davanti al solco centrale e ricca di cellule piramidali giganti del V° strato, e in una regione rostrale ("sette precentrale intermedio"), subito davanti al precentrale e quasi del tutto priva delle cellule di Betz. La presenza di queste due regioni furono confermate sia nell'uomo che nella scimmia da K. Brodmann che le ribattezzò Area 4, e Area 6. Stando ai dati funzionali di Woolsey, l'area motoria primaria da lui localizzata ricopriva tutta l'Area 4 di Brodmann e buona parte dell'Area 6 posta sulla convessità laterale, mentre l'Area motoria supplementare si estendeva sulla porzione mesiale dell'Area 6. Per ovviare all'evidente eterogeneità citoarchitettonica dell'area motoria primaria, Woolsey propose che le differenze citoarchitettoniche fossero correlate a tipi diversi di rappresentazione somatotopica.

I grandi successi neuroscientifici dell'Ottocento che sia dal punto di vista della parcellizzazione citoarchitettonica della corteccia cerebrale che dal punto di vista della mappatura funzionale delle sue aree riflettevano, confermandolo, il modello teorico allora prevalente nella comunità scientifica. Fondandosi sull'assunto che a determinate zone del cervello corrispondevano precise funzioni mentali e motorie, il modello *localizzazionista* confinò l'interpretazione della diversità strutturale delle varie aree corticali ad una loro mera compartimentalizzazione funzionale. Fu così che la codifica delle varie sensazioni era ritenuta appannaggio delle aree primarie, mentre la loro percezione si riteneva venisse esclusivamente elaborata nelle aree associative parietali e temporali. Il risultato della codifica e della percezione delle informazioni sensoriali doveva infine essere trasmesso alle aree frontali, dove la corteccia motoria, modulata dalle motivazioni o intenzioni dell'individuo, si consacrava rigorosamente all'organizzazione e all'esecuzione dei movimenti.

La concezione di una netta dicotomia funzionale tra la porzione posteriore e anteriore della corteccia, era dunque accompagnata da un modello di comunicazione unidirezionale tra una corteccia "che sa", interprete e convogliatrice delle informazioni sensoriali e percettive verso una corteccia "che fa", invece dedita alla pianificazione e all'esecuzione dei movimenti. Alle connessioni di ritorno, dalle aree motorie frontali verso le regioni sensoriali posteriori, era attribuito un ruolo di basso rilievo, principalmente come sistema di controllo secondario.

La visione dell'unitarietà funzionale della corteccia motoria, la cui attività esecutoria assumeva un ruolo solo marginale nell'elaborazione percettiva e cognitiva delle informazioni sensoriali si è protratta fino alla fine del secolo scorso.

### **1.2.1. Anatomia funzionale della corteccia motoria frontale**

Lo sviluppo di nuove e più raffinate tecniche d'indagine nonché l'adozione di un approccio multidisciplinare (architettico, odologico e funzionale) ha permesso di delineare un quadro anatomo-funzionale della corteccia motoria molto più complesso di quello che, fino a 20 anni fa, era ampiamente condiviso dalla comunità scientifica.

Innanzitutto, è stata evidenziata una differenza di tipo funzionale tra le aree 4 e 6 di Brodmann, finora considerate come un'insieme omogeneo formante la corteccia motoria primaria. In secondo luogo, l'area 6 è risultata essere costituita da una costellazione di aree premotorie funzionalmente distinte. Infine, ciascuna di queste aree premotorie hanno delle connessioni anatomiche afferenti ed efferenti e svolgono ruoli precisi ruoli funzionali nel controllo motorio.

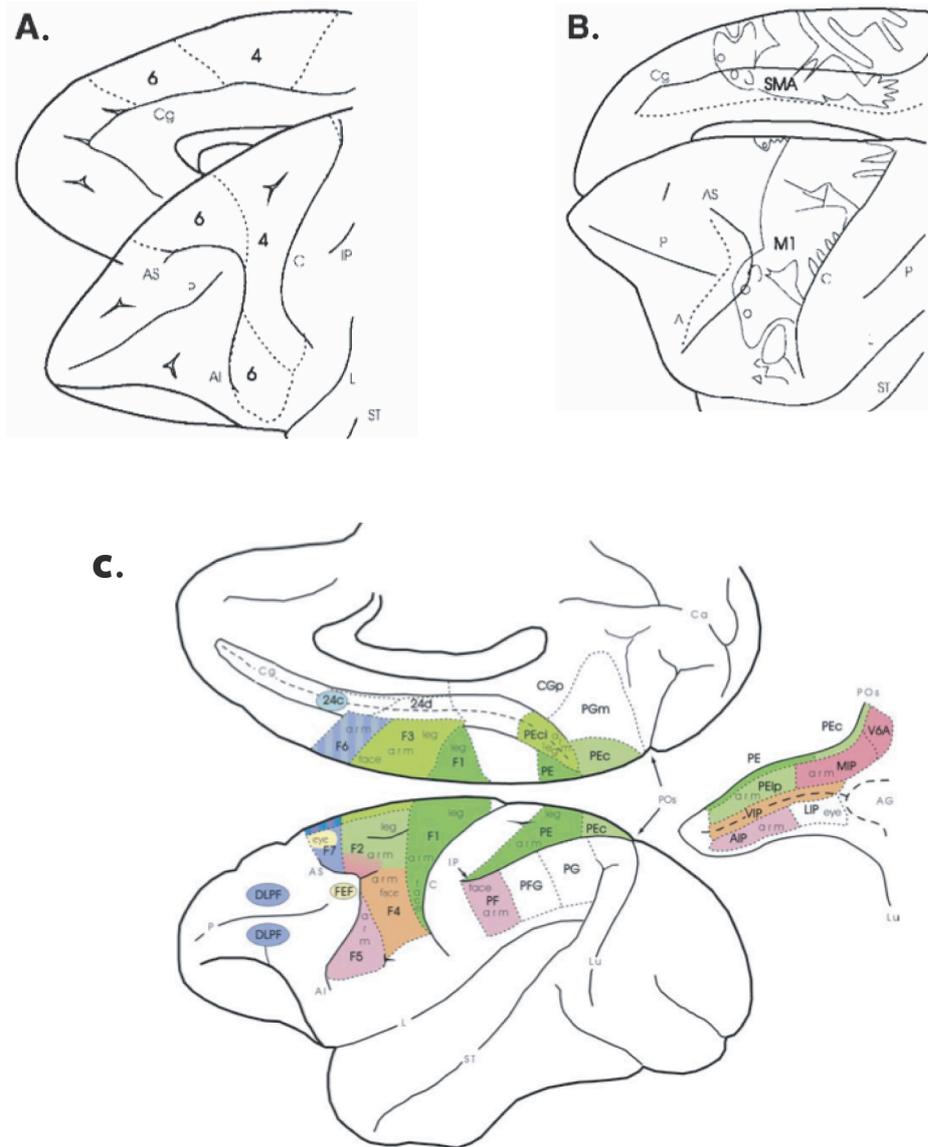
La dimostrazione della grande eterogeneità citoarchitettonica della corteccia frontale agranulare (Matelli et al., 1985) ne ha poi permesso la sua suddivisione in 7 aree, in base ad una combinazione di criteri citoarchitettonici, istochimici ed immunochimici (Matelli e Luppino 1992, Geyer et al. 1998, Geyer et al. 2000). Ciascuna area frontale agranulare è stata identificata con la lettera F, seguita da un numero arabo progressivo in direzione caudo-rostrale. La nomenclatura di von Bonin e Bailey (1947) è stata presa a prestito da Matelli e collaboratori per sottolineare la similarità tra le zone da questi indicate dal punto di vista citoarchitettonico con quelle ora proposte sulla base dell'attività enzimatica (vedi Figura 1).

In base a questa nuova suddivisione, l'Area motoria primaria o F1, individuata nel banco anteriore del solco centrale, si sovrappone grossolanamente a quella che era considerata l'area 4 di Brodmann, mentre l'area 6, o corteccia premotoria, viene divisa in tre settori principali: dorsale, ventrale e mesiale, in ciascuno dei quali viene individuata una porzione rostrale e una caudale: le aree F2 e F7 si estendono sul settore dorsale, medialmente allo *spur* del solco arcuato, il quale delimita anche il settore ventrale costituito dalle aree F4 e F5. Il settore mesiale, sede dell'area motoria supplementaria una volta considerata omogenea, risulta invece costituito da due aree: F3 (SMA propriamente detta) e F6 (pre-SMA), distinte sia dal punto di vista funzionale che dal punto di vista delle loro connessioni.

Un quadro simile è emerso dallo studio della corteccia parietale posteriore. Quella che una volta era etichettata come corteccia "associativa" indifferenziata, risulta essere costituita da una molteplicità di strutture con funzioni diverse, punto di arrivo delle afferenze sensoriali ma anche dotate di proprietà motorie analoghe a quelle delle aree della corteccia frontale agranulare con le quali sono connesse.

Le differenze tra le varie aree motorie sono state ulteriormente evidenziate dallo studio delle loro connessioni estrinseche, intrinseche e discendenti. Esiste infatti una marcata differenza tra le connessioni non-motorie delle aree motorie posteriori (F1-F5) e di quelle anteriori (F6-F7). Le aree posteriori ricevono delle forti afferenze dal lobo parietale (*aree parieto-dipendenti*) mentre le aree motorie anteriori ricevono le loro principali afferenze dalla corteccia prefrontale (*aree prefronto-dipendenti*) (Luppino & Rizzolatti, 2000; Rizzolatti & Luppino, 2001). Questa suddivisione delle aree motorie trova conferma nelle loro differenti connessioni con le altre aree motorie. Le aree prefronto-dipendenti non proiettano a F1 ma hanno ricche connessioni con le altre aree motorie (Luppino *et al.*, 1993) mentre quelle parieto-dipendenti sono direttamente connesse con F1 e appaiono legate tra loro in maniera somatotopica precisa (Matsumura and Kubota, 1979; Muakkassa and Strick, 1979; Matelli et al., 1986). Una simile suddivisione viene trovata al livello dell'organizzazione delle proiezioni discendenti. Le aree parieto-dipendenti proiettano in modo diretto al midollo spinale, dando origine al tratto cortico-spinale mentre le aree prefronto-dipendenti proiettano al trono encefalico (Keizer and Kuypers, 1989; He et al., 1993; Galea and Darian-Smith, 1994). Da questi dati anatomici, appare chiaro che questi due tipi di aree svolgono necessariamente ruoli diversi nel controllo motorio. Le aree parieto-dipendenti ricevono dal lobo parietale una grande quantità d'informazioni sensoriali che trasformano in potenziali atti motori attraverso una serie di processi paralleli, ognuno dei quali codificante un specifico tipo di trasformazione sensori-motoria (dalla localizzazione spaziale di un arto in base alle informazioni somato-sensoriali all'utilizzo delle afferenze visive per la codifica pragmatica dello spazio d'azione o del movimento della mano). Le aree fronto-dipendenti, invece, ricevono dal lobo prefrontale e dal giro del cingolo delle informazioni cognitive di ordine superiore legate alla pianificazione temporale delle azioni e alla motivazione. E' stato allora ipotizzato che la funzione ricoperta da queste aree fosse legata al controllo dell'attività generata nelle aree parieto-

dipendenti, determinando quando e in quali circostanze un atto motorio potenziale possa effettivamente essere generato (Rizzolatti et al., 1998). Tali circuiti costituiscono le “*unità funzionali del sistema motorio corticale*” (Rizzolatti et al., 1997).



**Figura 1. La corteccia motoria del macaco, evoluzione delle suddivisioni citoarchitettomiche e funzionali.**

(A). Mappa citoarchitettomica di Brodmann (1909). L'area motoria primaria è contrassegnata dai numeri 4 e 6 sulla superficie dorso-laterale della corteccia. L'area motoria supplementaria corrisponde alla porzione mesiale dell'area 6. (B). Organizzazione somatotopica della corteccia motoria del macaco di Woolsey (1952). Una prima mappa motoria (MI), presente sul solco centrale, corrisponde all'organizzazione somatotopica dei movimenti nella corteccia motoria primaria; una seconda (MII), sulla superficie mesiale dello stesso emisfero, alla rappresentazione somatotopica nella corteccia motoria supplementare. (C). Vista laterale e mesiale della nuova parcellizzazione citoarchitettomica della corteccia motoria frontale e delle aree parietali con le quali risulta connessa. Il solco intraparietale è rappresentato aperto in modo da permettere la visualizzazione delle aree intraparietali. Le varie rappresentazioni somatotopiche del corpo sono riportate su quasi tutte le aree motorie frontali e parietali. Codice colori: lo stesso colore è stato assegnato alle aree motorie e parietali interconnesse. Le aree motorie colorate in verde ricevono principalmente informazioni somatosensoriali. Quelle in rosso ricevono informazioni esclusivamente visive o visive e somatosensoriali e infine, le aree motorie colorate in blu ricevono le loro principali afferenze da aree prefrontali o del giro del cingolo. AG: giro annettente; Ca: scissura calcarina; CGp: corteccia cingolata posteriore; DLPF: corteccia prefrontale dorsolaterale; FEF: frontal eye fields; Lu: solco lunato; POs: solco parieto-occipitale.

*(Tutte le figure sono state tratte ed adattate da Luppino & Rizzolatti, 2000).*

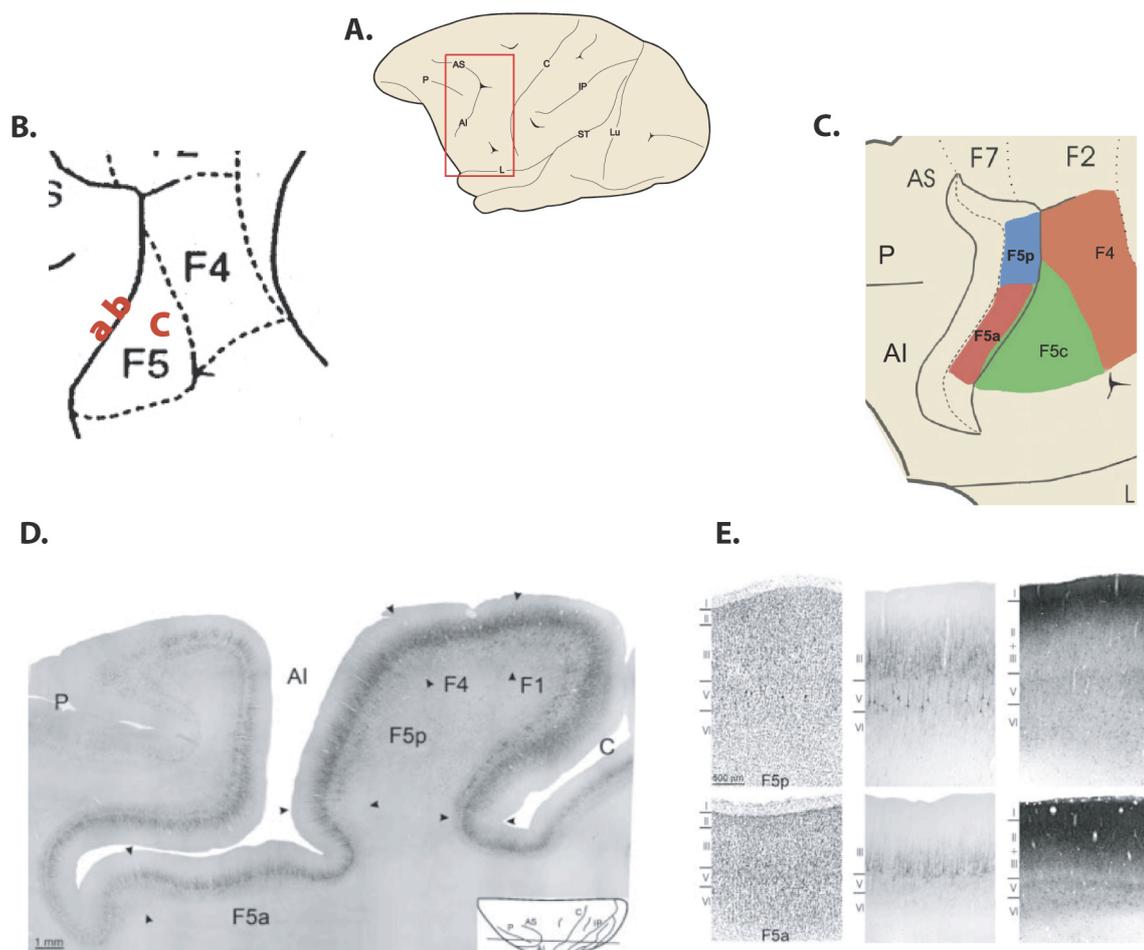
## 1.2.2. Anatomia e proprietà funzionali dell'area F5

L'area F5 occupa la porzione rostro-ventrale dell'area 6 di Brodmann. Situata davanti a F4, si estende rostralmente fino ai limiti della corteccia prefrontale, costeggiando nel fondo del solco arcuato, i frontal eye fields, (FEF) che si estendono sul banco anteriore del solco arcuato inferiore. (vedi Figura 2A e B)

Sulla base di studi citoarchitettonici ed immuno-istochimici, l'area F5 è stata classicamente suddivisa in due distretti principali: il primo (*F5c*) si trova sulla convessità corticale, mentre l'altro (*F5ab*) è localizzato nel banco posteriore del solco arcuato inferiore (Matelli *et al.*, 1985). Questi due settori si differenziano anche in base alle loro connessioni. Le connessioni estrinseche principali di F5ab riguardano la porzione rostrale del banco laterale del solco intraparietale, AIP, (Luppino *et al.*, 1999) mentre F5c è prevalentemente connesso con la porzione dorso-rostrale del lobulo parietale inferiore, PF, (Pandya and Seltzer, 1982; Godschalk *et al.*, 1984; Matelli *et al.*, 1986). Entrambi stabiliscono inoltre delle connessioni con le aree parietali SII e PFG, l'area cingolata 24c e l'area prefrontale 46v. Dal punto di vista delle connessioni intrinseche, mentre soltanto i neuroni situati nella porzione caudale di F5ab proiettano all'area F1, entrambi i settori risultano fortemente connessi con l'area F6, (pre-SMA). Infine, il complesso F5 proietta efferenze dirette, seppur limitate, ai segmenti cervicali superiori del midollo spinale. Recentemente, uno studio, integrando tecniche d'indagine citoarchitettoniche e neurochimiche, ha gettato una nuova luce sull'organizzazione di F5 (Luppino *et al.*, 2005) (vedi Figura 2C e D): lungo il banco posteriore del solco arcuato inferiore, sede di F5ab, esistono in realtà due tipi di aree che si distinguono sia dal punto di vista citoarchitettonico, dal loro pattern di distribuzione laminare che dal tipo di impronte neurochimiche. Il settore caudale, F5 posteriore o F5p, si estende lungo tutto il banco posteriore del segmento inferiore del solco arcuato e presenta un'organizzazione colonnare, con una chiara suddivisione del V strato in due sublamine. Le cellule immunopositive alla calbindina (CB) si concentrano nel II strato e nella parte superiore del III strato. Il settore rostrale, F5 anteriore o F5a, si situa invece sul fondo del solco arcuato inferiore, che si estende rostralmente verso la corteccia prefrontale. F5a possiede un V strato denso ed omogeneo con una grande concentrazione di cellule immunopositive alla CB nel III strato; poiché un pattern molto simile di reazioni immunochimiche si ritrova nelle aree F6 e F7, è stato ipotizzato che F5a faccia parte delle aree *fronto-dipendenti*, e che, quindi, svolga un ruolo di ordine superiore nel controllo e la codifica delle azioni.

Studi di microstimolazione elettrica hanno rivelato l'esistenza di una rappresentazione somatotopica dei movimenti della mano e della bocca. Anche se le due rappresentazioni presentano un notevole grado di sovrapposizione, i movimenti della mano sono principalmente rappresentati nella porzione dorsale di F5 mentre quelli della bocca sono nella porzione laterale (Rizzolatti *et al.*, 1988; Hepp-Reymond *et al.*, 1994).

Lo studio elettrofisiologico delle proprietà funzionali dei neuroni di F5 ha tuttavia evidenziato che la maggior parte di questi non codifica semplicemente singoli movimenti della mano o della bocca ma si attivano in modo specifico durante l'esecuzione di atti motori finalizzati al raggiungimento di uno scopo (afferrare, tenere, rompere, manipolare). Ad esempio, se l'attività di un neurone codificante l'afferramento manuale viene registrata durante l'esecuzione di un altro tipo di azione, la scarica sarà pressoché inesistente, anche se le stesse sinergie di movimenti sono state reclutate.



**Figura 2. Nuova parcellizzazione della corteccia premotorie ventrale rostrale (F5).** (A). Cervello di macaco. Il solco arcuato e le aree premotorie dorsali e ventrali sono contenuti all'interno della cornice rossa. (B). Suddivisione dell'area F5 in due settori: un settore occupante la convessità (F5c) e un settore situato nel banco anteriore del solco arcuato inferiore. (C). Rappresentazione del solco arcuato aperto. Nuova suddivisione di F5ab in un settore dorsale (F5p) e uno ventrale (F5a). AS: ramo superiore del solco arcuato; AI: ramo inferiore del solco arcuato; P: solco principale. (D). Suddivisione architettónica delle cortecce premotoria ventrale e prearcuata. Sezione parasagittale centrata sul giro precentrale e il ramo inferiore del solco arcuato; le frecce indicano il bordo architettónico tra le aree F1; F4; F5p, F5a; 45B e FEF. Il livello della sezione è rappresentato dalla linea tratteggiata sul cervello disegnato sotto la fotografia. (E). Ingrandimento di porzioni rappresentative delle aree F5a (sopra) e F5p (sotto), da sinistra a destra sono raffigurati rispettivamente la citoarchitettónica (Nissle), il pattern di distribuzione laminare delle cellule immunopositive alla SMI-32 e l'immunoreattività alla CB.  
(Le figure A, C sono tratte dal poster presentato al SNF, Luppino et al., (2005); Le figure D,E sono tratte da Belmalih et al., (2007)).

Alcuni gruppi di neuroni codificano gli atti motori *prossimali*, come il raggiungimento (reaching) o il portare alla bocca o al corpo, ma il maggior numero di neuroni codifica i *movimenti distali*. Tra questi ultimi, troviamo i neuroni codificanti l'afferramento con la mano e con la bocca. La loro scarica non dipende da eventuali sinergie dei movimenti della mano e della bocca ma si attiva durante gli atti motori finalizzati all'afferramento di un oggetto, attivandosi prima del contatto della mano con l'oggetto; la scarica cessa poi per alcune cellule contemporaneamente al contatto, mentre altre restano attive per un certo periodo anche a contatto avvenuto. Il 54% di questi neuroni è selettivo per un particolare tipo di prensione con la mano mentre il restante 46% scarica indifferentemente da come l'oggetto viene preso. I tipi di prensione che comportano una diversa conformazione della mano durante l'atto motorio sono: la presa di precisione a pinza, la presa di forza con tutta la mano e quella con le dita senza il pollice. Esiste in alcuni neuroni un'ulteriore selettività, scaricando essi per una particolare conformazione delle dita ma non per un'altra, pur all'interno dello stesso tipo di prensione (Rizzolatti e Arbib 1998).

I neuroni maggiormente rappresentati sono quelli che codificano l'afferramento con la mano. Le loro proprietà sono simili a quelle delle cellule della prima classe, essi infatti scaricano indipendentemente dall'orientamento spaziale del polso e risultano selettivi per un particolare tipo di afferramento. Possono inoltre essere suddivisi in tre diverse categorie rispetto all'intervallo temporale in cui si attivano; in particolare alcuni iniziano a scaricare prima dell'inizio del movimento, altri durante la fase iniziale (cioè l'estensione delle dita), altri ancora durante la chiusura della mano e un ultimo gruppo scarica durante l'intero afferramento, da quando la mano inizia ad aprirsi fino a quando le dita entrano in contatto con l'oggetto (Fadiga & Craighero 2004). Nonostante la selettività temporale, tutti interrompono la loro scarica quando l'afferramento ha avuto luogo o immediatamente dopo. Infine, sono stati registrati dei neuroni che scaricavano per tutto il tempo in cui l'oggetto viene tenuto, a partire da quando viene toccato o appena prima (holding) e dei neuroni codificanti l'atto di strappare con una scarica modulata dalla quantità di forza impiegata.

E' stato proposto che in F5 esista una sorta di magazzino o *vocabolario* di atti motori (Rizzolatti *et al.* 1988) dove i diversi gruppi di neuroni caratterizzati dai loro specifici aspetti funzionali possono essere descritti come *parole*, ciascuna con un determinato livello di astrattezza. Alcune *parole* codificano lo scopo generale (o distale) dell'atto motorio (afferrare, strappare...), altre specificano in quale maniera un determinato atto motorio deve essere eseguito, codificandone un prototipo motorio, come ad esempio la configurazione delle dita necessaria per eseguire una presa di precisione. Altre ancora, scaricando durante fasi diverse del atto motorio, specificano gli aspetti temporali della sua esecuzione.

I neuroni codificanti i *movimenti distali* sono quasi tutti bimanuali, circa la metà di essi risponde a stimoli somatosensitivi e circa il 20% a quelli visivi .

L'esistenza di questi prototipi di atti motori che indicano come l'atto motorio deve essere eseguito, da una parte facilita la selezione degli effettori necessari all'esecuzione del movimento e dall'altra parte facilita anche la selezione dei movimenti appropriati per interagire con degli oggetti dotati di determinate caratteristiche visive.

### 1.2.3. I neuroni canonici

I neuroni di afferramento si dividono, in base alle loro proprietà, in due classi fondamentali: i neuroni puramente *motori*, che si attivano durante il movimento di afferramento eseguito sia in condizione di luce che nell'oscurità, e i neuroni *visuo-motori*, che si attivano normalmente durante l'esecuzione con la mano di azioni finalizzate ma comprendono anche proprietà visive complesse. Questi ultimi comprendono due sotto-classi di neuroni che si distinguono tra di loro in base allo stimolo visivo che li attiva: i *neuroni canonici* e i *neuroni mirror*.

I *Neuroni canonici* rappresentano circa il 20% dei neuroni di F5. Sono prevalentemente localizzati nel banco posteriore del solco arcuato (F5ab) e rispondono anche alla semplice fissazione di oggetti tridimensionali senza che venga eseguito un movimento della mano. E' stata osservata una stretta congruenza tra le loro risposte visive e quelle motorie: la codifica visiva della dimensione e della forma di un oggetto è spesso congruente con il tipo di prensione codificato dallo stesso neurone (Murata et al. 1997). Realizzando un paradigma sperimentale in grado di dissociare la scarica neurale durante la presentazione di oggetti di diverse dimensione da quella registrata durante il loro afferramento, Murata è riuscito a dimostrare che due terzi dei neuroni visuomotori registrati in F5 erano selettivi per oggetti con una determinata dimensione, orientamento spaziale e conformazione.

E' stato proposto che i neuroni canonici svolgano un ruolo importante nella categorizzazione semantica degli oggetti (Rizzolatti et al. 1997). Integrandosi tramite un processo di influenza retroattiva nell'analisi pittorica classicamente svolta dalle aree temporali, i neuroni canonici potrebbero codificare le informazioni riguardanti che tipo di attività sarebbe possibile svolgere con tali oggetti.

I neuroni canonici si trovano in una regione di F5 (F5ab) fortemente connessa con la porzione rostrale del banco laterale del solco intraparietale, (AIP). Una serie di studi (Taira et al., 1990; Sakata et al., 1995; Murata et al., 2000) hanno rivelato una sorprendente somiglianza funzionale tra le proprietà dei neuroni di AIP e quelle dei neuroni canonici di F5: le risposte visive dei neuroni di AIP correlano con la forma e l'orientamento degli oggetti presentati mentre le risposte motorie sono evocate da precisi atti motori manuali.

Recenti studi odologici (Luppino, et al, Abstract 2004) hanno rivelato la presenza di forti connessioni tra quest'area e le aree inferotemporali (TE<sub>m</sub>, TE e TE<sub>O</sub>) considerate facenti parte della via visiva ventrale (ventral stream, la via del "*che cosa*") coinvolta nell'elaborazione del riconoscimento degli oggetti. Le informazioni sull'identità degli oggetti elaborate dalle aree inferotemporali e convogliate in modo diretto a AIP potrebbero rappresentare un sistema di riconoscimento dell'oggetto attraverso la sua esplorazione tattile. La presenza in AIP di una copia delle informazioni riguardanti le caratteristiche fisiche degli oggetti potrebbe allora spiegare perché i pazienti con una lesione nella via visiva ventrale che presentano un' agnosia visiva (Farah, 1990) sono ancora capaci di riconoscere un oggetto dal momento in cui possono manipolarlo.

La presenza in AIP di neuroni "visual dominant" (che non scaricano durante l'afferramento in assenza di un feed-back visivo) dei quali F5 è totalmente priva, suggerisce la sua implicazione nella codifica delle caratteristiche intrinseche degli stimoli che il soggetto deve afferrare (Frey et al. 2005). Queste informazioni verrebbero inviate da AIP a F5ab tramite afferenze dirette. F5ab, sulla base di tali indicazioni, trasforma le caratteristiche dello stimolo nel modo migliore per afferrarlo e invia la scelta della specifica presa sia ai campi motori della mano di F1, la quale poi invia il comando motorio

al tratto piramidale, che ad AIP. Si crea così un circuito riverberante in grado di aggiornare in tempo reale eventuali cambiamenti delle caratteristiche dello stimolo, assicurando che questo venga sempre afferrato nel miglior modo possibile. Il circuito AIP-F5ab svolge un'importante funzione anche nel collegare il tipo di afferramento con la mano alle caratteristiche spaziali dell'oggetto. Ciò è stato confermato in uno studio di Murata (Murata et al. 2000) in cui per quei neuroni AIP visuomotori che si attivavano selettivamente in base alla dimensione dell'oggetto vi era un'ottima corrispondenza tra le condizioni di osservazione e di manipolazione.

Il circuito AIP-F5 sembra così implicato nella trasformazione delle caratteristiche intrinseche degli oggetti in atti motori appropriati (Jeannerod et al., 1995). La conferma di questa ipotesi arriva dagli studi di inattivazione reversibile sia in AIP (Gallese et al., 1994) che in F5 (Fogassi et al., 2001). L'inattivazione provoca deficit molto simili in entrambe le aree: afferramento esitante e maldestro, fino all'incapacità di compire l'atto motorio.

### 1.2.4. I neuroni mirror

L'altro tipo di neuroni con proprietà visuo-motorie in F5 sono stati chiamati i *neuroni mirror* e sono prevalentemente presenti nella convessità corticale di F5 (F5c) (Di Pellegrino et al. 1992). Indistinguibili dagli altri neuroni di F5 dal punto di vista delle loro proprietà motorie, sono caratterizzati dalla loro attivazione durante l'osservazione delle azioni finalizzate eseguite da un terzo (scimmia o essere umano) simili a quelle codificate a livello motorio.

Una prima serie di studi approfonditi (Gallese et al., 1996; Rizzolatti et al., 1996) ha rivelato che i neuroni mirror si attivano esclusivamente se l'azione osservata prevede un'interazione effettiva tra un effetto (mano o bocca) e l'oggetto-target. La loro scarica viene di regola evocata dall'esecuzione e/o dall'osservazione di atti motori come l'afferramento, la manipolazione, il tenere, lo strappare o lo spostare un oggetto. Generalmente, i neuroni mirror codificano l'osservazione e l'esecuzione di un solo tipo di atto motorio ma alcuni possono risultare attivati da due o tre tipi distinti di atti motori. La loro scarica non viene attivata dall'osservazione di un'azione mimata (e.g., assenza di interazione con un oggetto), dalla semplice presentazione di un oggetto, e risulta molto debole quando l'afferramento avviene per mezzo di un effetto sconosciuto come delle pinze. La loro risposta non sembra modulata né dal tipo di oggetto con cui l'effetto interagisce (cibo o altro oggetto solido), né dalla distanza o dalla posizione nello spazio occupata dall'agente.

E' possibile categorizzare i neuroni mirror in base al grado di similitudine riscontrato tra le azioni eseguite e quelle osservate (Di Pellegrino et al. 1992; Gallese et al. 1996). Possiamo così trovare delle cellule strettamente congruenti (l'azione osservata è la stessa di quella eseguita), congruenti in senso lato (la cellula viene attivata da diverse azioni osservate, una delle quali corrispondente all'azione eseguita), o congruenti da un punto di vista logico (la cellula si attiva, per esempio, durante l'osservazione del piazzamento del cibo su una superficie e durante l'azione di afferrare il cibo).

La categoria dei neuroni mirror congruenti *in senso lato* risulta particolarmente interessante perché suggerisce che la codifica di un determinato scopo venga generalizzato a diversi tipi di atti motori.

Un recente studio (Ferrari et al., 2003) ha dimostrato l'esistenza, nella parte più laterale di F5, di neuroni mirror che rispondono durante l'esecuzione e l'osservazione di

azioni di bocca. Degno di interesse è il fatto che una grande parte dei neuroni, *neuroni mirror ingestivi*, scaricavano durante l'osservazione o l'esecuzione di azioni di bocca *transitive*, (rivolti verso un oggetto: mordere, succhiare) mentre un'altra parte, *neuroni mirror comunicativi*, rispondevano anche all'osservazione di azioni di tipo *intransitivo*, appartenente al repertorio dei comportamenti comunicativi della scimmia (il *lipsmacking*, protrusione e schiacciare delle labbra che comunica intenzioni affiliative). L'apparente incongruenza tra la risposta visiva e motoria, la risposta motoria avviene durante l'esecuzione di atti motori di tipo ingestivo mentre la risposta visiva viene attivata da azioni di tipo comunicativo, potrebbe in realtà rendere conto dell'evoluzione del linguaggio. La comunicazione verbale potrebbe infatti essersi evoluta a partire da e nello stesso modo della comunicazione gestuale. Tramite un processo di ritualizzazione di un atto motorio pregno di significato emotivo (lo spulciare l'altro in pegno di alleanza, azione che comporta il rimuovere i parassiti dalla sua pelliccia per masticarli) in un cenno comunicativo (lo schiacciare delle labbra che ricorda la masticazione dei parassiti), che veicola lo stesso significato dell'azione originale (Rizzolatti & Arbib, 1998; Arbib, 2002; 2005).

Neuroni con proprietà visive simili ai neuroni mirror sono stati scoperti nella porzione rostrale del solco temporale superiore, STS (Bruce et al., 1981; Perrett et al., 1989). Alcuni neuroni scaricavano durante l'osservazione di movimenti biologici di parti specifiche del corpo (movimenti della testa o degli occhi), altri ai movimenti di tutto il corpo e altri ancora codificavano selettivamente l'interazione della mano con un oggetto. Poiché STS non stabilisce delle connessioni dirette con l'area F5, risulta difficile ipotizzare che le complesse informazioni visive arrivino ai neuroni mirror da questa area. D'altro canto, sia STS che F5 risultano reciprocamente connesse con la porzione dorso-rostrale del lobulo parietale inferiore, PF/PFG, i cui neuroni codificano le informazioni somatosensoriali, visive o una combinazione dei due tipi di informazioni sensoriali (Leinonen and Nyman, 1979, Hyvärinen, 1981; Yokochi et al. 2003). Lo studio approfondito delle proprietà dei neuroni di PF/PFG (Fogassi et al., 1998; Gallese et al., 2001; Fogassi et al., 2005) ha permesso di osservare che alcuni di essi presentano delle proprietà mirror simili a quelle dei neuroni mirror di F5c (scarica durante l'osservazione di un'azione congruente con quella codificata al livello motorio). Questi neuroni sono stati nominati "neuroni mirror parietali". Come i neuroni mirror di F5, i neuroni mirror parietali non scaricano né durante l'osservazione di un'azione mimata, né quando l'azione viene effettuata per mezzo di uno strumento come un bastone o una pinza.

Il lobulo parietale inferiore risulta allora essere il candidato principale per fungere da tappa intermedia tra STS e F5. Poiché sia PF/PFG che STS che F5c contengono neuroni che rispondono durante l'osservazione dell'azione biologica, è nella differenza tra le loro proprietà motorie che va forse cercata la progressione dei diversi stadi dell'analisi dell'azione. La regione di STS, provvista di neuroni con proprietà tipicamente visive potrebbe codificare una prima descrizione pittorica dell'azione che viene proiettata a PF/PFG, dotate di cellule sia puramente visive che visuo-motorie che trasmettono queste informazioni successivamente a F5c, dove viene associata con la sua rappresentazione motoria.

Non esiste nessun modello biologico in grado di spiegare come i neuroni mirror vengano generati. E' tuttavia ipotizzabile l'esistenza di un processo simile a quello che permette lo sviluppo di una congruenza tra i prototipi motori (vocali) di F5 la descrizione degli oggetti di AIP. Nel caso dei neuroni mirror, il processo di corrispondenza coinvolgerebbe in primo luogo la congruenza tra l'azione manuale comandata da un determinato prototipo motorio e la codifica visiva, da parte dell'agente, della sua mano

mentre esegue l'azione. Una volta stabilito e consolidato questo primo legame visuomotorio, esso potrebbe generalizzarsi alla stessa azione eseguita da altre persone.

Questi dati sembrano suggerire che i neuroni mirror sarebbero in grado di mettere a confronto ciò che la scimmia fa con ciò che vede fare. E' stata allora ipotizzata l'esistenza di un sistema mirror che contribuisca alla comprensione delle azioni mediante il paragone diretto delle azioni osservate con il proprio repertorio interno di azioni (Gallese et al. 1996; Rizzolatti et al. 1996). Uno studio ha, in particolar modo, confermato l'ipotesi della funzione svolta dai neuroni mirror nella *comprensione* dell'azione. Nel 2001, M.A. Umiltà e collaboratori hanno studiato l'attività dei neuroni mirror durante l'osservazione di un'azione in diverse condizioni sperimentali. Gli autori hanno dimostrato come i neuroni che scaricano durante l'osservazione dell'atto di afferramento di un oggetto, continuano a scaricare anche quando la parte finale dell'afferramento (il momento dell'interazione tra mano e oggetto) viene oscurata. Sembra che il significato dell'azione sia stato costruito a prescindere dalla visione completa dell'azione, grazie ad una previa conoscenza circa la posizione dell'oggetto, combinata con la visione di una mano che si dirige verso il suo target. L'atto motorio e il suo scopo vengono codificati dai neuroni mirror anche se ad un certo punto dell'esecuzione, la visione della fase cruciale del compimento dello scopo viene a mancare: la scarica dei mirror è relativa all'attivazione di una copia motoria interna dell'azione osservata, la rappresentazione di un *atto motorio potenziale* che "consente di integrare la parte mancante, riconoscendo nella sequenza parziale dei movimenti vista, il significato complessivo dell'azione" (Rizzolatti & Sinigaglia, 2006). Cruciale è la condizione di controllo fornita dalla mancata attivazione dei neuroni mirror durante l'osservazione di un afferramento "a vuoto" (senza oggetto-target) sia in condizione di visione di tutte le fasi del movimento, sia quando la parte finale è stata oscurata. Ciò a dimostrare come la scarica dei mirror relativa all'attivazione di una rappresentazione motoria interna, sia realmente correlata con l'estrazione del significato dell'azione (o della parte di azione) osservata nel qui ed ora.

La proposta che l'attivazione dei neuroni mirror corrisponda alla comprensione del significato puro dell'azione a prescindere dalla modalità sensoriale in cui essa si presenta, è stata ulteriormente confermata dalla scoperta di neuroni mirror con proprietà audio-visive in F5 (Kohler et al., 2002; Keysers et al., 2003). Questi neuroni scaricano non solo quando si esegue o si osserva una determinata azione, ma anche quando si sente il suono relativo all'azione stessa, senza poterla osservare. Ciò significa che i neuroni mirror sono in grado di coordinare le diverse modalità sensoriali attraverso le quali un'azione viene percepita con la conoscenza motoria di base dell'osservatore, una conoscenza motoria che arricchisce la percezione dell'azione altrui con i derivati della propria esperienza di controllo dell'esecuzione e di anticipazione delle conseguenze della stessa azione.

Un ultimo e recente esperimento (Fogassi et al., 2005) ha evidenziato come la struttura funzionale del sistema motorio e quindi del circuito mirror renda possibile non solo la comprensione del singolo atto motorio osservato ma anche il significato di ciascun atto motorio concatenato in una sequenza motoria diretta al raggiungimento di un obiettivo distale. Studiando l'attività dei neuroni motori nel lobulo parietale inferiore della scimmia, Fogassi e collaboratori hanno scoperto che la risposta delle cellule durante l'esecuzione di un atto motorio particolare (ad esempio, l'afferrare con la presa di precisione), risultava modulata dallo scopo ultimo della sequenza motoria in cui quel atto era inserito. Ad esempio, una parte di queste cellule scaricavano maggiormente durante l'afferramento di un oggetto se questo atto motorio era seguito dal portare l'oggetto alla bocca, mentre altre cellule si attivavano significativamente di più quando l'oggetto afferrato doveva essere successivamente posto in un contenitore.

E' stato allora proposto che le cellule codificanti uno specifico atto motorio fossero in qualche modo inserite in catene motorie preformate che codificano l'intera azione. La sequenza motoria verrebbe quindi codificata sotto forma di catene neurali che fanno sì che ciascun atto motorio codificato da un neurone risulti collegato e modulato dall'atto motorio successivo, promuovendo così la fluidità dell'esecuzione dell'azione. Poiché una specificità analoga a quella motoria è stata riscontrata quando la scimmia osservava lo sperimentatore compiere le stesse catene d'atti motori, è stata avanzata l'ipotesi che il significato intenzionale dell'azione fosse codificato dai neuroni mirror parietali sin dal compimento del primo movimento (Rizzolatti e Sinigaglia, 2006).

Gli autori hanno sottolineato come l'anticipazione dell'esito dei movimenti iniziali dello sperimentatore possa in qualche modo essere aiutata dall'elaborazione delle informazioni contestuali (in questo caso, dalla presenza o l'assenza del contenitore in cui piazzare il cibo), e dalla frequenza statistica con cui le azioni vengono osservate.

Molteplici studi neuroscientifici utilizzando tecnologie diverse hanno dimostrato come anche il cervello umano sia dotato di un sistema che mappa le azioni osservate sugli stessi circuiti nervosi che ne controllano l'esecuzione (Gallese, 2006). La scoperta dell'esistenza di un circuito mirror negli esseri umani (ma anche in altre specie come gli uccelli, vedi Prather et al., 2008) conferisce al sistema mirror una valenza straordinariamente olistica in quanto potenziale meccanismo neurofisiologico alla base della comprensione delle azioni, evolutosi in specie diverse ma accomunate dal fatto di vivere in gruppi sociali.

### 1.3. Il sistema mirror negli esseri umani

La prima prova (anche se inconsapevole) dell'esistenza di un sistema mirror negli esseri umani risale agli anni '50 del secolo scorso, dai lavori svolti da Gastaut & Bert (1954) e da Cohen-Seat et al. (1954). Studiando l'attività elettroencefalografica durante l'osservazione di azioni, è stato evidenziato come il ritmo *mu*, che è tipicamente presente in condizioni di riposo e sparisce durante la produzione attiva di movimenti, risulta essere soppresso anche durante l'osservazione dei movimenti di un'altra persona. Queste prime osservazioni sono state confermate con studi utilizzando la stessa tecnica di registrazione (Cochin et al., 1998; 1999; Altschuler et al., 1997; 2000) e anche con la magnetoencefalografia (MEG). Hari e collaboratori (1997) hanno dimostrato come le oscillazioni ritmiche che tipicamente originano dall'interno del solco centrale (20Hz), aumentino bilateralmente circa 500 ms dopo la stimolazione del nervo medio (Salmelin & Hari, 1994), fornendo un indice prezioso dello stato di attivazione della corteccia motoria precentrale. Degno di attenzione, il fatto che questo aumento viene radicalmente soppresso sia quando il soggetto esegue un'azione che quando la osserva (Hari et al., 1997; 1998).

Mediante la tecnica della stimolazione magnetica transcranica (TMS), Fadiga e collaboratori (1995) hanno dimostrato come durante l'osservazione di un'azione transitiva o intransitiva, viene registrato un aumento significativo dei potenziali motori evocati (MEP) nei muscoli dell'osservatore, corrispondenti a quelli che vengono reclutati per eseguire l'azione. Un altro studio di TMS (Gangitano et al., 2001), registrando i MEP della mano durante le diverse fasi dell'azione osservata, ha evidenziato come l'eccitabilità della corteccia motoria rispecchi fedelmente i vari intervalli dell'azione di afferramento.

Dati clinici permettono di evidenziare come anche negli esseri umani, l'esistenza di un sistema mirror abbia la funzione di facilitare la comprensione di un'azione osservata mediante l'attivazione di una sua rappresentazione motoria. Lhermitte e collaboratori (1986) descrissero il *comportamento d'imitazione* patologico osservato nei pazienti con una lesione nell'area orbitofrontale. Questi pazienti, in modo simile ai pazienti ecoprassici, non riuscivano a trattenersi dall'imitare in modo repentino ed automatico l'azione che vedevano eseguire da altri. A differenza di questi, però, i pazienti con quel *comportamento d'imitazione* non riproducevano esattamente l'azione osservata, ma piuttosto eseguivano azioni che portavano ad un risultato simile. Oltre a spiegare questo comportamento come risultante da un deficit nei meccanismi che normalmente controllano gli schemi o piani motori, è possibile ipotizzare che quegli schemi codificanti diversi tipi di atti motori, possono a loro volta essere raggruppati gerarchicamente a seconda dello scopo che portano a realizzare.

Nell'arco degli ultimi 10 anni, numerosissime ricerche di neuroimaging hanno permesso di localizzare il funzionamento del sistema mirror umano in diverse situazioni e di verificare l'esistenza di una corrispondenza anatomica tra il circuito corticale coinvolto nella trasformazione visuo-motoria studiato nei macachi e quello esistente negli esseri umani. Quando un essere umano osserva un'azione, si verifica l'attivazione di un complesso cerebrale che include aree occipitali, temporali, le aree visive del lobo parietali e due aree con una funzione prevalentemente motoria: la porzione rostrale del lobulo parietale inferiore e la parte inferiore del giro precentrale insieme alla parte posteriore del giro frontale inferiore (IFG). Mentre risulta facile trovare una corrispondenza tra il lobulo parietale inferiore umano e le aree PF/PFG della scimmia, trovare una corrispondenza per IFG è un compito più arduo.

In base all'assunto che il solco frontale superiore insieme al solco precentrale superiore rappresentino il corrispettivo umano del ramo superiore del solco arcuato e

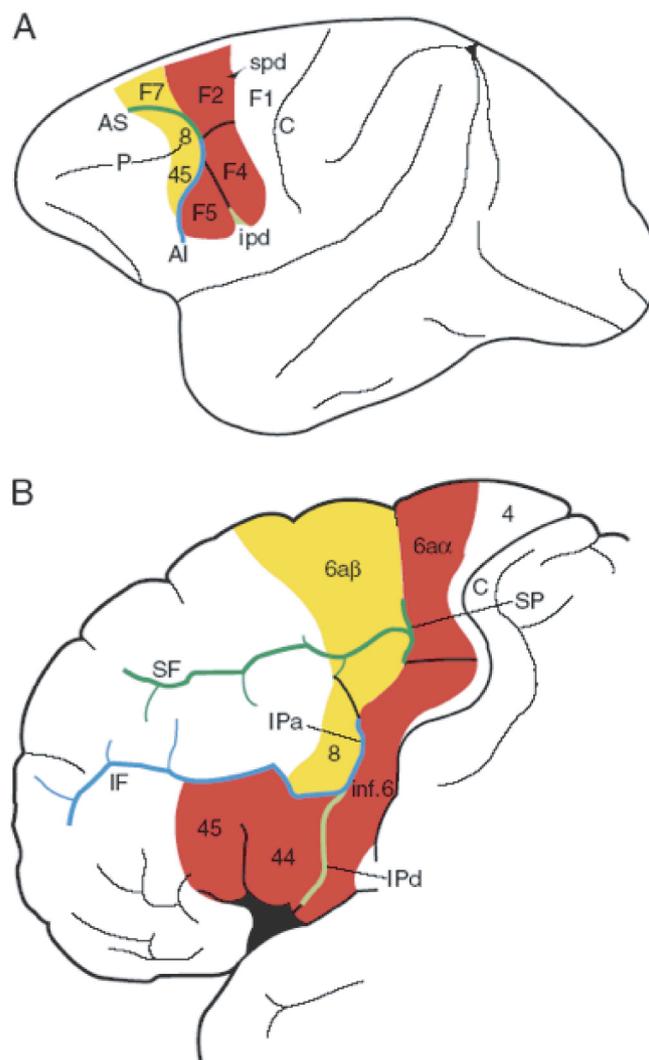
poiché, nella scimmia, la continuazione caudale (*lo spur*) del solco arcuato delimita la premotoria dorsale da quella ventrale, è stato ipotizzato che negli esseri umani, un tale limite si situi appena più ventralmente rispetto al solco frontale superiore (vedi Figura 3). La localizzazione dei FEF situati, in entrambe le specie, tra il bordo inferiore della premotoria dorsale e quello superiore della premotoria ventrale, corrobora questa omologia (Corbetta et al., 1998; Kimming et al., 2001). Distinto il confine tra premotoria dorsale e ventrale nell'uomo, il confine tra F4 e F5 segnato nella scimmia dal solco precentrale inferiore (ipd) potrebbe corrispondere al IPD che distingue nell'uomo, l'area 6 inferiore e l'area 44 di Brodmann (Grèzes et al. 2003).

In base ad una loro somiglianza citoarchitettonica, Campbell (1905) aveva raggruppato le aree del giro precentrale insieme alle aree posteriori del giro frontale inferiore (*pars opercularis* e *pars triangularis*) per formare *la corteccia precentrale intermedia*.

Studi comparativi hanno individuato nella *pars opercularis* (BA 44) l'omologo umano dell'area F5 della scimmia (von Bonin & Bailey, 1947; Petrides & Pandya, 1997). L'area 44 è stata classicamente definita un'area adibita alla produzione linguistica, capacità peculiarmente umana, mentre l'area F5 riveste funzioni motorie, anche se di ordine superiore rispetto alla semplice esecuzione. Come spiegare allora l'analogia tra le due aree dal punto di vista funzionale? Studi recenti hanno in realtà evidenziato come il settore ventrale della corteccia premotoria nelle due specie sia implicato nei processi di organizzazione di azioni, prefigurazione di atti motori e comprensione di azioni, dimostrando come l'area 44 non sia esclusivamente adibita al linguaggio (Iacoboni et al. 1999). La parte caudale della corteccia premotoria ventrale (F4) sembrerebbe invece avere un'area omologa nella parte ventrale della corteccia premotoria nell'uomo (Rizzolatti et al. 2002). Le sue connessioni con l'area intraparietale ventrale (VIP), dimostrate da tempo nella scimmia, sono state recentemente individuate anche nell'uomo (Bremmer et al. 2001).

La dimostrazione che l'attivazione dell'area 44, durante l'osservazione di un'azione sia veramente riconducibile ad una sua funzione di *mirroring visuo-motorio* e non ad una rappresentazione verbale interna come ipotizzato da alcuni autori (Grèzes & Decety, 2001; Heyes, 2001) arriva da un esperimento di fMRI che prevedeva l'osservazione di azioni transitive ed intransitive (mimate) eseguite con diverse parti del corpo (Buccino et al., 2001). I risultati hanno dimostrato un'attivazione selettiva delle aree parietali e frontali durante l'osservazione di azioni transitive eseguite con diverse parti del corpo. L'attivazione corticale rispecchiava inoltre un'organizzazione somatotopica con foci corticali dedicati alle azioni compiute con la mano, la bocca o il piede. L'osservazione delle azioni mimate dava un pattern di attivazione simile ma limitato al lobo frontale. Se le azioni osservate fossero state interpretate *verbalmente*, l'area di Broca avrebbe dovuto attivarsi allo stesso modo, indipendentemente dal tipo di azione e, soprattutto, l'area premotoria non avrebbe avuto *ragione* di attivarsi.

L'insieme dei dati riportati sembrano confermare l'esistenza nell'uomo di un sistema di risonanza motoria analogo a quello individuato nella scimmia, tuttavia, sembra che il sistema dei neuroni specchio raggiunga un livello di astrazione maggiore nell'uomo in quanto codifica sia le azioni transitive che intransitive, è in grado di selezionare sia il tipo di atto che la sequenza di movimenti che lo compongono e non necessita di un'effettiva interazione con gli oggetti, attivandosi anche quando l'azione è semplicemente mimata.



**Figura 3. Parcellizzazione della corteccia motoria: (A).** del macaco (Matelli e Luppino 1992) e **(B).** dell'uomo. Gli stessi colori in A e B indicano aree con analogie dal punto di vista anatomico e funzionale. Le aree colorate in giallo indicano somiglianze anatomiche e funzionali legate ai comportamenti di orientamento. Le aree colorate in rosso condividono un'analogia anatomica e funzionale principalmente legate alle interazioni col mondo esterno. SF: solco frontale superiore; SP: solco precentrale superiore nell'uomo; tracciati in verde scuro come la parte posteriore del solco arcuato nella scimmia (AS). Il solco frontale anteriore (IF) e la branca ascendente del solco precentrale inferiore (IPa) dell'uomo sono colorati in blu, come la parte superiore del solco arcuato (AI). La branca discendente del solco precentrale inferiore (IPd) dell'uomo è colorata in verde chiaro e corrisponde al solco precentrale inferiore (ipd) della scimmia. C: solco centrale, P: solco principale, spd: solco precentrale superiore.  
(Figura tratta da Rizzolatti e Arbib, 1998).

Un' ulteriore esperimento di fMRI (Iacoboni et al., 2005) ha dimostrato un significativo incremento dell'attivazione della parte posteriore del giro frontale inferiore e delle corteccia premotoria ventrale durante l'osservazione di azioni eseguite all'interno di un determinato contesto rispetto alle stesse azioni eseguite in un contesto diverso, dove i diversi contesti suggerivano intenzioni diverse. Questi risultati suggeriscono che il sistema dei neuroni specchio, oltre a codificare l'atto osservato, è anche in grado di *interpretarne* lo scopo sovraordinato o l'intenzione con cui esso è compiuto. Ciò a significare l'essenza intrinsecamente pragmatica dell'intenzione che almeno ad un livello di base, non può essere considerata come un'entità separata dagli atti motori attraverso i quali si esprime. La possibilità di afferrare in modo immediato il significato motorio dell'azione sembra allora accompagnarsi in maniera altrettanto automatica della possibilità di estrarne l'intenzione soggiacente o lo scopo distale al quale esso è diretto.

Ciò risulta tuttavia possibile soltanto se le azioni osservate fanno parte del patrimonio motorio dell'osservatore. Una serie di esperimenti di neuroimaging ha infatti dimostrato che l'intensità dell'attivazione del sistema mirror e quindi il grado di *comprensione visuo-motoria*, era direttamente correlata alla similitudine dell'azione osservata rispetto al repertorio motorio dell'osservatore. L'area di Broca si attiva durante l'osservazione di un uomo e di una scimmia che muovono le labbra (comunicazione verbale nel caso dell'uomo, lipsmacking nel caso della scimmia) ma *non* durante l'osservazione di un cane che abbaia (Buccino et al., 2004). Allo stesso modo, l'osservazione di un passo di danza determina un'attivazione del sistema mirror maggiore nei ballerini professionisti rispetto ai principianti, inoltre l'attivazione risulta ancora più intensa se il passo osservato è tipico della danza praticata, rispetto a quelli di un altro tipo di danza (Calvo-Merino et al., 2005).

Uno studio particolarmente importante ha esaminato il problema di come e a quale fase dell'osservazione dell'azione, entri in gioco un meccanismo di inibizione che permetta di osservare l'azione senza che l'attivazione di una sua rappresentazione motoria produca la sua automatica esecuzione (Baldissera et al., 2001). Studiando l'eccitabilità del midollo spinale attraverso la misurazione dell'ampiezza del *riflesso H* (H-reflex), gli autori hanno scoperto che durante l'osservazione di azioni, l'eccitazione del midollo spinale varia in maniera esattamente opposta all'eccitazione della corteccia motoria. Durante l'apertura della mano, si registra un aumento del *riflesso H* nei muscoli flessori della mano mentre durante la sua chiusura, l'aumento viene registrato nei muscoli estensori. L'assenza di una riproduzione automatica dell'azione osservata potrebbe dunque essere almeno in parte dovuta ad un meccanismo d'inibizione al livello spinale.

I dati provenienti da questo studio trovano un particolare riscontro nei recenti tentativi di dimostrare la presenza e l'evoluzione di un sistema mirror nei neonati umani. L'ipotesi di una presenza innata del sistema mirror deriva in larga misura dalla dimostrazione di una capacità imitativa a poche ore dalla nascita del bambino (Meltzoff & Moore, 1977, 1983) e del macaco (Ferrari et al., 2006); dal momento che i compiti di imitazione risultavano attivare le medesime aree cerebrali requisite durante l'esecuzione motoria, si ritiene che l'imitazione venga mediata da un meccanismo mirror (Wohlschlagel & Bekkering, 2002; Meltzoff e Decety, 2003). Alcuni autori (Anisfield et al., 2001) hanno tuttavia contestato la valenza dei dati riportati come prova di una capacità di imitazione precoce. Quest'abilità potrebbe invece risultare dalla presenza di un meccanismo innato di disinibizione (*Innate releasing mechanism, IRM*), una specie di riflesso innato che sparirebbe intorno ai due mesi di vita (Field et al., 1986), per ricomparire un anno dopo con una struttura più raffinata e complessa. Lepage e Théoret (2007) propongono invece che il comportamento imitativo dei neonati sia dovuto all'impossibilità di inibire l'esecuzione

della rappresentazione motoria formatasi automaticamente durante la percezione visiva o acustica di un'azione.

Dato che molti studi hanno sottolineato la flessibilità del MNs in quanto modulabile dall'esperienza (Calvo-Merino et al., 2005; Haslinger et al., 2005; Ferrari et al., 2005), Hurford (2002) ha proposto che la natura multimodale del sistema mirror possa risultare sia dall'esperienza derivante dall'esposizione alle azioni eseguite dagli altri che dall'apprendimento visuo-motorio. Shimada e Hiraki (2006) hanno dimostrato la presenza di un meccanismo di risonanza motoria nei bambini di 6-7 mesi. Utilizzano un metodo di spettroscopia ad infrarossi (NIRS), gli autori hanno dimostrato che il sistema sensori-motorio dei bambini si attivava esattamente come quello degli adulti sia durante l'esecuzione che l'osservazione di azioni eseguite da altri. Diversamente dagli adulti tuttavia, il sistema sensori-motorio dei bambini si attivava anche durante l'osservazione di un video che ritraeva il movimento di un oggetto inanimato. Quest'ultimo dato potrebbe essere spiegato come il risultato di una tendenza, ancora disinibita nei bambini di pochi mesi, ad antropomorfizzare il movimento di qualsiasi oggetti, anche di quelli non-biologici facendolo corrispondere ad un'azione simile nel proprio sistema motorio (Gallese et al., 2008). Allo stesso modo, Shimada e Hiraki (2006) hanno proposto che il cervello ancora immaturo tenderebbe a simulare automaticamente un'interazione con gli stimoli che si muovono, anche con quelli osservati attraverso uno schermo video. L'esperienza insegnando l'impossibilità di interagire con degli stimoli presentati a video, i bambini imparerebbero gradualmente a trattenersi dal trattare questo tipo di oggetti alla stregua degli altri oggetti fisici e la risposta del circuito mirror verrebbe di riflesso inibita.

Diversi studi elettrofisiologici condotti sui bambini lasciano supporre che un meccanismo che faccia corrispondere le azioni eseguite a quelle percepite sia presente, se pur in forma rudimentale, sin dalla nascita. Hirai e Hiraki (2005) hanno dimostrato come a 8 mesi di età, i circuiti neurali responsabili dell'elaborazione del movimento biologico si sono già consolidati. Mediante una griglia di elettrodi intracorticale, Fecteau e collaboratori (2004) hanno registrato l'attività EEG nei bambini di 36 mesi mentre disegnavano o osservavano un adulto disegnare. Gli autori hanno osservato una diminuzione significativa dell'onda Alpha nei siti ricoprenti le aree di rappresentazione della mano utilizzata o osservata. Un altro studio utilizzando una rete di elettrodi di superficie (Lepage & Théoret, 2006), ha registrato nei bambini di 10-12 anni, una diminuzione dell'ampiezza del ritmo *mu* durante l'osservazione e l'esecuzione di un afferramento manuale. Siccome la risposta della corteccia sensori-motoria registrata nei bambini replicava esattamente quella registrata negli adulti usando la medesima metodologia (Muthukumaraswamy & Johnson, 2004; Muthukumaraswamy et al., 2004), è stato proposto che una maturazione corticale completa non sia necessaria perché il sistema mirror diventi pienamente funzionale.

## **2. ESPERIMENTO ELETTROFISIOLOGICO:**

### **LA CODIFICA DELLO SCOPO DELL'AZIONE DURANTE L'USO DI STRUMENTI**

#### **2.1. Introduzione**

La capacità di interagire con gli oggetti che ci circondano e di manipolarli in modo adeguato è un'abilità tutt' altro che banale che costituisce una considerevole sfida per il nostro sistema sensorimotorio (Jeannerod et al., 1995). In primo luogo, per poter raggiungere un oggetto con la mano, bisogna che la codifica delle proprietà spaziali estrinseche dell'oggetto, come la sua posizione ed il suo orientamento e la codifica propriocettiva della posizione spaziale dell'arto vengano integrate e poi trasformate in un piano motorio di avvicinamento. Nei macachi, questo processo avviene mediante un circuito neurale che connette regioni mediali del solo intraparietale (IPS) con le aree premotorie dorsali (PMd): le aree PMd (F2 e F7) ricevono complesse informazioni visive e propriocettive da IPS, in base alle quali pianificano e controllano l'atto motorio di avvicinamento con un determinato arto in una determinata direzione verso un oggetto occupante una specifica posizione spaziale (Hoshi & Tanji, 2000, Andersen & Buneo, 2002). Un circuito neurale reclutante aree cerebrali omologhe è stato recentemente individuato nell'uomo (Johnson et al., 2002).

Dopo aver avvicinato l'oggetto, il suo afferramento richiede l'integrazione della codifica delle proprietà intrinseche dell'oggetto (forma, dimensione e consistenza) con la codifica della posizione della mano e delle dita in modo da selezionare la configurazione della mano ed il tipo di afferramento più adeguati alle caratteristiche dell'oggetto. Di nuovo, un circuito parietofrontale, coinvolgente AIP e F5ab nel macaco, sembra essere reclutato anche nell'uomo durante l'afferramento (Binkofski et al., 1999).

Infine, durante la manipolazione dell'oggetto, un circuito formato dalle aree intraparietale ventrale (VIP) e premotoria ventrale (F4) codifica una rappresentazione dello spazio peripersonale, centrata sulla parte del corpo impegnata nell'azione (Fogassi et al, 1996; Graziano & Gross, 1998; Colby et al, 1999). La maggior parte dei neuroni di F4 così come parte di quelli di VIP, sono cellule bimodali con un campo recettivo tattile in registro con la corrispondente porzione di spazio visivo peripersonale. E' stato inoltre scoperto che in alcune di queste cellule, il campo recettivo visivo rimane ancorato alla parte del corpo che si muove nello spazio (Graziano et al, 1994). Questo sistema permetterebbe di codificare lo spazio di azione in base ad informazioni multisensoriali centrate sul corpo e costantemente aggiornate. Iriki e collaboratori (1996) hanno dimostrato che quei campi recettivi visivi si espandono quando l'azione viene svolta mediante uno strumento come un rastrello. Infatti, dopo aver allenato la scimmia ad utilizzare un rastrello, i campi recettivi visivi che prima erano in registro con quelli tattili dell'avambraccio e della mano, si espandono fino ad integrare lo spazio occupato dallo strumento. Degno di nota è il fatto che l'espansione di quei campi recettivi non si verificava quando la scimmia afferrava il rastrello senza scopo particolare, ma solo quando era utilizzato nell'intento di raggiungere un determinato effetto. Uno studio utilizzando la tomografia ad emissione di positroni (PET) ha corroborato questi ultimi dati, dimostrando l'attivazione specifica delle regioni

intraparietali e premotorie laterali e mesiali durante la manipolazione finalizzata di uno strumento rispetto quando era semplicemente tenuto in mano (Obayashi et al., 2001).

Una serie di recenti studi sull'uomo ha convalidato i dati riportati da Iriki e collaboratori sul processo di ricodifica dello spazio peripersonale durante l'uso di strumenti. Uno studio di fMRI (Inoue et al., 2001) ha dimostrato un' aumento di attività nella regione intraparietale bilaterale dei soggetti intenti ad utilizzare delle baghette per afferrare un oggetto. Altri studi hanno esaminato pazienti con una lesione nel lobo parietale e afflitti dalla sindrome di negligenza spaziale unilaterale. Quando a questi pazienti era chiesto di segnare a matita il punto mediale di una linea (*compito di bisezione*), il punto che essi segnavano era generalmente spostato verso lo spazio ipsilesionale (*rightward bias*). Qualora dovessero eseguire la bisezione a distanza, per mezzo di un puntatore laser, l'errore spariva. Se però, si chiedeva loro di eseguire il compito a distanza con una bacchetta, l'errore di bisezione si verificava nuovamente. Questi dati dimostrano come l'utilizzo di uno strumento che permette di raggiungere oggetti altrimenti fuori mano, ha verosimilmente provocato una ricodifica dello spazio lontano nei termini di spazio peripersonale (Berti & Frassinetti, 2000). Maravita e collaboratori (2002) hanno studiato l'effetto di interferenza cross-modale per cui la comparsa di uno stimolo visivo interferisce con la prontezza a localizzare correttamente una stimolazione tattile somministrata contemporaneamente nello stesso emispaio. Gli autori hanno dimostrato che quando le mani sono incrociate, lo stesso effetto accade ma questa volta coinvolgendo la mano controlaterale (da un punto di vista anatomico) che occupa lo spazio ipsilaterale. Ancora più importante è stata la scoperta che l'effetto cross-modale si verifica anche quando il soggetto non incrocia le mani ma due bacchette. Dati simili sono stati ottenuti testando il fenomeno di estinzione cross-modale in pazienti con lesioni nell'emisfero destro (Farnè & Ladavas, 2000; Farnè et al., 2007).

Degno di attenzione il fatto che mentre alcuni esperimenti svolti sull'uomo riportavano un effetto immediato dell'uso dello strumento sul comportamento (Farnè & Ladavas, 2000; Pegna et al., 2001), altri (Maravita et al, 2002; Farnè & Ladavas, 2000) verificano un effetto soltanto dopo un intenso allenamento. E' allora possibile ipotizzare che il grado di padronanza dello strumento e quindi l'esperienza motoria necessaria per maneggiarlo correttamente abbiano un effetto importante sulla capacità di ricodificare schema corporeo incorporandoci lo strumento.

Benché la capacità di fabbricare ed utilizzare strumenti, nonché insegnarne l'uso ai conspecifici sia stata prevalentemente sviluppata nella specie umana, studi comparativi hanno dimostrato che anche altre specie di animali fanno uso di strumenti. Il corvo della Nuova Caledonia (*Corvus moneduloides*) estrae larve ed insetti dalla corteccia degli alberi per mezzo di un uncino costruito *ad hoc* con un ramo, i cebi di Boa Vista posizionano le noci di cocco su una specie di incudine e le rompono con sassi di quarzite e infine gli scimpanzè impiegano bastoncini di forma e rigidità appropriata per catturare le termiti nel loro nido. Studi approfonditi sullo scimpanzè (Povinelli, 2000) hanno tuttavia avanzato la possibilità di una dissociazione tra la loro capacità di utilizzare uno strumento e quella di comprendere effettivamente la relazione causale tra il suo utilizzo e l'effetto che ne deriva.

Dati provenienti dalla Psicologia dello Sviluppo hanno dimostrato il ruolo fondamentale rivestito dallo sviluppo delle capacità di pianificazione nell'acquisizione dell'abilità a servirsi di mezzi per raggiungere un fine. La capacità di pianificare una sequenza di atti motori per realizzare uno scopo distale sembra emergere tra i 9 e i 18 mesi di età (Lockman, 2000; German & Johnson, 2002, Woodward & Sommerville, 2005). McCarty e collaboratori (1999) hanno dimostrato che solo a 14 mesi di età, i bambini sono in grado di utilizzare indifferentemente una mano o l'altra per compire una presa radiale del manico di un cucchiaio pieno di cibo. I bambini di età inferiore privilegiano invece

l'utilizzo della mano dominante per afferrare il cucchiaino a prescindere dal suo orientamento, anche se ne consegue una presa poco pratica (afferramento della parte cava del cucchiaino) in vista del fine ultimo dell'azione: portare il cibo in bocca. Al pari degli adulti, i bambini di 14-18 mesi sono in grado di programmare dei piani d'azione per realizzare uno scopo che va al di là degli ostacoli immediati del contesto.

Imparare ad utilizzare uno strumento richiede quindi la capacità di associare l'azione iniziale necessaria al suo maneggio (afferrare e tenere un rastrello) con le azioni successive realizzabili tramite quello strumento (avvicinare un oggetto). Quando l'uso di uno strumento viene padroneggiato, lo scopo distale dell'azione si sovrappone a quello prossimale, con la sottostante riorganizzazione gerarchica degli atti motori, ciascuno dei quali è allo stesso tempo diretto ad uno scopo prossimale ed orientato al raggiungimento di uno scopo distale, sovraordinato.

In questo studio, ci siamo proposti di studiare come il sistema motorio risolve il problema della relazione tra la rappresentazione dello scopo e la codifica dei movimenti necessari per realizzarlo. Più specificatamente, ci siamo chiesti se la rappresentazione dello scopo fosse veramente intrinseca all'organizzazione delle aree motorie oppure se, come avanzato da altri autori, fosse il risultato di meccanismi cognitivi che operano al di fuori e al di sopra delle cortecce motorie (Csibra, 2005; Jacob & Jeannerod, 2005).

Negli ultimi quindici anni, risultati di numerose ricerche svolte nei campi della neurofisiologia e della neuroanatomia, hanno mutato la classica nozione di corteccia motoria come dotata di un ruolo limitato al controllo e all'esecuzione dei movimenti, con una delega assoluta alle cortecce prefrontali per tutto quello che riguarda l'elaborazione cognitiva. Inoltre, la visione classica di una corteccia premotoria essenzialmente devoluta al controllo dei movimenti sinergici assio-prossimali, è stata recentemente messa in discussione dall'ipotesi di un suo ruolo sostanziale negli aspetti più cognitivi del comportamento, come la codifica del fine di un'azione.

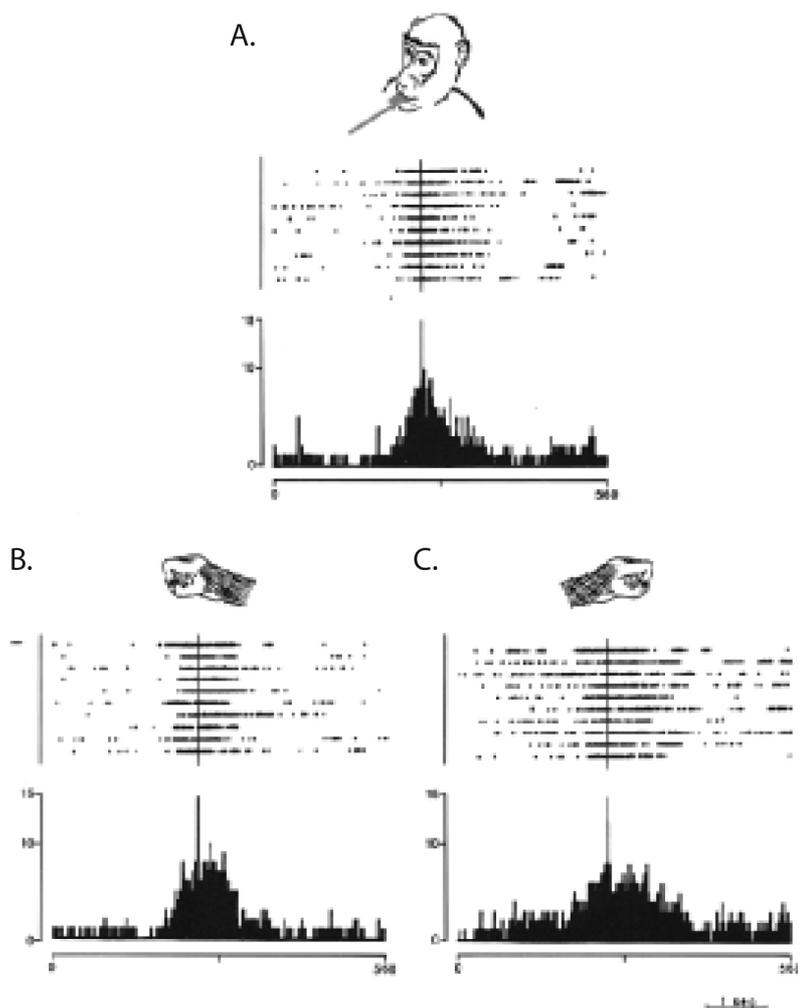
La classe di neuroni maggiormente rappresentata nella corteccia premotoria ventrale (area F5) del macaco è quella che si attiva durante movimenti di afferramento. Alcuni di questi codificano gli aspetti temporali dell'atto motorio, scaricando in momenti diversi (all'apertura, alla chiusura della mano o anche dopo l'afferramento); altri si attivano selettivamente per un certo tipo di prensione, codificando come un determinato tipo di atto motorio debba essere eseguito (presa di precisione, prensione con tutta la mano, ecc...) e con quale grado di forza (presa di precisione con forza, presa di forza con tutta la mano). E' stato proposto che i diversi gruppi di neuroni caratterizzati dai loro specifici aspetti funzionali possono essere descritti come *parole* (più o meno astratte) che costituiscono in F5 una sorta di *vocabolario* di atti motori connessi all'uso della mano (Rizzolatti *et al.*, 1988).

I neuroni di afferramento si dividono, in base alle loro proprietà, in due classi fondamentali: i neuroni puramente *motori*, che si attivano durante l'atto motorio di afferramento eseguito sia in condizione di luce che nell'oscurità, e i neuroni *visuo-motori*, che si attivano normalmente durante l'esecuzione con la mano di azioni finalizzate ma comprendono anche proprietà visive complesse. Tra questi ultimi, sono stati scoperti i *neuroni mirror*, che vengono attivati dall'osservazione dell'azione finalizzata eseguita da un terzo (scimmia o essere umano) spesso congruente con quella codificata a livello motorio.

I dati riportati fino ad ora, hanno dimostrato come i neuroni di F5 codificassero l'atto motorio di afferramento (lo scopo di afferrare) a prescindere dall'effettore (mano o bocca) utilizzato (vedi Figura 4). Questi risultati però, non sono sufficienti per dimostrare che ciò che è codificato è effettivamente lo scopo di afferrare e non il movimento eseguito in quanto tale. Nello studio di Rizzolatti *et al.* (1988), gli effettori utilizzati, per quanto

diversi, eseguono l'afferramento seguendo esattamente la stessa sequenza motoria: apertura delle dita/ bocca seguita dalla chiusura sull'oggetto da afferrare. Se in F5 i neuroni di afferramento codificassero veramente l'atto motorio nei termini del suo scopo distale, allora dovrebbero attivarsi anche durante l'esecuzione di atti motori richiedenti sequenze di movimenti diverse, ma volte allo stesso scopo. Se, quindi, l'attività di F5 fosse effettivamente legata ad un livello più astratto della codifica dell'azione, essa dovrebbe risultare significativamente diversa dall'attività dei neuroni della corteccia motoria primaria, invece devoluta al controllo dell'esecuzione di singoli movimenti.

Al fine di verificare sperimentalmente questa ipotesi, si quindi è deciso di studiare l'attività dei neuroni di afferramento dissociando lo scopo dell'atto motorio eseguito dai movimenti necessari per raggiungerlo. Due scimmie (*Macaca nemestrina*) sono state addestrate ad utilizzare due tipi di pinze: una pinza normale e una pinza invertita. L'afferramento con la pinza normale richiedeva una sequenza di movimenti analoga a quella necessaria per la prensione con la mano (estensione delle dita seguita dalla loro flessione), mentre la pinza invertita richiedeva una sequenza di movimenti opposta (flessione delle dita seguita dalla loro estensione).



**Figura 4. Esempio di neurone di afferramento “amodale” registrato in F5. (A).** Attività del neurone quando la scimmia afferra un oggetto con la bocca. **(B).** Attività del neurone quando la scimmia ferra un oggetto con la mano controlaterale all’emisfero di registrazione. **(C).** Attività del neurone quando la scimmia ferra un oggetto con la mano ipsilaterale all’emisfero di registrazione. Prove individuali e istogrammi di risposta sono allineati con l’istante in cui la scimmia tocca il cibo. Gli istogrammi rappresentano la media di dieci prove. In ascissa è riportato il tempo espresso in bin (1bin=20ms); in ordinata il rapporto spikes/bin. (Figura riadattata da Rizzolatti et al. 1988).

## 2.2. Materiali e Metodi

### 2.2.1. Animali sperimentali

Gli animali utilizzati nell'esperimento di elettrofisiologia presentato in questa tesi consistevano in 2 macachi adulti, un maschio e una femmina rispettivamente di 7 anni, 8 kg e 4 anni, 5 kg appartenenti alla specie *macaca Nemestrina*. Entrambe le scimmie sono nate in cattività e tenute all'interno di uno stabulario in gabbie individuali (100cm x 160cm x 100cm) le quali, poste l'una di fianco (o di fronte) all'altra, rendono possibili le interazioni sociali tra due o più scimmie.

I protocolli sperimentali sono stati preliminarmente approvati dal Servizio Veterinario dell'Università degli Studi di Parma e, seguendo le norme europee circa la cura e l'uso di animali di laboratorio, hanno ottenuto la prevista autorizzazione dal Ministero della Sanità.

Entrambe le scimmie sono state preliminarmente sottoposte ad un periodo di allenamento di circa 6-8 mesi durante il quale gli animali hanno imparato a maneggiare con destrezza la pinza normale e quella invertita utilizzate durante l'esperimento. L'addestramento degli animali si suddivideva in due tempi: un primo tempo principalmente dedicato ad abituare la scimmia ad interagire con lo sperimentatore e, gradualmente, a portarla a sedersi sulla sedia per primati dove, d'ora in poi, avrebbe ricevuto la sua porzione di cibo quotidiana. Il secondo tempo era consacrato al condizionamento della scimmia al compito sperimentale. Seduto sulla sedia per primati, l'animale veniva portato ad eseguire determinate azioni tramite una procedura di *shaping*.

Lo *shaping* consiste nel facilitare l'apprendimento di un compito complesso suddividendolo in diversi sotto-compiti semplici che l'animale impara tramite la tecnica del *condizionamento operante* (in questo caso, il comportamento desiderato viene rinforzato con delle ricompense). I sotto-compiti vengono progressivamente concatenati ricompensando l'animale soltanto al termine dell'esecuzione successiva di due o più sotto-compiti, fino ad arrivare all'esecuzione dell'intero compito. Le scimmie sono quindi state gradualmente portate a servirsi di una pinza o dell'altra per afferrare il cibo presentatigli. L'addestramento è stato considerato completato quando gli animali erano in grado di utilizzare indifferentemente una pinza o l'altra per afferrare il cibo fissato su un supporto metallico montato sulla sedia per primati e portarlo in bocca. Le scimmie erano inoltre state abituate a servirsi soltanto della mano controlaterale alla sede di registrazione per eseguire le azioni richieste.

Le registrazioni sono avvenute nell'emisfero sinistro della prima scimmia e in quello di destra della seconda. Durante l'esperimento, le scimmie erano sedute su una sedia per primati con la testa fissa mentre gli arti superiori ed inferiori si potevano muovere liberamente.

### 2.2.2. Procedure chirurgiche

Prima di cominciare le registrazioni, ciascun animale è stato sottoposto a due interventi chirurgici. Durante il primo intervento, il sistema di fissaggio della testa è stato posizionato. Trascorsi qualche mese necessari per permettere l'assestamento del sistema di fissazione e perché l'animale si abituasse a rimanere seduto sulla sedia per primati con la testa fissa, si è quindi provveduto all'esecuzione del secondo intervento per l'apertura della breccia ossea sovrastante l'area corticale d'interesse.

Gli interventi chirurgici sono stati effettuati in condizioni di asepsi e di anestesia generale mediante ripetute iniezioni intramuscolari di Ketamina (6.4 mg/Kg) e Medetomidina "Domitor" (0.08 mg/Kg). Una volta l'animale anestetizzato, la sua testa veniva inserita in un apparato stereotassico che ne assicurava la posizione stabile.

Il sistema di fissaggio della testa è costituito da quattro cilindri metallici con un'incavatura calcolata per l'inserimento di altrettante barrette cilindriche. I cilindri metallici sono posizionati bilateralmente in posizione temporale ed occipitale ed ancorati alla parete ossea con l'ausilio di quattro viti in titanio (Evarts) poi ricoperte da cemento acrilico antibiotico (Antibiotic Simplex<sup>®</sup>). I quattro cilindri permettono, nel corso delle sedute sperimentali, di fissare la testa dell'animale ad un reggitesta ancorato alla sedia per primati.

Successivamente all'impianto del sistema di fissaggio della testa è stata effettuata una craniotomia in modo da esporre la superficie durale della regione corticale d'interesse. I bordi della breccia ossea sono stati determinati in base alle coordinate stereotassiche utilizzate in esperimenti precedenti di registrazione dall'area premotoria ventrale (Gentilucci et al. 1988; Rizzolatti et al. 1988; Fogassi et al. 1996; Gallese et al. 1996, Umiltà et al., 2001, Kohler et al., 2002). La regione corticale esposta era situata sulla superficie laterale del lobo frontale ed era limitata rostralmente dall'area anteriore al solco arcuato mentre si estendeva caudalmente fino alla circonvoluzione postcentrale. Una tale apertura ossea consentiva quindi di registrare l'attività neurale dell'area motoria primaria (F1) e premotoria ventrale (F5), fino alla porzione caudale di FEF.

Successivamente alla craniotomia, una camera di registrazione in titanio (costruita sulla base del calco della porzione di calotta cranica da rimuovere) è stata ancorata all'osso per mezzo di viti autofilettanti in titanio e di cemento acrilico (Antibiotic Simplex<sup>®</sup>). La camera di registrazione, che circonda la superficie durale, è stata poi riempita, a scopo protettivo, con olio di vaselina sterile e sigillata temporaneamente con un tappo di alluminio avvitato alla camera stessa.

L'ultima fase dell'intervento chirurgico è consistita nella misurazione delle coordinate stereotassiche di un angolo della camera come punto di reperi per la griglia di penetrazioni.

### 2.2.3. Tecniche di registrazione e microstimolazione

L'attività elettrica extracellulare dei singoli neuroni veniva registrata con l'ausilio di microelettrodi. Tali microelettrodi erano costituiti da una bacchetta di tungsteno con un diametro di 1 mm, opportunamente tagliata ad una lunghezza di 4-5 cm ed inserita in un supporto di metallo. La punta del microelettrodo veniva assottigliata mediante elettrolisi fino ad avere un diametro di 10-20  $\mu\text{m}$ . Successivamente, il microelettrodo veniva ricoperto di vernice epossidica che assicurava un adeguato isolamento così da avere

un'elevata impedenza al passaggio della corrente (0,5-1,5 M $\Omega$ , misurata ad una frequenza di 1000 Hz).

Durante le sessioni sperimentali, la scimmia era posta su una sedia per primati, che consente, a seconda delle esigenze sperimentale, di contenere o liberare gli arti superiori o inferiori. La testa era immobilizzata, fissata al reggitesta ancorato alla sedia. Prima di ogni sessione sperimentale, si procedeva con estrema cautela alla rimozione meccanica degli strati di tessuto connettivo che si formano quotidianamente sulla superficie della dura madre. Oltre ad evitare le infezioni, questa procedura di pulizia permetteva di ridurre al massimo la resistenza dei tessuti che il microelettrodo incontrava attraversando la dura madre, lasciando quasi intatto lo strato di vernice che gli assicurava una certa impedenza.

Il microelettrodo veniva fissato ad un micromanipolatore ad avanzamento idraulico che permetteva di spostare l'elettrodo attraverso lo spessore corticale anche di pochi  $\mu\text{m}$  per volta. Il micromanipolatore era a sua volta montato su una coppia di bracci meccanici ortogonali che durante l'esperimento venivano ancorati al reggitesta. Questi bracci meccanici erano provvisti di una scala millimetrica che consentiva di spostare l'elettrodo sia in senso antero-posteriore che medio-laterale, fino al raggiungimento della posizione prescelta. Il punto dove veniva fatta la penetrazione era sempre riferito ad un repere fisso, posto sulla camera di registrazione. Ciò consentiva sia la reperibilità delle singole penetrazioni che la loro precisa ricostruzione anatomica e topografica.

Il microelettrodo veniva lentamente inserito nella corteccia attraverso la dura madre lasciata intatta e la seduta di registrazione iniziava con la comparsa del primo potenziale d'azione. La profondità corrispondente era considerata come *profondità zero* della penetrazione e l'elettrodo veniva fatto scendere di 250  $\mu\text{m}$  per volta. L'attività era considerata terminata al passaggio dell'elettrodo dalla materia grigia a quella bianca.

I potenziali di azione registrati dal microelettrodo venivano inviati ad un sistema di preamplificazione (BAK Electronics, Germantown, MD, USA), la cui uscita era collegata sia ad un oscilloscopio, per la visualizzazione del segnale che ad un amplificatore acustico. Un'ulteriore connessione tra il preamplificatore e un sistema di discriminazione della forma e della fase del potenziale d'azione consentiva di selezionare un solo potenziale di azione rispetto all'attività di fondo. In questo modo, a seconda delle necessità dello sperimentatore, era possibile registrare l'attività elettrica extracellulare di più neuroni oppure la scarica di una singola unità.

Dal preamplificatore, il segnale viene anche inviato ad un computer, dove attraverso un programma di acquisizione scritto dal Dott. C. Keyser, era possibile acquisire l'attività dei singoli neuroni, successivamente visualizzata sotto forma di raster display. Il raster display rappresentava ogni potenziale d'azione acquisito durante una prova, sotto forma di una barretta verticale lungo una linea orizzontale, dove la distanza tra una barretta e l'altra corrispondeva in modo proporzionale all'intervallo temporale tra loro.

L'attività veniva registrata in dieci prove ripetute e correlata con l'evento motorio o visivo in risposta al quale era evocata. Un'istogramma veniva poi costruito sulla base della media dei potenziali d'azione avvenuti ogni 20ms ("bin"); questo permetteva di illustrare l'attività media del neurone registrato. Le prove venivano allineate sulla base di un segnale inviato allo stesso computer attraverso un circuito elettrico. Tale circuito veniva chiuso al contatto della mano o dell'oggetto sperimentale (in questo caso una pinza di alluminio) con il punto di appoggio del cibo da afferrare.

Alla fine della seduta di registrazione, venivano talvolta effettuate delle microstimolazioni intracorticali in modo da correlare l'analisi delle proprietà funzionali dei

neuroni con i movimenti evocati dalla microstimolazione elettrica. La stimolazione intracorticale veniva eseguita utilizzando lo stesso elettrodo di registrazione, con un treno di impulsi catodici della durata di 50 ms o 100 ms come massimo. La durata di ciascun impulso era di 0,2 ms, la frequenza di ripetizione di 330 Hz e l'intensità della corrente era compresa tra 3 e 40  $\mu$ A. L'intensità della corrente era controllata su di un oscilloscopio, misurando il crollo del voltaggio attraverso una resistenza di 10 k $\Omega$  posta in serie con l'elettrodo di stimolazione.

La procedura standard consisteva in una stimolazione iniziale di 40  $\mu$ A con una durata del treno degli impulsi di 50 ms, seguita da successive stimolazioni ad un'intensità di corrente decrescente; quando nessun movimento risultava evocato da questi parametri di stimolazione, la durata del treno di impulsi veniva aumentata a 100 ms. L'intensità soglia necessaria per evocare un movimento veniva considerata come l'intensità minima di corrente alla quale era possibile evocare un movimento nel 50 % dei casi.

#### 2.2.4. Identificazione dei siti di registrazione

I siti di registrazione sono stati identificati come appartenenti all'area F5 o F1 sulla base della loro distribuzione topografica nonché delle proprietà fisiologiche delle cellule studiate e registrate.

Le aree precentrale e ventrale della corteccia frontale agranulare sono state individuate da un punto di vista funzionale sulla base della registrazione delle singole unità abbinate alla loro stimolazione elettrica intracorticale. I criteri per la caratterizzazione funzionale delle aree d'interesse erano i seguenti:

**Area F5:** rara evocazione di movimenti distali tramite microstimolazione con altissima soglia di eccitabilità. Intensa scarica durante i movimenti attivi e finalizzati dell'animale. Rappresentazione degli atti motori dei segmenti finali del braccio (spesso bilaterale) nella porzione più dorsale, rappresentazione di quelli relativi alla bocca nella porzione più ventrale. Comparsa di risposte visive durante la presentazione o manipolazione attiva da parte dello sperimentatore di oggetti 3D. Presenza di risposte acustiche.

**Area F1:** bassa soglia di eccitabilità alla microstimolazione, intensa scarica neuronale durante i movimenti attivi e passivi dell'animale, risposta alla stimolazione somatosensoriale.

#### 2.2.5. Criteri per la selezione dei neuroni

Tutte le sedute sperimentali consistevano in una fase preliminare necessaria ad individuare ed isolare i neuroni di afferramento con la mano. Questa fase era seguita dall'applicazione del paradigma sperimentale vero e proprio. Durante entrambe le fasi dell'esperimento, la scimmia aveva gli arti superiori ed inferiori liberi di muoversi.

Al fine di individuare i neuroni di afferramento, veniva soprattutto verificata l'esistenza di proprietà motorie legate alla mano nelle cellule isolate. Dopo aver osservato la scarica neuronale in rapporto ai movimenti spontanei della scimmia, lo sperimentatore presentava cibo ed oggetti di varia forme e dimensioni, collocati a varie distanze e posizioni nello spazio che l'animale successivamente afferrava con la mano controlaterale

all' emisfero di registrazione. Gli oggetti e il cibo erano scelti in modo tale da indurre la scimmia ad utilizzare tutte le possibili azioni presenti nel suo repertorio motorio (presa di precisione con opposizione di pollice e indice; prensione con tutte le dita, prensione con tutta la mano con o senza l'utilizzo del pollice). Oltre alle azioni di afferramento venivano anche studiati altri tipi di azioni eseguite con la mano, per esempio, quando la scimmia compiva azioni di manipolazione prolungata di oggetti incastrati in un supporto orizzontale o trattenuti dallo sperimentatore che variava la posizione spaziale e l'orientamento della sua mano. In entrambi i casi, veniva ritardato il momento della completa presa di possesso del cibo da parte dell'animale. Alla scimmia venivano anche fatte compire azioni che richiedevano l'uso della forza, come lo strappare il cibo dalle mani dello sperimentatore.

Le cellule con proprietà motorie erano anche studiate dissociando l'azione dalla visione. A tal fine, un pannello veniva sistemato davanti agli occhi dell'animale durante tutte le fasi dell'azione, in modo da impedirgli di vedere i propri arti.

In modo da escludere le componenti somatosensoriali dalla risposta neurale, le proprietà tattili superficiali, profonde e propriocettive dei neuroni registrati erano accuratamente esaminate. Queste venivano studiate sfiorando o esercitando una pressione sulla cute dell'animale, o ancora, muovendo passivamente le sue articolazioni.

Una volta accertata la presenza di proprietà motorie nelle unità isolate, si procedeva a verificare la loro attivazione durante l'utilizzo delle pinze normali ed invertite.

Le proprietà visive del neurone venivano anche analizzate per verificare l'eventuale presenza di risposte mirror. Al fine di escludere che la presenza di risposte visive potesse essere determinata dalla semplice osservazione degli oggetti, gli stessi venivano dapprima mostrati all'animale in posizione statica, entro e fuori dal campo recettivo peripersonale dell'animale. Successivamente, lo sperimentatore eseguiva, sempre in diverse posizioni e a diverse distanze dall'animale, differenti azioni di interazione mano-oggetto. Le azioni eseguite dallo sperimentatore erano di vario genere: azioni eseguite con la mano come prendere un oggetto, poggiarlo o portarlo via da un supporto o dall'altra mano, manipolare cibo o oggetti tra le mani, effettuare il passaggio di cibo tra due sperimentatori. Le stesse azioni erano anche effettuate utilizzando le pinze o mimandole in assenza di cibo/oggetto.

Dopo la prima fase di valutazione clinica delle proprietà funzionali del neurone selezionato, l'attività dei neuroni rispondenti durante la visione e l'esecuzione o l'esecuzione sola di un'azione di afferramento eseguita con la pinza normale, la pinza invertita e con la mano, veniva registrata secondo le condizioni del paradigma sperimentale.

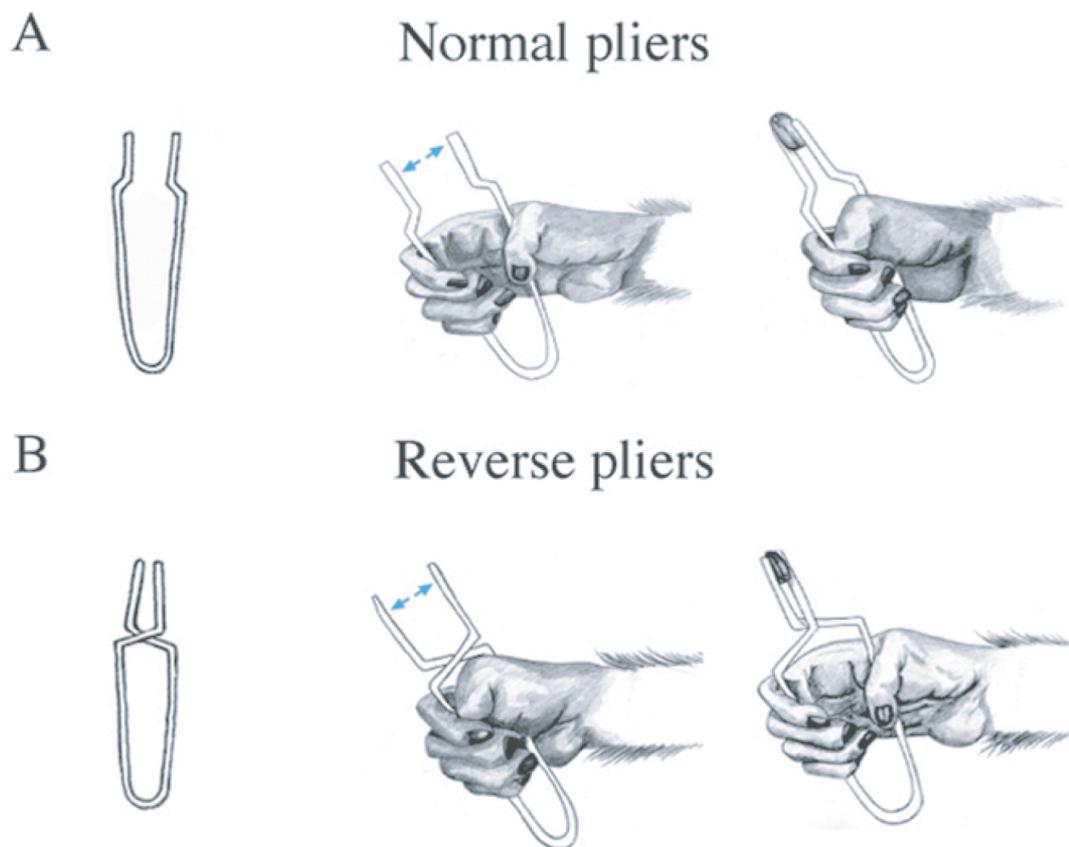
## 2.2.6. Paradigma sperimentale

Il paradigma sperimentale utilizzato prevedeva che il compito di afferramento venisse eseguito, oltre che con la mano, tramite due tipi di pinze.

Una delle pinze era "normale" (*normal tool*), per cui i movimenti delle dita necessari per aprire e chiuderla (estensione delle dita seguita dalla loro flessione), erano gli stessi di quelli eseguiti durante la prensione con la mano. L'altra pinza era invece "invertita" (*reversed tool*): la sua apertura richiedeva la flessione delle dita mentre la sua chiusura, la loro estensione (vedi Figura 5).

Le condizioni sperimentali prevedevano la registrazione della risposta neurale durante:

- l'afferramento con la pinza normale
- l'afferramento con la pinza invertita
- l'afferramento mediante una presa manuale



**Figura 5. Illustrazione schematica del paradigma sperimentale. (A).** Pinza normale. Per afferrare l'oggetto con la pinza normale, la scimmia deve chiudere la mano in modo da richiudere le estremità della pinza. **(B).** Pinza invertita. Per afferrare l'oggetto con la pinza invertita, la scimmia deve rilasciare la pressione esercitata alla base dello strumento (aprire la mano) per richiudere le sue estremità. Le frecce blu indicano la direzione del movimento delle estremità delle pinze.

L'attività dei singoli neuroni veniva acquisita su computer in durante l'esecuzione dei 3 compiti consistenti in 10 prove ciascuna. L'ordine con cui le 30 prove venivano registrate era completamente randomizzato. Qualora il neurone studiato presentasse risposte *mirror* (visuo-motorie), la sua attività veniva registrata durante le stesse 3 condizioni sperimentali descritte, aggiungendo quelle in cui l'animale osservava lo sperimentatore svolgere le azioni descritte, quindi:

Condizione di esecuzione:

- afferramento con la pinza normale
- afferramento con la pinza invertita
- afferramento mediante una presa manuale

Condizione di osservazione:

- lo sperimentatore afferra con la pinza normale
- lo sperimentatore afferra con la pinza invertita
- lo sperimentatore afferra con la mano

Anche in questo caso, l'ordine con cui le 60 prove venivano registrate era completamente randomizzato.

### **2.2.7. Acquisizione dei dati**

Le prove acquisite erano allineate tra di loro sulla base di un segnale inviato al computer ogni volta che la punta del supporto metallico era stata toccata per afferrare il cibo (nel caso di azioni eseguite dalla scimmia) oppure quanto a chiudere il circuito elettrico era stato il contatto con la parte metallica di un piano sul quale era appoggiato il cibo da afferrare (nel caso di azioni eseguite dallo sperimentatore ed osservate dalla scimmia). Il programma di acquisizione registrava l'attività neurale 2 secondi prima e 2 secondi dopo l'invio del segnale elettrico.

### **2.2.8. Analisi del potenziometro**

Le pinze erano entrambe provviste di un potenziometro (ALPS 16mm 50mW) inserito alla loro base, tra le due maniglie, e connesso con il computer di acquisizione. I potenziometri misuravano il cambiamento dei valori del voltaggio (0-2Volts), corrispondente alle diverse fasi di aperture/chiusura dello strumento; in questo modo, è stato possibile ricavare indicazioni precise circa la posizione esatta delle mani durante le fasi dell'afferramento. La pinza normale era lunga 11 cm con una costante elastica di 1.59 Nm. La pinza invertita era lunga 14 cm con una costante elastica di 3.35 Nm. La formula  $F=K\phi/r$  applicata ai dati ricavati dall'applicazione di una forza conosciuta sulle pinze, ha permesso di calcolare la forza esercitata sulla pinza durante le varie fasi dell'afferramento.  $K$  = la costante di torsione misurata in Nm;  $\phi$  = l'angolo di apertura della pinza misurato in radiante e  $r$  = la distanza tra il punto di applicazione della forza e l'asse di rotazione misurato in cm.

Gli istogrammi illustranti la risposta neurale in ogni fase del compito sperimentale sono stati ulteriormente allineati con la rappresentazione grafica del movimento di apertura/chiusura delle pinze (e quindi delle mani che le azionavano) sulla base del segnale di massima chiusura delle pinze inviato al computer dai potenziometri.

## 2.2.9. Analisi statistica

### Analisi della scarica dei singoli neuroni

In modo da verificare statisticamente la congruenza della risposta neurale tra le varie condizioni sperimentali, per ogni singola prova acquisita l'intensità della risposta della cellula registrata è stata analizzata suddividendola in 4 epoche:

1. Attività spontanea (Epoca 1): i primi 300ms dei 4 secondi di acquisizione; questa prima epoca corrisponde alla fase di *holding* dello strumento, quando lo strumento afferrato mantenuto nella mani prima dell'inizio dell'atto motorio.
2. Fase di apertura (Epoca 2): i 300 ms precedenti l'inizio della chiusura delle pinze, quando lo strumento viene aperto.
3. Fase di chiusura (Epoca 3): periodo compreso tra l'inizio e la fine della chiusura dello strumento.
4. Periodo di holding (Epoca 4): i 300 ms seguenti l'afferramento del cibo, corrisponde alla fase di *holding* del cibo prima di portarlo alla bocca.

Poiché a differenza dell'afferramento con le pinze dotate di potenziometro, la dinamica dell'afferramento con la presa manuale non veniva registrata dal computer, in questo caso le 4 epoche della risposta neurale sono state calcolate off-line in base ai valori medi ricavati da 10 registrazioni cinematiche effettuate mediante una videocamera digitale (25 frames/s). Tre macchie sono state collocate sulle unghie del pollice, dell'indice della scimmia e in corrispondenza del processo stiloideo radiale del polso. Questi *markers* sono stati usati come punti di riferimento per l'analisi del movimento di apertura e chiusura delle dita durante i movimenti di prensione. Per ciascuna scimmia, i filmati sono stati successivamente analizzati frame-by-frame in modo da ricavare, in media, il momento in cui le dita della mano erano in fase di massima estensione e flessione.

Data la costanza dei tempi di afferramento di entrambe le scimmie, è stato possibile stabilire la durata approssimativa delle 4 epoche:

1. Attività spontanea (Epoca 1): i primi 300ms
2. Fase di apertura (Epoca 2): i 300 ms precedenti l'inizio della chiusura della mano.
3. Fase di chiusura (Epoca 3): i 300 ms successivi alla fine dell'apertura della mano.
4. Periodo di holding (Epoca 4): i 300 ms successivi alla fine della chiusura della mano.

Per ciascun neurone registrato, la frequenza di scarica media (spikes/s) in ciascuna epoca è stata calcolata sulle 10 prove di una condizione sperimentale e paragonata con l'attività nelle varie epoche delle altre condizioni. Un'Analisi della Varianza (ANOVA) a misure ripetute è quindi stata effettuata, con i fattori *Condizione* (Mano; Pinza normale; Pinza invertita) ed *Epoche* (Epoca 1; Epoca 2; Epoca 3; Epoca 4) come fattori entro-soggetti e con un livello di significatività minore o pari a 0.05.

I neuroni presentando un'interazione significativa tra i fattori Condizione ed Epoca erano successivamente sottoposti al test di valutazione post-hoc di Newman-Keuls, in modo da paragonare l'attività spontanea acquisita durante l'Epoca 1 con l'attività media delle Epoche 2 e 3. Le cellule che presentavano una differenza statisticamente significativa ( $P < 0.05$ ) tra l'attività media registrata nell' Epoca 1 e quella nell' Epoca 2 e/o 3 sono state inserite nella successiva analisi di popolazione.

### **Analisi di popolazione**

Poiché i vari neuroni registrati presentavano sostanziali differenze di attività, sia al livello di scarica spontanea che al livello dei picchi di attività, in modo da poter paragonare l'attività dell'intera popolazione neurale tra le varie epoche delle le varie condizioni, si è proceduto alla normalizzazione dei dati.

In primo luogo, le differenze al livello di attività spontanea sono state appianate per ciascun neurone tramite la sottrazione dell'attività media registrata durante l'Epoca 1 a quella delle Epoche successive. In secondo luogo, le differenze di intensità tra i picchi di riposta dei diversi neuroni sono state livellate suddividendo il valore della frequenza di scarica media in ciascuna epoca con il valore della frequenza di scarica massima tra tutte le epoche di tutte le condizioni e moltiplicando il risultato per 100. In questo modo, i dati così normalizzati avevano un valore nullo (0) in condizione di riposo (Epoca 1) e un valore massimo di 1 nelle epoche successive.

L'effetto dell'interazione tra i fattori Condizione ed Epoche sull'attività della popolazione neurale era poi verificato tramite la conduzione di un ANOVA a misure ripetute con i fattori *Condizione* (Mano; Pinza normale; Pinza invertita) ed *Epoche* (Epoca 1; Epoca 2; Epoca 3; Epoca 4) come fattori entro-soggetti e con un livello di significatività minore o pari a 0.05. L'ANOVA è stata poi seguita dal test di valutazione post-hoc di Newman-Keuls, con un livello di significatività  $< 0.05$ .

### 2.2.10. Analisi elettromiografica

L'attività elettromiografica (EMG) del muscolo *flexor superficialis digitorum* è stata registrata in entrambe le scimmie durante l'esecuzione dell'afferramento nelle tre condizioni sperimentali. Il segnale EMG è stato acquisito tramite due elettrodi di superficie (Ag/AgCl) posti in corrispondenza del muscolo flessore del dito indice e collegati con un'unità di conversione del segnale analogo in un segnale digitale (*CED Micro 1401*, Cambridge Electronic Design, Cambridge, U.K.).

Il segnale EMG amplificato ( $\times 1000$ ) e digitalizzato veniva quindi inviato al un computer che lo conservava per la successiva analisi off-line. Prima dell'analisi statistica, ciascun segnale veniva filtrato dai rumori (ad esempio il filtro eliminava le frequenze di 50 Hz tipiche della corrente alternata), normalizzato e suddiviso in 4 epoche temporali seguendo la stessa procedura utilizzata per l'analisi dei singoli neuroni (v. paragrafo 2.2.9).

L'analisi statistica è stata svolta sull'attività normalizzata degli EMG nelle 10 prove registrate per ciascuna condizione sperimentale. Un' ANOVA a misure ripetute, con un livello di significatività pari o inferiore a 0.01 è stata condotta con *Condizione* (Mano; Pinza normale; Pinza invertita) ed *Epoche* (Epoca 1; Epoca 2; Epoca 3; Epoca 4) come fattori entro-soggetti. L'ANOVA è stata poi seguita dal test di valutazione post-hoc di Newman-Keuls, con un livello di significatività pari a  $<0.01$ .

### 2.2.11. Analisi della direzione degli occhi

In modo da accertare che lo sguardo della scimmia fosse rivolto al cibo-target durante l'afferramento con le pinze, la direzione dello sguardo è stata oggetto di un' ulteriore analisi off-line.

A questo proposito, le riprese digitali delle varie condizioni sperimentali (due filmati per condizione) sono state analizzate fotogramma per fotogramma. L'analisi accurata dei filmati ha reso possibile la ricostruzione del pattern dei movimenti oculari di ciascun animale e quindi di ricavare il tempo di esecuzione dell'afferramento con la pinza normale (960 ms) e la pinza invertita (1060 ms), nonché la percentuale di fissazione del cibo-target durante l'afferramento (100% in entrambe le condizioni).

## 2.2.12. Lesioni elettrolitiche e ricostruzione dei siti di registrazione

La localizzazione istologica dei siti di registrazione è stata svolta in due tempi:

Al termine delle registrazioni, poco prima del sacrificio degli animali, una serie di 8 lesioni elettrolitiche è stata eseguita in modo da circondare, con coordinate stereotassiche note, ciascuna delle regioni corticali oggetto di questo studio (F1 e F5). Gli elettrodi impiegati erano dello stesso tipo di quelli utilizzati per l'acquisizione dell'attività neurale e per eseguire le microstimolazioni intracorticali. Per ognuno dei siti, due lesioni sono state effettuate ad due livelli di profondità rispetto alla superficie: 1 mm e 2 mm, mediante l'applicazione di treni di corrente catodica generati da uno stimolatore a corrente costante. I parametri impiegati erano i seguenti: Durata del treno = 15s; Durata del singolo impulso = 0.2 ms; Frequenza = 330 Hz; Intensità di corrente = 15  $\mu$ A. L'intensità della corrente era controllata su di un oscilloscopio, misurando il crollo del voltaggio attraverso una resistenza di 10 k $\Omega$  posta in serie con l'elettrodo di stimolazione.

Il successivo sacrificio degli animali è stato svolto seguendo la seguente procedura: l'animale veniva prima anestetizzato mediante la somministrazione intramuscolare di una dose di ketamine hydrochloride (15mg/kg i.m.) dopodichè veniva iniettata una dose letale di tiobarbiturico (Farmotal) per via endovenosa.

L'animale veniva quindi perfuso facendo prima passare attraverso l'atrio sinistro una soluzione tiepida di salina, seguita da una soluzione fissativa (paraformaldeide 3.5%) e dal liquido per la crioprotezione. Il cervello è stato poi rimosso dalla teca cranica, fotografato, congelato ad una temperatura di - 80°C e tagliato sul piano coronale in fette dallo spessore di 60  $\mu$ m.

Le sezioni sono state poi colorate con il metodo di Nissl che ne permette l'individuazione delle cellule. Dopo aver delineato al microscopio i contorni corticali interni ed esterni delle fette nonché le tracce delle lesioni elettrolitiche, questi dati sono stati trasformati in coordinate cartesiane e digitalizzati per una successiva ricostruzione grafica con un programma di disegno (CorelDraw<sup>®</sup> e/o Illustrator<sup>®</sup>).

In questo modo le aree (F1 e F5) in cui si sono maggiormente concentrati i punti di penetrazione sono state verificate e digitalizzate (vedi Figura 12).

## 2.3. Risultati

Collassando i dati acquisiti da entrambe le scimmie durante l'esperimento, le proprietà visive e motorie di 282 cellule (141 da MK1 e 141 da MK2) sono state studiate in F5 mentre in F1, sono state studiate le proprietà motorie di 235 neuroni (149 da MK1 e 86 da MK2).

### Cellule di F5

#### 2.3.1. Analisi delle singole cellule

142 delle 282 cellule studiate in F5 (50%) rispondevano ai criteri di acquisizione (e.g. scaricavano durante l'afferramento eseguito manualmente e con entrambe le pinze), mentre le altre cellule scaricavano unicamente durante l'afferramento manuale, durante l'uso di una o di entrambe le pinze (vedi Tabella 1).

**Tabella 1. Classificazione delle cellule di F5 testate clinicamente**

Condizione Sperimentale	N° di cellule
Presa manuale	99 (35%)
Pinza normale	0
Pinza invertita	9 (3%)
Mano e Pinza normale	5 (2%)
Mano e Pinza invertita	7 (2%)
Pinza normale e invertita	19 (7%)
Mano e Pinza normale e invertita	<b>142 (50%)</b>
Totale	282

Di queste 142 cellule, 76 sono state registrate per un tempo sufficientemente lungo da permettere l'acquisizione della loro scarica 10 volte in ciascuna delle tre condizioni sperimentali randomizzate.

La conduzione di un'ANOVA a misure ripetute (Condizioni x Epoche) ha permesso di scartare 21 cellule che non presentavano un'interazione significativa tra i fattori Condizione (Mano; Pinza normale; Pinza invertita) ed Epoca (Epoca 1; 2; 3; 4).

Il test post-hoc di Newman-Keuls ( $P < 0.05$ ) condotto sulle 55 cellule rimanenti (72% del campione originale) ha permesso di verificare la presenza di una risposta significativamente diversa tra l'Epoca 1 (di riposo) e una o più epoche successive.

Le successive analisi statistiche sono quindi state condotte su queste 55 cellule (42 cellule da MK1 e 13 da MK2).

### 2.3.2. Classificazioni delle cellule

In primo luogo, il test post-hoc di Newman-Keuls ha reso possibile osservare come per tutte le cellule di F5, il picco massimo di risposta avveniva nella stessa epoca a prescindere dalla condizione di afferramento con la pinza normale o invertita.

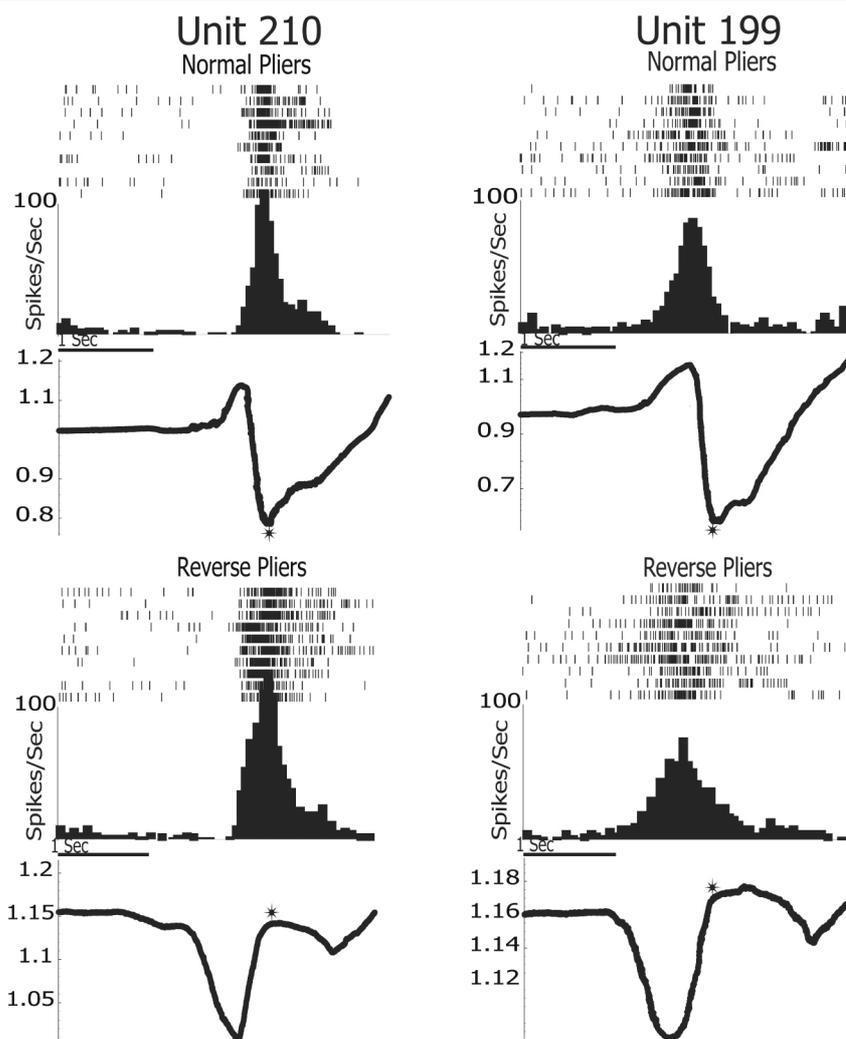
Più specificatamente, la gran maggioranza dei neuroni (82%) scaricava più intensamente in corrispondenza dell' Epoca 3 (presa di possesso del cibo con chiusura della mano o pinze); il 5% aveva un picco di risposta al momento dell'apertura delle pinze (o della mano, in condizione di afferramento manuale) ed il rimanente 12% presentava una risposta massima durante l'epoca di holding, a presa del cibo compiuta.

Studiando più approfonditamente la risposta di queste cellule, è stato possibile categorizzarle secondo un'ulteriore classificazione funzionale: come la loro scarica massima si distribuisce nelle varie fasi temporali dell'afferramento (Vedi Tabella 2).

<b>Tabella 2. Neuroni di F5 classificati a seconda della loro scarica in specifiche fasi dell'afferramento (riferite al movimento delle estremità delle pinze)</b>		
Fasi dell'afferramento	Pinza normale	Pinza invertita
Fase di riposo	0	0
Fase di apertura	2 (3,6%)	2 (3,6%)
Fase di apertura-chiusura	18 (32,7%)	18 (32,7%)
Fase di chiusura	<b>28 (50,9%)</b>	<b>28 (50,9%)</b>
Fase di chiusura-holding	7 (12,7%)	7 (12,7%)
Fase di holding	0	0
Totale	55	55

Di particolare interesse è stato verificare come per ogni cellula, la frequenza massima di scarica si registrava in una fase temporale identica durante l'uso di entrambe le pinze. In altre parole: le cellule che, durante l'uso delle pinze normali scaricavano al momento dell'apertura della mano (con la conseguente apertura della pinza), quando l'animale manipolava la pinza invertita, esse scaricavano durante la stessa fase dell'afferramento anche se questa richiedeva un atto motorio opposto (fase di chiusura della mano con la conseguente apertura della pinza invertita).

La Figura 6 illustra la risposta di due cellule di F5 durante le tre condizioni sperimentali. L'Unità 210 comincia a scaricare durante la fase di chiusura (Epoca 3) e presenta un picco di risposta al momento della presa di possesso del cibo, a prescindere dalla condizione di afferramento. L'Unità 199 comincia a scaricare durante la fase di apertura (Epoca 2) e presenta un picco di risposta in corrispondenza dell'Epoca 3 (chiusura dell'effettore sul cibo) a prescindere dal fatto che l'afferramento venga eseguito con la pinza normale o con la pinza invertita.



**Figura 6. Esempi di neuroni registrati in F5.** In ciascuna figura, i rasters (rappresentanti i potenziali d'azione registrati ogni 20ms) e gli istogrammi (rappresentanti l'attività media della cellula registrata durante 10 prove) illustrano la scarica del neurone registrata durante l'afferramento con la pinza normale (grafici superiori) e con la pinza invertita (grafici inferiori).

Ciascuno dei rasters ed istogrammi sono allineati con la fine della fase di chiusura delle pinze sul cibo (contrassegnata da un asterisco). Sotto ciascun istogramma, un grafico illustra l'andamento del potenziometro che rappresenta la posizione istantanea della mano durante le fasi dell'afferramento. L'andamento del grafico rappresenta i cambiamenti di voltaggio registrati durante la manipolazione dello strumento in relazione alla variazione della distanza tra i bracci della pinza. La diminuzione del voltaggio indica il ravvicinamento dei bracci della pinza determinato dalla chiusura della mano. Il suo aumento indica l'allontanamento dei bracci conseguente all'apertura della mano.

Durante l'afferramento con la pinza normale, l'**Unità 210** comincia a scaricare nella fase di chiusura della mano (vedi la deflessione della traccia del potenziometro) e raggiunge il suo apice di risposta al momento in cui la pinza si chiude definitivamente sul cibo. Quando viene utilizzata la pinza invertita, la cellula comincia a scaricare durante la fase di apertura della mano (inflessione della traccia del potenziometro) e raggiunge il suo apice quando la pinza si richiude sul cibo. Il picco massimo di forza esercitata (media delle 10 prove) raggiunge 2,8N con la pinza normale e 10,2N con la pinza invertita.

Nella condizione della pinza normale, l'**Unità 199** inizia a scaricare durante la fase di apertura (deflessione della traccia del potenziometro) e intensifica la sua attività in corrispondenza dell'inizio della fase di chiusura. Con la pinza invertita, la cellula comincia a scaricare durante la chiusura della mano (inflessione della traccia del potenziometro) e raggiunge il suo apice al momento dell'apertura massima della mano che corrisponde alla chiusura della pinza invertita sul cibo. Il picco massimo di forza esercitata (media delle 10 prove) raggiunge 3,9N con la pinza normale e 9,3N con la pinza invertita.

## Cellule di F1

### 2.3.3. Analisi delle singole cellule

Per quanto riguarda lo studio clinico delle cellule registrate in F1, 99 dei 235 neuroni registrati (42%) rispondevano ai criteri di acquisizione (e.g. scarica durante l'afferramento eseguito manualmente e con entrambe le pinze). Di queste 99 cellule, 76 sono state registrate per un tempo sufficientemente lungo da permettere l'acquisizione della loro scarica 10 volte in ciascuna delle tre condizioni sperimentali randomizzate.

La conduzione di un'ANOVA a misure ripetute (Condizioni x Epoche) ha permesso di scartare 18 cellule che non presentavano un'interazione significativa tra i fattori Condizione (Mano; Pinza normale; Pinza invertita) ed Epoca (Epoca 1; 2; 3; 4).

Il test post-hoc di Newman-Keuls ( $P < 0.05$ ) condotto sulle 58 cellule rimanenti (76 % del campione originale) ha permesso di verificare la presenza di una risposta significativamente diversa tra l'Epoca 1 (di riposo) e una o più epoche successive.

Le successive analisi statistiche sono quindi state condotte su queste 58 cellule (42 cellule da MK1 e 16 da MK2).

### 2.3.4. Classificazione delle cellule

Il test post-hoc di Newman-Keuls ha evidenziato, tra le cellule di F1, due distinti pattern di risposta:

Un primo gruppo (**F1 goal-related neurons; F1g**) era formato da 26 cellule (45%) la cui attività rispecchiava quella delle cellule di F5, con un picco massimo di risposta nell'Epoca 3 (presa di possesso del cibo con chiusura della mano o pinze) a prescindere dalla condizione di afferramento con la pinza normale o invertita.

Esattamente come per le cellule di F5, la scarica delle cellule F1g avveniva in una determinata fase dell'afferramento identica in tutte le condizioni sperimentali. Più specificatamente, mentre la metà dei neuroni (50%) scaricava più intensamente durante la fase di chiusura dell'effettore (mano o pinze); l'altra metà (46,2%) aveva un picco di risposta nel momento a cavallo tra l'apertura delle pinze (o della mano, in condizione di afferramento manuale) e la successiva chiusura; infine, la risposta del rimanente 1% compariva durante la chiusura degli effettori, e si estendeva nell'epoca di holding, a presa del cibo compiuta (Vedi Tabella 3).

**Tabella 3. Neuroni di F1g classificati a seconda della loro scarica in specifiche fasi dell'afferramento (riferite al movimento delle estremità delle pinze)**

Fasi dell'afferramento	Pinza normale	Pinza invertita
Fase di riposo	0	0
Fase di apertura	0	0
Fase di apertura-chiusura	12 (46,2%)	12 (46,2%)
Fase di chiusura	<b>13 (50,0%)</b>	<b>13 (50,0%)</b>
Fase di chiusura-holding	1 (3,8%)	1 (3,8%)
Fase di holding	0	0
Totale	26	26

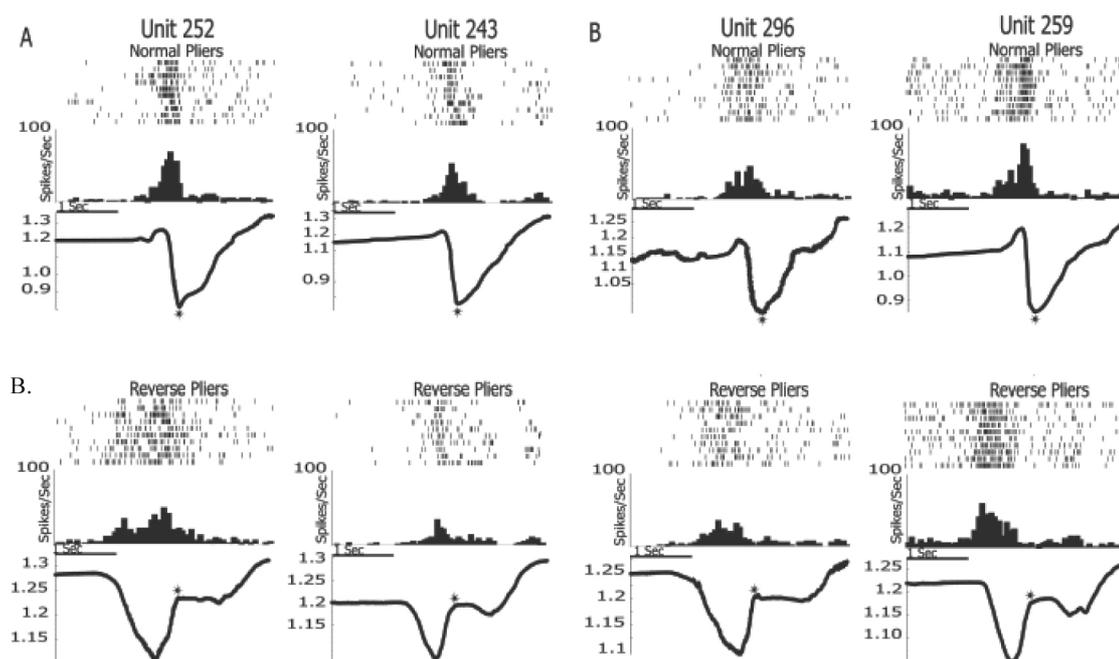
Due esempi di cellule F1g sono illustrati nella Figura 7A. L'Unità 252 e L'Unità 243 raggiungono l'apice della loro intensità di scarica durante la fase di presa di possesso del cibo, anche se questa implica la flessione della mano nella condizione della pinza normale e la loro estensione con quella invertita

Il secondo gruppo (**F1 movement-related neurons; F1m**) era invece costituito da 32 cellule (55%), il cui picco di risposta si presentava in corrispondenza della fase di chiusura delle dita, a prescindere dall'effettore (mano o pinze) utilizzato (V. Tabella 4). In altre parole, questa categoria di cellule scaricava nel momento in cui la mano si chiudeva (sul cibo o sulla pinza), anche se l'effetto distale ottenuto era diverso durante la manipolazione della pinza invertita (apertura della pinza) rispetto alle condizioni di afferramento manuale o con la pinza normale (chiusura dell'effettore).

**Tabella 4. Picco massimo di scarica dei neuroni F1m nelle epoche dell'afferramento durante le tre condizioni sperimentali**

	Epoca 1	Epoca 2	Epoca 3	Epoca 4
Mano			32 (100%)	
Pinza normale			32 (100%)	
Pinza invertita		32 (100%)		
Totale	32 (100%)			

Due esempi di cellule F1m sono illustrati nella Figura 7B. Durante l'afferramento con la pinza normale, l'Unità 296 e l'Unità 259 scaricano più intensamente al momento della chiusura della mano e quindi delle estremità della pinza sul cibo. Con la pinza invertita, la scarica risulta massima durante la fase di chiusura della mano anche se questa implica l'apertura delle estremità dello strumento.



**Figura 7. Attività di quattro neuroni registrati in F1. (A).** Due esempi di cellule F1g. L'Unità 252 e L'Unità 243 raggiungono l'apice della loro intensità di scarica durante la fase di presa di possesso del cibo, anche se questa implica la flessione della mano nella condizione della pinza normale e la loro estensione con quella invertita. Il picco massimo della forza esercitata (media delle 10 prove) raggiunge 2,4N con la pinza normale e 5,6N con la pinza invertita per l'Unità 252, mentre per l'Unità 243, con la pinza normale 3,0N e 7,3N con la pinza invertita.

**(B).** Due esempi di cellule F1m. Durante l'afferramento con la pinza normale, l'Unità 296 e l'Unità 259 scaricano più intensamente al momento della chiusura della mano e quindi delle estremità della pinza sul cibo. Con la pinza invertita, la scarica risulta massima durante la fase di chiusura della mano anche se questa implica l'apertura delle estremità dello strumento. Il picco massimo di forza esercitata (media delle 10 prove) raggiunge 2,5N con la pinza normale e 6,7N con la pinza invertita per l'Unità 296, mentre per l'Unità 259, con la pinza normale 3,0N e 8,4N con la pinza invertita.

*Per dettagli sulle convenzioni riportate, riferirsi alla Figura 6.*

## Cellule Mirror

### 2.3.5. Analisi delle singole cellule

29 cellule delle cellule registrate in F5 possedevano delle proprietà visuomotorie. L'attività di 21 di queste cellule (8 da MK1 e 13 da MK2) è stata acquisita secondo le tre condizioni previste dal paradigma sperimentale precedentemente descritto.

Per ciascuna cellula registrata nelle sei condizioni sperimentali (visive e motorie,) la conduzione di un'ANOVA a misure ripetute con Tipo (visivo; motorio) x Condizioni (mano, normale, invertita) x Epoche (Epoca 1; 2; 3; 4) come fattori entro-soggetto, ha permesso di verificare per tutte le cellule l'esistenza di un'interazione significativa tra i fattori. Tramite il successivo test post-hoc di Newman-Keuls ( $P < 0.05$ ) è stata verificata, per ciascun tipo di proprietà (visiva; motoria) nelle varie condizioni sperimentali, la presenza di una risposta significativamente diversa tra l'Epoca 1 (di riposo) e una o più epoche successive.

### 2.3.6. Classificazione delle cellule mirror

Il test post-hoc di Newman-Keuls ha permesso di verificare che durante l'esecuzione dell'afferramento, il 76,2 % delle cellule scaricavano in corrispondenza dell'epoca 3 a prescindere dall'effettore utilizzato, mentre il 14% scaricava nella fase di chiusura solo nelle condizioni manuale e della pinza normale, e una sola cellula scaricava nel corso della fase di holding.

Come per le cellule motorie di F5 e F1g, la fase dell'afferramento in cui avveniva la scarica era la stessa in tutte o almeno due delle condizioni sperimentali. Più specificatamente, in tutte le condizioni di afferramento, il 24% dei neuroni scaricava più intensamente durante la fase di chiusura dell'effettore (mano o pinze); il 19% aveva un picco di risposta nel momento a cavallo tra l'apertura delle pinze (o della mano, in condizione di afferramento manuale) e la successiva chiusura; infine, il 33% dei neuroni scaricava durante la chiusura degli effettori, e si estendeva nell'epoca di holding, a presa del cibo compiuta. (Vedi Tabella 5).

**Tabella 5. Neuroni mirror: risposte motorie distribuite nelle varie epoche delle diverse condizioni dell'afferramento eseguito**

	3 condizioni	Mano-pinza normale	Mano-pinza invertita	Entrambe pinze
Apertura-chiusura	4(19%)	2(9,5%)		
Chiusura	5(24%)			
Chiusura-holding	7(33%)	1(5%)		
Holding			1(5%)	

La Figura 8 illustra l'attività di una cellula mirror durante le tre condizioni di afferramento eseguite ed osservate.

Per quanto riguarda l'osservazione dell'afferramento, il test post-hoc di Newman-Keuls ha dimostrato che il 95,2% delle cellule scaricavano in corrispondenza dell'epoca 3 a prescindere dall'effettore utilizzato, mentre 1 sola cellula scaricava nella fase di chiusura solo nelle condizioni manuale e con la pinza invertita.

Come per le risposte motorie, durante le risposte visive, la fase dell'afferramento in cui avveniva la scarica era la stessa in tutte o almeno due delle condizioni sperimentali. Più specificatamente, mentre circa la metà (43%) dei neuroni scaricava più intensamente durante la fase di chiusura dell'effettore (mano o pinze); il 19% aveva un picco di risposta nel momento a cavallo tra l'apertura delle pinze (o della mano, in condizione di afferramento manuale) e la successiva chiusura; il 29% dei neuroni scaricava durante la chiusura degli effettori, e si estendeva nell'epoca di holding, a presa del cibo compiuta e infine, il 5% scaricava durante la fase di holding (Vedi Tabella 6).

**Tabella 6. Neuroni mirror: risposte visive distribuite nelle varie epoche delle diverse condizioni dell'afferramento osservato**

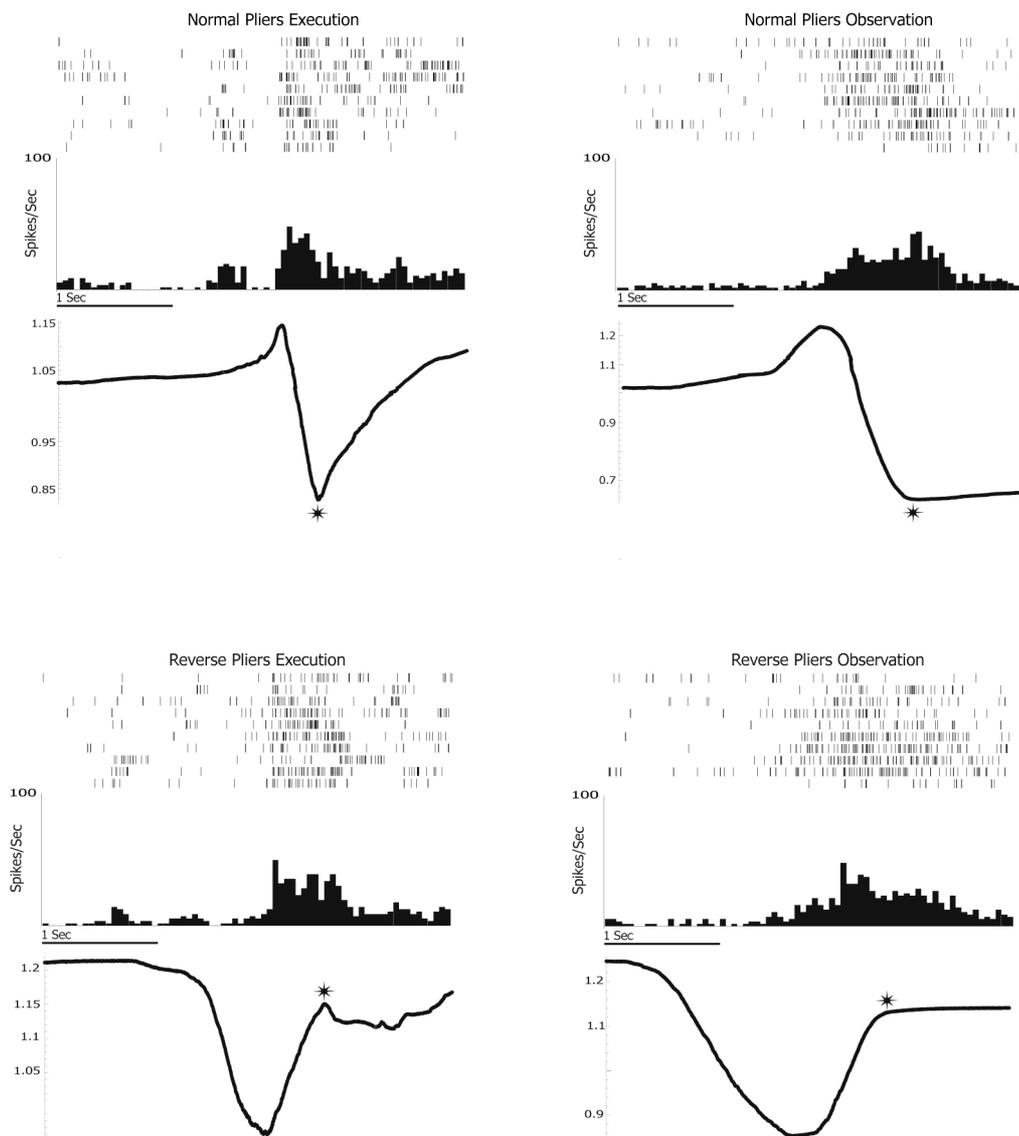
	3 condizioni	Mano-pinza normale	Mano-pinza invertita	Entrambe pinze
Apertura-chiusura	4(19%)			
Chiusura	<b>9(43%)</b>			
Chiusura-holding	6(29%)		1(5%)	
Holding	1(5%)			

Il 76% delle cellule rispondeva nella stessa fase dell'afferramento, a prescindere dall'effettore utilizzato, in entrambe le condizioni di esecuzione e di osservazione dell'afferramento (V. Tabella 7.). Il restante 24% delle cellule presentava una congruenza di scarica in determinate fasi dell'afferramento ma che risultavano diverse tra le condizioni di osservazione e di esecuzione (ad esempio, durante esecuzione, la cellula scarica nella fase di apertura mentre durante l'osservazione, la stessa cellula scarica durante la fase di chiusura).

**Tabella 7. Neuroni mirror: congruenza della distribuzione delle risposte visive e motorie nelle varie epoche delle diverse condizioni dell'afferramento**

	Congruenza nelle 3 condizioni sperimentali		
	Risposte visuo-motorie	Risposte visive	Risposte motorie
Riposo			
Apertura		1(5%)	1(5%)
Apertura-chiusura	4(19%)		
Chiusura	5(24%)	3(14,3%)	1(5%)
Chiusura-holding	<b>6(29%)</b>		
Holding	1(5%)	1(5%)	1(5%)

## Unit 164



**Figura 8.** Attività di un neurone mirror registrato in F5. Durante l'afferramento con le pinze normale ed invertita (grafici di sinistra), l'Unità 164 scarica con intensità maggiore nel momento della chiusura delle pinze sul cibo (vedi la deflessione della traccia del potenziometro). Quando la scimmia osserva lo sperimentatore eseguire l'afferramento mediante gli stessi strumenti (grafici di destra), l'apice di scarica si verifica parimenti nella fase di chiusura delle pinze sul cibo.

*Per dettagli sulle convenzioni riportate, riferirsi alla Figura 6.*

### 2.3.7. Analisi di popolazione

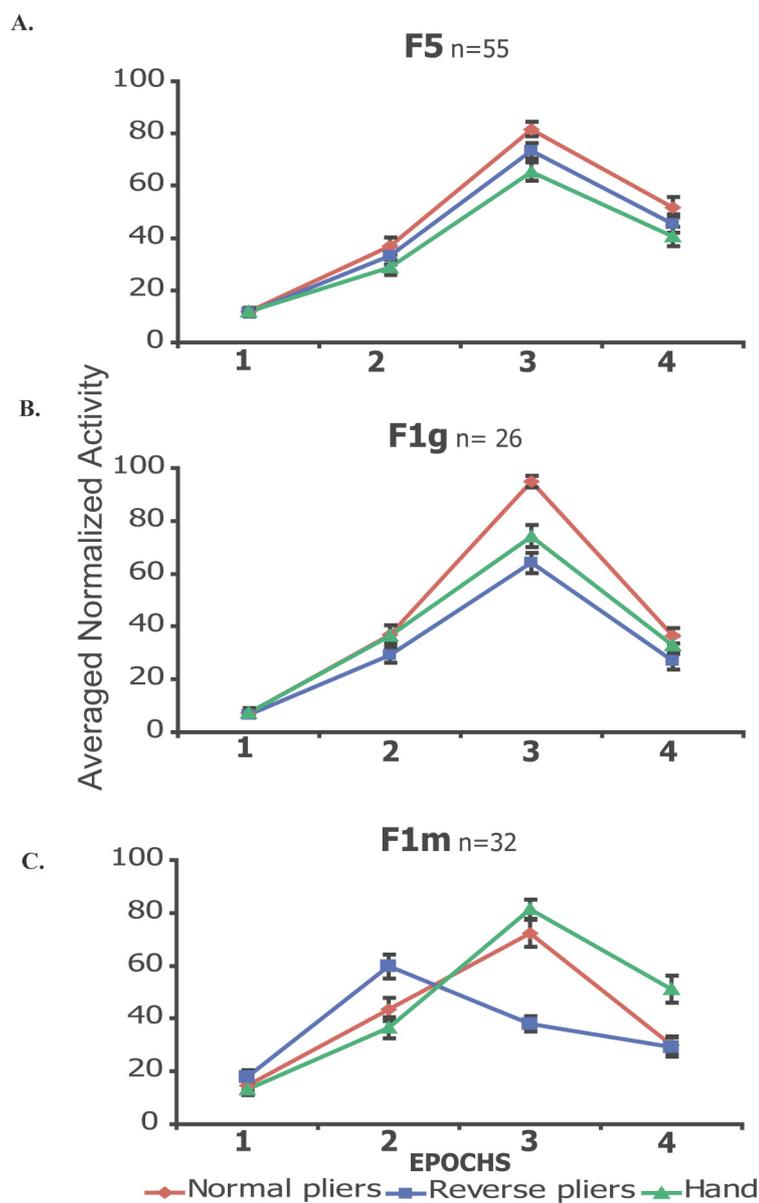
In modo da verificare l'esistenza di una differenza tra i pattern di attività delle varie categorie di cellule registrate in F5 e F1, una prima Analisi della Varianza (ANOVA) Omnibus è stata condotta con il fattore Popolazione (F5; F5mirror -motorio-; F1g e F1m) come variabile tra i gruppi e i fattori Condizione (Mano; Pinza normale; Pinza invertita) e Epoca (Epoca 1; Epoca 2; Epoca 3; Epoca 4) come variabili intra-gruppo. Poiché i risultati hanno dimostrato un'interazione significativa tra tutti i fattori ( $F_{18; 606} = 10.848$ ,  $P < 0.001$ ), quattro successive ANOVA a misure ripetute (Condizione x Epoca) sono state condotte separatamente per ciascuna popolazione di cellule.

La Figura 9A illustra la scarica media e normalizzata della popolazione dei neuroni motori di F5 durante l'esecuzione dell'afferramento manuale, con la pinza normale e quella invertita. I risultati dell'ANOVA a due vie ha dimostrato l'esistenza di un effetto principale per entrambi i fattori Condizione ( $F_{2; 148} = 4.697$ ,  $P = 0.010$ ) e Epoca ( $F_{3; 222} = 184.94$ ,  $P < 0.001$ ) ma l'interazione tra questi non è risultata significativa ( $P = 0.223$ ). Il test post-hoc di Neuman-Keuls ha rivelato che per tutte le condizioni sperimentali, l'epoca durante la quale avveniva il picco massimo di scarica era l'Epoca 3, ovvero, il momento della presa di possesso del cibo mediante la chiusura della mano o delle estremità delle pinze.

La Figura 9B illustra la scarica media e normalizzata della popolazione dei neuroni F1g durante l'afferramento manuale, con la pinza normale e quella invertita. I risultati dell'ANOVA a due vie ha dimostrato l'esistenza di un effetto principale per entrambi i fattori Condizione ( $F_{2; 50} = 13.078$ ,  $P < 0.001$ ) e Epoca ( $F_{3; 75} = 216.298$ ,  $P < 0.001$ ) con un'interazione significativa tra questi ( $F_{6; 150} = 8.136$ ,  $P < 0.001$ ).

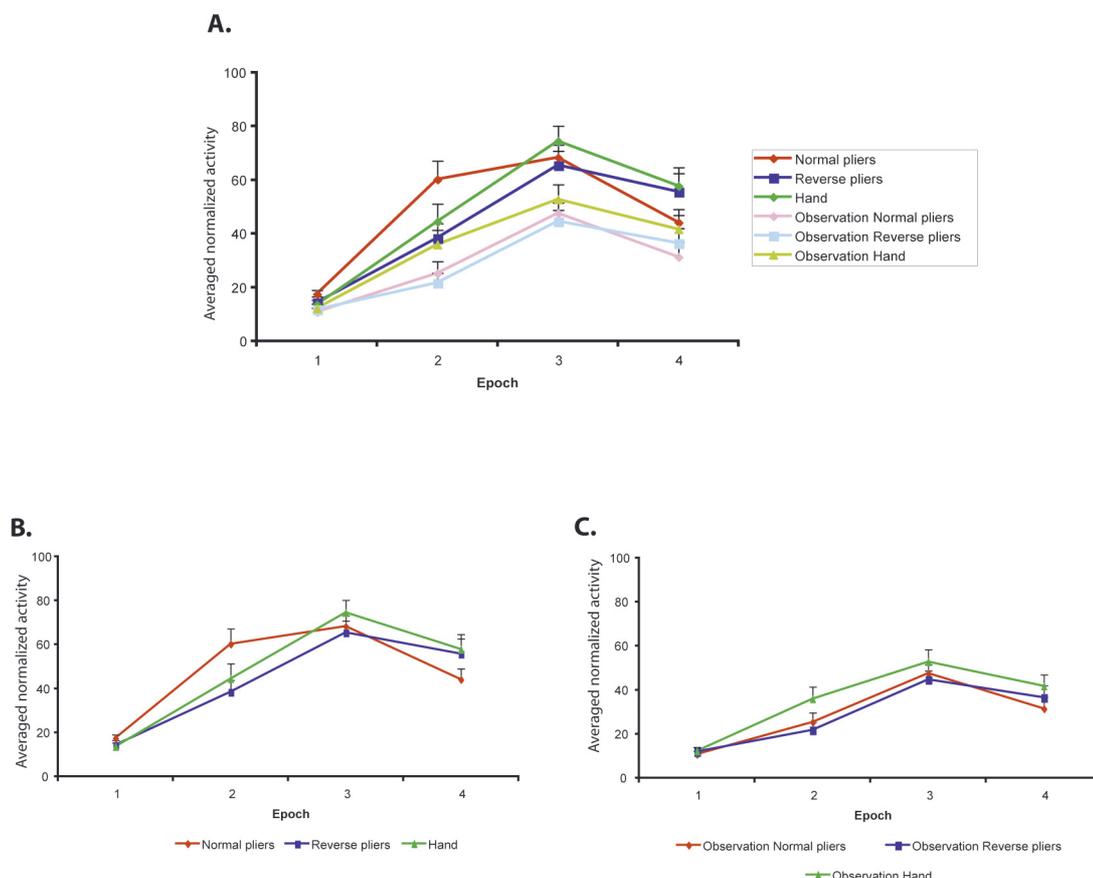
Il test post-hoc di Neuman-Keuls ha rivelato che per tutte le condizioni sperimentali, l'epoca durante la quale avveniva il picco massimo di scarica era l'Epoca 3, ovvero, il momento della presa di possesso del cibo mediante la chiusura della mano o delle estremità delle pinze. Durante l'utilizzo della pinza normale, sono stati evidenziati due picchi di risposta nelle Epoche 2 (fase di apertura) e 3 (fase di chiusura). Da un punto di vista statistico, i due picchi sono identici tra di loro e significativamente maggiori rispetto alle altre epoche di questa condizione nonché rispetto alle epoche 1-2 e 4 delle condizioni di afferramento manuale e con la pinza invertita ( $P < 0.001$ ).

Infine, la Figura 9C illustra come la scarica media e normalizzata della popolazione dei neuroni F1m differisca radicalmente dalle altre popolazioni durante le diverse condizioni di afferramento. I risultati dell'ANOVA a due vie ha dimostrato l'esistenza di un effetto principale per entrambi i fattori Condizione ( $F_{2; 60} = 4.125$ ,  $P = 0.021$ ) e Epoca ( $F_{3; 90} = 76.177$ ,  $P < 0.001$ ) con un'interazione significativa tra questi ( $F_{6; 180} = 26.977$ ,  $P < 0.001$ ). Il test post-hoc di Neuman-Keuls ha rivelato che per questa categoria di neuroni, il picco massimo di scarica avveniva nell'Epoca 3 ( $P < 0.001$ ), ovvero, il momento della presa di possesso del cibo mediante la chiusura della mano o della pinza per le condizioni di afferramento manuale e con la pinza normale, mentre durante l'afferramento con la pinza invertita, l'attività massima era registrata in Epoca 2 ( $P < 0.001$ ), al momento della chiusura della mano la quale determinava anche l'apertura della pinza. Questi dati illustrano chiaramente la correlazione dell'attività delle cellule F1m con lo specifico movimento di chiusura delle dita.



**Figura 9. Analisi di popolazione durante l'afferramento nelle tre condizioni sperimentali.** I tre grafici illustrano la frequenza di scarica media normalizzata dei neuroni di F5 e di quelli F1m e F1g. **(A)** e **(B)**. In tutte le condizioni di afferramento, la popolazione dei neuroni F5 e quella dei F1g hanno una frequenza di scarica significativamente più alta nell'Epoca 3 (fase di chiusura) rispetto alle altre epoche. **(C)**. Durante l'afferramento manuale e quello effettuato con la pinza normale, la popolazione dei neuroni F1m ha una frequenza di scarica massima nell'Epoca 3 (chiusura della mano e dell'effettore) mentre con la pinza invertita, la scarica massima avviene durante l'Epoca 2 (chiusura della mano, apertura dell'effettore). Le barre verticali indicano l'errore medio.

La Figura 10 illustra la scarica media e normalizzata della popolazione dei neuroni mirror durante l'osservazione e l'esecuzione dell'afferramento nelle tre condizioni sperimentali. L'analisi di popolazione è stata svolta sulle 16 cellule (76%) che rispondevano nella stessa fase dell'afferramento, a prescindere dall'effettore utilizzato, in entrambe le condizioni di esecuzione e di osservazione dell'afferramento. I risultati dell'ANOVA a tre vie, Tipo (motorio; visivo) x Condizione (mano; pinza normale; pinza invertita) x Epoche (1; 2; 3; 4), ha dimostrato l'esistenza di un effetto principale per i fattori Tipo ( $F_{1, 15} = 25.395$ ;  $P < 0.001$ ) ed Epoca ( $F_{3, 45} = 39.076$ ,  $P < 0.001$ ), con un'interazione significativa tra questi ( $F_{3, 45} = 5.879$ ,  $P < 0.001$ ) e tra i fattori Condizione ed Epoca ( $F_{6, 90} = 3.318$ ,  $P = 0.005$ ). Il test post-hoc di Neuman-Keuls ha rivelato che per tutte le condizioni sperimentali, l'epoca durante la quale avveniva il picco massimo di scarica era l'Epoca 3, ovvero, il momento della presa di possesso del cibo mediante la chiusura della mano o delle estremità delle pinze; eccezione fatta per la condizione della pinza normale che presenta una scarica massima in entrambe le epoche di apertura e chiusura dell'effettore. Questi dati illustrano anche un picco di risposta significativamente maggiore per la risposta motoria rispetto a quella visiva in tutte le condizioni sperimentali ( $P < 0.001$ ).



**Figura 10. Analisi della popolazione dei neuroni mirror. (A).** Pattern delle risposte visive e motorie dei neuroni mirror. In tutte le condizioni di afferramento (eseguito ed osservato), la frequenza di scarica media normalizzata presenta un picco di attività in corrispondenza dell'Epoca 3 (fase di chiusura dell'effettore sul cibo). La frequenza di scarica durante l'osservazione è tuttavia significativamente inferiore a quella registrata durante l'esecuzione dell'atto motorio. **(B).** Frequenza di scarica media e normalizzata dei neuroni mirror durante l'afferramento eseguito nelle tre condizioni sperimentali. In tutte le condizioni, il picco di attività avviene durante l'Epoca 3. La condizione della pinza normale presenta due picchi di attività simili da un punto di vista significativo nelle Epoche 2 (fase di apertura) e 3 (fase di chiusura). **(C).** Frequenza di scarica media e normalizzata dei neuroni mirror durante l'osservazione dell'afferramento eseguito nelle tre condizioni sperimentali. In tutte le condizioni, il picco di attività avviene durante l'Epoca 3 (presa di possesso del cibo). In tutte le condizioni, l'attività neurale è significativamente minore durante l'osservazione rispetto all'esecuzione dell'afferramento. Le barre verticali indicano l'errore medio.

### 2.3.8. Dati elettromiografici

L'analisi statistica è stata svolta sull'attività normalizzata del muscolo flessore digitorum superficialis (FDS) nelle 10 prove registrate per ciascuna condizione sperimentale.

L'ANOVA a misure ripetute, con *Condizione* (Mano; Pinza normale; Pinza invertita) ed *Epoche* (Epoca 1; Epoca 2; Epoca 3; Epoca 4) come fattori entro-soggetti ha dimostrato l'esistenza di un'interazione significativa tra i fattori ( $F_{6; 54} = 10.055$ ,  $P < 0.001$ ). Il successivo test di valutazione post-hoc di Newman-Keuls, ha verificato la presenza di un picco massimo di attività del muscolo durante l'Epoca 3 ( $P < 0.001$ ), ovvero, il momento della presa di possesso del cibo per le condizioni di afferramento manuale e con la pinza normale, mentre durante l'afferramento con la pinza invertita, l'attività massima era registrata in Epoca 2 ( $P < 0.001$ ), al momento della chiusura della mano e quindi dell'apertura della pinza.

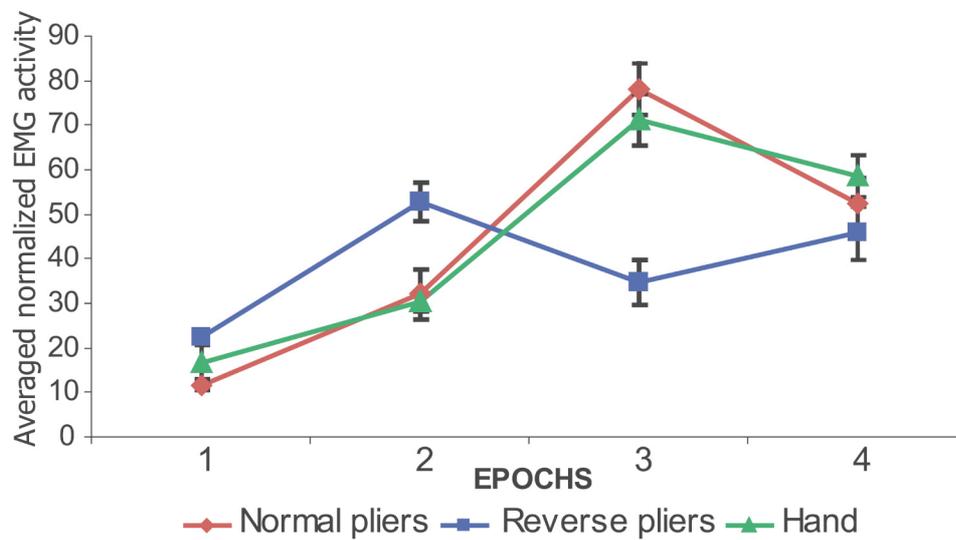
La Figura 11 illustra come nelle condizioni dell'afferramento con la pinza normale e con la mano, l'attività dei muscoli flessori (FDS) segua il pattern temporale di attivazione delle cellule F1m, con un picco di attività in corrispondenza della terza epoca, chiusura dell'effettore, mentre nella condizione "pinza invertita", il picco si verifica nell'epoca 2, corrispondente alla flessione delle dita per aprire la pinza.

### 2.3.9. Microstimolazioni elettriche

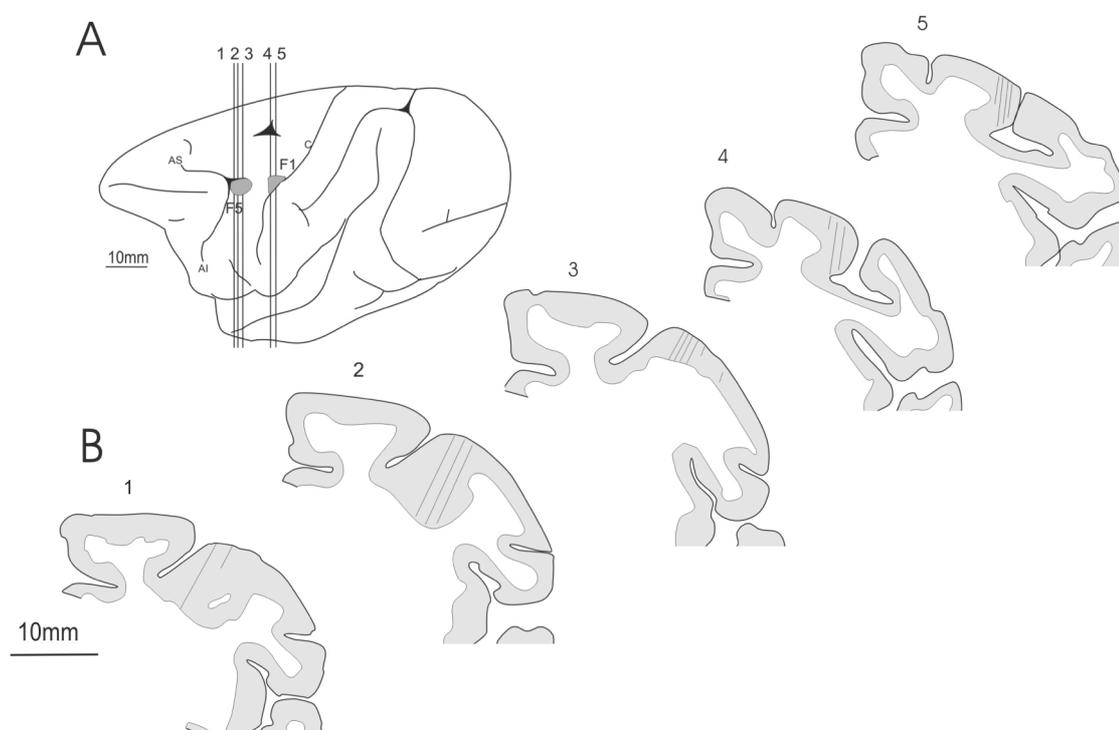
L'area F1 era stimolabile ad intensità di corrente molto basse (da 40 a 7 $\mu$ A, in media 20  $\mu$ A). È stato possibile evocare una risposta motoria ad un'intensità soglia, nel 90 % dei siti stimolati. Le risposte evocate riguardavano soprattutto il movimento (flessione o estensione) di uno o più dita o del polso controlaterale al sito di stimolazione. La stimolazione dell'area F5 evocava movimenti distali ad un'intensità soglia molto più elevata rispetto a quella di F1 (50 a 15 $\mu$ A, in media 32 $\mu$ A).

### 2.3.10. Dati istologici

La Figura 12 illustra la ricostruzione anatomica della zona di registrazione. L'ingresso delle penetrazioni attraverso le quali sono stati registrati i neuroni di F5 è avvenuto attraverso al regione della convessità corrispondente all'area F4. Le penetrazioni in F5 sono state localizzate nel banco posteriore del solco arcuato, mentre quelle in F1 erano situate nella zona di rappresentazione della mano.



**Figura 11. Attività elettromiografica (EMG).** Il grafico illustra l'attività media del muscolo flexor digitorum superficialis durante l'afferramento manuale e con le due pinze. L'attività EMG è stata registrata durante 20 prove di afferramento (10 prove per scimmia). Gli EMG sono stati normalizzati e analizzati nelle quattro epoche dell'afferramento.



**Figura 12. Ricostruzione anatomica della zona di registrazione ed esempi di penetrazioni con il microelettrodo. (A).**Vista laterale dell'emisfero sinistro del MK1. Le regioni ombreggiate indicano le porzioni delle aree F5 e F1 in cui i neuroni sono stati registrati. Le linee verticali rappresentano il livello delle cinque sezioni coronali illustrate separatamente in B. **(B).** Su ciascuna sezione coronale vengono riportate le tracce delle penetrazioni. Le sezioni 1-3 illustrano le penetrazioni in F5, mentre le sezioni 4-5 quelle effettuate in F1. L'area F5 è stata raggiunta a partire della convessità di F4. Le penetrazioni in F5 sono state localizzate nel banco posteriore del solco arcuato.

Abbreviazioni: AI: ramo inferiore del solco arcuato; AS: ramo superiore del solco arcuato; C: solco centrale.

### 3. DISCUSSIONE

Imparare ad utilizzare uno strumento, implica la capacità di riorganizzare la struttura gerarchica di una sequenza di atti motori in funzione di uno scopo sovraordinato. In questo modo, l'interazione tra mano ed utensile viene ricodificata come scopo prossimale volto ad uno scopo distale rappresentato dall'effetto ottenuto dallo strumento su un oggetto.

Lo scopo di questo studio era quindi di studiare la scarica dei neuroni motori quando l'afferramento di un oggetto viene svolto tramite uno strumento invece che con l'uso diretto dell'effettore naturale. I neuroni motori codificheranno il movimento della mano per azionare lo strumento (scopo prossimale) oppure lo scopo distale realizzato dallo strumento? E se lo scopo distale fosse realizzato tramite una sequenza di movimenti opposti, questi neuroni saranno ancora in grado di codificare lo scopo distale?

I risultati hanno dimostrato che per tutte le cellule di F5, il picco massimo di risposta avveniva nella stessa epoca a prescindere dalla condizione di afferramento con la pinza normale o invertita. Più specificatamente, la gran maggioranza dei neuroni (82%) scaricava più intensamente in corrispondenza dell' Epoca 3 (presa di possesso del cibo con chiusura della mano o pinze); il 5% aveva un picco di risposta al momento dell'apertura delle pinze (o della mano, in condizione di afferramento manuale) ed il rimanente 12% presentava una risposta massima durante l'epoca di holding, a presa del cibo compiuta. Di particolare interesse è stato verificare come per ogni cellula, la frequenza massima di scarica si registrava in una fase temporale identica durante l'uso di entrambe le pinze. In altre parole: le cellule che, durante l'uso delle pinze normali scaricavano al momento dell'apertura della mano (con la conseguente apertura della pinza), quando l'animale manipolava la pinza invertita, esse scaricavano durante la stessa fase dell'afferramento anche se questa richiedeva un atto motorio opposto (fase di chiusura della mano con la conseguente apertura della pinza invertita). L'analisi dei movimenti oculari ha inoltre permesso di scartare l'ipotesi che la risposta dei neuroni codificanti lo scopo fosse in realtà dovuta al fatto che la scimmia guardasse i movimenti della propria mano mentre manipolava le pinze. In tutti i filmati analizzati risulta infatti che quando la scimmia afferra con le pinze, il suo sguardo rimane fisso sul cibo da afferrare senza mai controllare la corretta esecuzione dei movimenti eseguiti dalla sua mano. Appare quindi chiaro che i neuroni di F5 codificano l'organizzazione temporale degli atti motori necessaria per realizzare uno scopo distale e non i semplici movimenti diretti ad uno scopo prossimale.

L'analisi delle cellule acquisite in F1 ha permesso di raggruppare i neuroni in due clusters funzionali. La prima categoria (F1 movement-related neurone, F1m) era costituita dal 54% dei neuroni di F1, i quali rispondevano in relazione ai movimenti della mano indipendentemente dal tipo di strumento utilizzato dall'animale. La seconda categoria (F1 goal-related neurons, F1g) raggruppava il 46% dei neuroni di F1, i quali presentavano un pattern di risposta simile a quello dei neuroni di F5. Più specificatamente, a prescindere dall'effettore utilizzato, il 46% dei neuroni cominciavano ad attivarsi durante la fase di apertura, raggiungendo il picco massimo di scarica durante la fase di chiusura; il 50% dei neuroni scaricavano più intensamente in corrispondenza della fase di chiusura e infine, il 3,8% si attivano durante la fase di chiusura, continuando a scaricare durante l'epoca di holding, a presa del cibo compiuta.

Le analisi di popolazione condotte separatamente sull'attività delle cellule di F5, F1g e F1m hanno confermato come sia per le cellule di F5 che per quelle di tipo F1g, la frequenza di scarica massima avviene in corrispondenza dell'epoca di afferramento dell'oggetto, a prescindere dall'effettore utilizzato e quindi dai movimenti effettuati. I neuroni F1g, come i neuroni di F5, codificano dunque lo scopo distale di una sequenza di

atti motori e non i singoli movimenti. La scarica massima delle cellule F1m era invece strettamente legata al tipo di movimento effettuato, con un picco di attività nell'epoca 3 (chiusura della mano e della pinza) per le condizioni di afferramento manuale e con la pinza normale mentre nella condizione della pinza invertita il picco veniva registrato nell'epoca 2 (chiusura della mano ma apertura della pinza). I neuroni F1m codificano dunque l'esecuzione dei singoli movimenti della mano e non lo scopo distale al quale sono volti.

L'analisi della quantità di forza necessaria all'azionamento dei due strumenti è stata svolta tramite il calcolo della loro costante elastica (vedi il paragrafo 2.2.8. "Analisi del potenziometro"). I risultati hanno dimostrato l'esistenza di una effettiva differenza tra le pinze in quanto la manipolazione della pinza invertita, avendo una costante elastica di 3.35 Nm, richiedeva una quantità di forza maggiore rispetto alla manipolazione della pinza normale. Poiché la differenza di forza tra le due pinze era sempre presente in tutte le condizioni sperimentali, risulta difficile spiegare in questi termini la scarica dei neuroni di F5 e F1g che segue lo stesso pattern temporale a prescindere dal tipo di pinza impiegato.

La possibilità che la scarica dei neuroni di F5 e F1g fosse in realtà correlata al controllo della forza impiegata dalla mano per azionare le pinze è stata ulteriormente smentita dai risultati degli EMG. Come illustrato nella Figura 11, l'analisi dell'attività del muscolo flessore (*flexor digitorum superficialis*, FDS) dimostra come quando la scimmia afferra con la mano e con la pinza normale, l'attività del muscolo raggiunge il suo apice durante la fase di chiusura dalla mano (Epoca 3). Quando invece la scimmia aziona la pinza invertita, l'attività del muscolo diventa massima durante l'Epoca 2, la fase in cui la mano esercita una pressione alla base dello strumento per aprirne le estremità. La scarica massima dei neuroni di F5 e di quelli F1g corrisponde dunque al picco di attività elettromiografica nella fase di chiusura della mano o della pinza normale, d'altra parte, quando la pinza invertita viene azionata, la scarica massima dei neuroni continua ad essere registrata durante la fase di presa di possesso del cibo (Epoca 3), mentre l'attività del muscolo risulta massima quando le dita si flettono per aprire la pinza (Epoca 2). Diventa allora evidente che la scarica di questi neuroni non sia correlata al controllo dei muscoli bensì alla codifica dello scopo dell'atto motorio. L'attività dei neuroni di F1m segue invece perfettamente il pattern temporale degli EMG sembra quindi che quei neuroni di F1 siano coinvolti nel controllo dei movimenti di flessione delle dita.

Infine, l'analisi di popolazione condotta su 16 neuroni mirror registrati in F5, ha dimostrato in entrambe le condizioni di osservazione e di esecuzione dell'afferramento un picco massimo di attività durante l'epoca di chiusura a prescindere dal tipo di effetto utilizzato. La registrazione di neuroni mirror codificanti sia l'osservazione che l'esecuzione dell'afferramento nelle tre condizioni sperimentali si contrappone in maniera complementare ai dati riportanti la loro scarsa risposta durante l'osservazione dell'afferramento con una pinza, in scimmie che non avevano mai utilizzato quello strumento (Gallese *et al.*, 1996).

In che modo l'apprendere a servirsi di un mezzo artificiale per realizzare uno scopo trasforma la codifica dell'azione nel sistema motorio? I nostri risultati dimostrano che dopo l'allenamento, il pattern di scarica temporale che controlla l'afferramento manuale è stato trasferito all'utilizzo delle pinze, come se gli strumenti fossero diventati le mani delle scimmie e le sue estremità, le sue dita. Questo trasferimento avviene sia nella condizione in cui la manipolazione dello strumento implica una sequenza di movimenti identica a quella dell'afferramento manuale (condizione della *pinza normale*) ma anche quando la sequenza è invertita (condizione della *pinza invertita*).

L'insieme di questi dati dimostrano dunque che a prescindere dalle condizioni in cui l'afferramento viene eseguito, in F5 e in parte di F1, lo scopo distale (prendere possesso di

un oggetto aprendo la mano) è l'elemento *principale* intorno al quali i movimenti sono organizzati.

L'incorporazione ( o *l'incarnazione*) dello strumento nella rappresentazione dell'atto motorio ricorda in qualche modo i dati riportati da Iriki e collaboratori (1996). Nel loro studio, l'utilizzo quotidiano di un rastrello per raggiungere oggetti posti fuori dalla portata della mano conduceva alla ricodifica dello spazio peripersonale, con l'estensione dei campi recettivi visivi dei neuroni intraparietali fino ad includere lo strumento nella codifica dello schema corporeo. Quando la scimmia era impegnata in un'azione finalizzata, il rastrello codificato come un'estensione funzionale diventava parte integrante del suo arto (vedi anche Maravita & Iriki, 2004).

Anche se il nostro paradigma sperimentale non prevedeva l'analisi della scarica dei neuroni intraparietali, è possibile avanzare l'ipotesi che l'utilizzo delle pinze per un tempo prolungato abbia portato dalla loro incorporazione nello schema corporeo della scimmia. I dati raccolti nelle aree F5 e F1 dimostrano tuttavia chiaramente che gli atti motori eseguiti mediante le pinze vengono codificati nel sistema motorio allo stesso modo degli atti motori manuali, come se le pinze fossero diventate delle mani artificiali in grado di interagire con oggetti esterni come una mano naturale può fare. Questi risultati sono in linea con i dati riportati da ricerche in neuroimaging che dimostrano come sia nell'uomo che nella scimmia, l'area motoria primaria e la premotoria ventrale risultano attive durante l'utilizzo di uno strumento (Johnson-Frey et al., 2005; Obayashi et al., 2001).

Quali sono i meccanismi soggiacenti a questa ricodifica? La spiegazione più plausibile è che essa sia occorsa perché i neuroni di F5 e parte di quelli di F1 codificano lo scopo dell'atto motorio in maniera astratta..

Se la presenza di una codifica dello scopo in F5 risulta sorprendente rispetto al ruolo puramente esecutivo tradizionalmente affibbiato alle aree motorie, la codifica dello scopo presente anche nell'area motoria primaria risulta alquanto rivoluzionaria! In realtà, i nostri risultati sono in linea con scoperte precedenti dimostranti che in F1, oltre ai neuroni la cui scarica correla con il raggiungimento di un oggetto con il braccio o i movimenti di polso, esistono altri neuroni che codificano il movimento in termini più astratti, come ad esempio le coordinate spaziali (Georgopoulos, 1993; Kakei, 2001, Sergio et al., 2005, Alexander & Krucher, 1990ab; Krucher & Alexander, 1990). E' stato recentemente proposto un modello che pone l'accento sul ruolo di F1 nel controllo corticale diretto dell'attivazione muscolare (Todorov, 2002); tutti gli altri parametri precedentemente individuati (posizione, carico, forza, direzione, popolazione vettoriale, contrazione muscolare) non sarebbero altro che i singoli mattoni di un fenomeno riccamente articolato, qual è l'attivazione di un gruppo di muscoli.

I dati presentati indicano che la presenza di un sistema di codifica dello scopo distale è alla base di un'organizzazione motoria molto complessa che non si riduce alla semplice codifica del afferramento manuale e che è proprio questo sistema di codifica che permette l'inserimento dell'utilizzo degli strumenti nel comportamento finalizzato dei primati.

Quale meccanismo permette di tradurre lo scopo distale in una sequenza flessibile di movimenti appropriati?

I nostri dati dimostrano che una volta che la scimmia ha imparato a maneggiare correttamente entrambe le pinze, basta che afferrì uno dei due tipi di strumenti perché venga immediatamente selezionata la sequenza adeguata dei movimenti richiesti per afferrare il cibo. La corretta selezione della sequenza dei movimenti potrebbe realizzarsi grazie alle connessioni sinaptiche stabilite tra le aree F5 e F1. I neuroni di F5 e F1g potrebbero essere connessi con due tipi funzionali di neuroni motori in F1: un tipo di neuroni controllante l'apertura della mano e l'altro tipo, la sua chiusura. I neuroni di F1 funzionalmente correlati all'esecuzione del movimento, oltre a proiettare i segnali al

midollo spinale, potrebbero anche mandare una scarica corollaria, come feedback di controllo, ai neuroni di F5 e F1g.

Partendo dall'assunto che l'interazione quotidiana con gli oggetti rinforzi le connessioni che portano al raggiungimento dello scopo desiderato, in una situazione di afferramento naturale la sequenza dei movimenti maggiormente irrobustita si organizzerà selezionando prima i neuroni che controllano l'apertura della mano e successivamente quelli che ne controllano la sua chiusura. Lo scopo distale sarà attribuito all'interazione dell'ultimo atto motorio con l'oggetto-target dell'azione. Dopo un appropriato allenamento, l'organizzazione di questa sequenza naturale viene rivoluzionata dall'utilizzo della pinza invertita che stabilisce delle connessioni prevedenti un ordine di selezione opposto. Questa nuova sequenza di movimenti, rinforzata dal successo dell'esito dell'atto motorio, potrebbe cominciare ad imporsi come valida alternativa alla sequenza naturale.

Al consolidamento di una nuova sequenza di atti motori consegue la modifica delle proprietà dei neuroni codificanti lo scopo distale: la loro scarica comincia ad essere correlata all'apertura e non più alla chiusura della mano.

Questa ipotesi potrebbe anche spiegare la presenza di una scarica maggiore dei neuroni di F1g durante l'afferramento con la pinza normale rispetto a quando viene utilizzata la pinza invertita. L'intensità dell'attivazione potrebbe essere correlata al grado di forza delle connessioni organizzanti una sequenza di movimenti. In questo caso, potrebbero essere più forti quelle relative alla codifica dell'afferramento canonico (apertura-chiusura) poiché è in questa maniera che l'animale ha sempre effettuato l'azione prima di imparare a maneggiare la pinza invertita.

Poiché questo fenomeno risulta invece assente tra i neuroni di F5, funzionalmente sovraordinati rispetto ai neuroni di F1 (vedi Cerri et al., 2003; Shimazu et al., 2004), in F1 potrebbe essere ricondotto alla vicinanza degli altri neuroni di F1 (F1m) che controllano i movimenti piuttosto che gli atti motori finalizzati.

La capacità di utilizzare gli strumenti poggerebbe quindi su due elementi fondamentali: un'organizzazione delle azioni centrata sullo scopo distale e il ruolo del rinforzo positivo derivato dall'interazione appropriata con il mondo esterno. La codifica dello scopo non è quindi da intendere come una proprietà astratta, indipendente dall'esperienza, ma piuttosto come una conseguenza delle interazioni con il mondo esterno. Recenti dati provenienti dalla Psicologia dello Sviluppo (Woodward, 1998; Sommerville et al., 2005; Falcks-Itter et al., 2006), dimostrano infatti che la capacità dei bambini di interpretare ed anticipare lo scopo degli atti motori osservati dipende prevalentemente dalla maturazione della loro capacità di eseguire atti motori simili.

Allo stesso modo, i dati registrati dai neuroni mirror convalidano il ruolo fondamentale dell'esperienza nella costruzione della codifica dello scopo. I primi dati pubblicati sui neuroni mirror (di Pellegrino et al., 1992; Gallese et al., 1996) riportavano la loro mancata risposta durante l'osservazione di un'afferramento eseguito con una pinza. Questi risultati sono stati spiegati alla luce del fatto che la scimmia non avendo mai imparato ad utilizzare la pinza, l'azione osservata non corrispondeva a nessun tipo di azioni contenute nel repertorio motorio e quindi risultava *incodificabile*. Successivamente, Ferrari e colleghi (2005) hanno riportato l'attivazione di neuroni mirror registrati nella porzione laterale della corteccia premotoria ventrale durante il momento della presa di possesso del cibo mediante strumenti che la scimmia non aveva mai imparato ad usare. L'esperienza percettiva potrebbe dunque bastare alla comprensione delle azioni? In realtà gli autori spiegavano i loro dati proponendo che la prolungata esposizione alla manipolazione di questi strumenti da parte degli sperimentatori avrebbe permesso che, nonostante l'estraneità motoria dell'azione, il suo scopo distale fosse estratto e fatto corrispondere alla rappresentazione motoria di un'azione contenuta nel repertorio motorio dell'osservatore e

codificante lo stesso scopo. I nostri dati riportano la controparte motoria dell'esperienza, dimostrando che è alquanto importante nel plasmare la codifica dello scopo delle azioni.

In fine, l'acquisizione dell'attività dei neuroni mirror nelle varie condizioni sperimentali e la verifica che lo scopo distale viene codificato a prescindere dai movimenti eseguiti anche nella condizione in cui l'azione è osservata, corroborano in modo inequivocabile la proposta che la scarica dei neuroni mirror sia correlata alla codifica dello scopo dell'azione osservata e non solo al tipo di azione eseguita (vedi Fonagy et al., 2007; Csibra, 2007).

I dati presentati forniscono dunque una forte prova empirica a favore della funzione del sistema mirror nel fornire all'osservatore un'informazione diretta sullo scopo dell'azione altrui e quindi di permetterne una comprensione diretta, senza mediazione cognitiva (Rizzolatti & Craighero, 2004; Gallese et al., 2004).

### **3.2. Conclusione**

La corretta manipolazione di strumenti come le pinze utilizzate in questo esperimento implicava la capacità di dissociare lo scopo prossimale dell'azione (afferrare la pinza) da quello distale (afferrare un oggetto con la pinza), una distinzione inesistente nelle azioni naturali dove scopo distale e prossimale generalmente coincidono. I dati riportati dimostrano l'esistenza di un' effettiva dissociazione funzionale nella codifica corticale dell'azione finalizzata: lo scopo prossimale dell'azione viene codificato dai neuroni della corteccia motoria primaria mentre il suo scopo distale viene codificato ad un livello molto astratto sia dai neuroni di F5 che da neuroni di F1. L'organizzazione della rappresentazione corticale dell'azione intorno al suo scopo distale permette di spiegare la plasticità funzionale del sistema motorio, che dopo un adeguato tempo di allenamento, codifica l'utilizzo di uno strumento trasformandolo nell'estensione funzionale della mano: questo processo potrebbe realizzarsi mediante l'associazione degli atti motori eseguiti sullo strumento (scopo prossimale) con lo scopo distale dell'azione. I dati riportati evidenziano, soprattutto alla luce dell'attività di codifica dei neuroni mirror, l'importanza dell'esperienza motoria nel plasmare la percezione e la comprensione dell'azione finalizzata.

## SECONDA PARTE:

### 4. INTRODUZIONE GENERALE

#### 4.1. Sfondo teorico

La sopravvivenza all'interno di un gruppo sociale è intrinsecamente correlata alla capacità di comprendere e di prevedere il comportamento finalizzato degli altri.

Dunbar (1992) propone che una tale abilità cognitiva sia comparsa nel corso dell'evoluzione filogenetica per rispondere alle pressioni esercitate da un gruppo sociale sempre più grande e complesso. Nella vita quotidiana facciamo continue previsioni sul comportamento degli altri, attribuendo loro degli scopi, dei piani volti al conseguimento di tali scopi e delle credenze, con cui regolare il rapporto mezzi-fini. La "Psicologia del senso comune" (*folk psychology*), assume che la condotta sia regolata da un sistema gerarchico di scopi e credenze, e che vi siano meccanismi di regolazione per i conflitti tra scopi.

Da molti anni, gli studiosi della cognizione animale e quelli dell'età evolutiva discutono su come e quando la capacità di spiegare e predire il comportamento altrui emerga nel corso dello sviluppo nella speranza di poter integrare il discorso ontologico lungo l'evoluzione filogenetica. Secondo la concezione classica dell'evoluzione della cognizione sociale, primati umani si distanziano da quelli non umani nel livello di comprensione di ciò che causa un comportamento. Mentre agli esseri umani viene attribuita la capacità di ricondurre le cause di un comportamento agli stati mentali *opachi* dell'agente, l'interpretazione del comportamento da parte dei primati non umani rimarrebbe invece vincolata ai suoi aspetti concreti, fisici ed osservabili. Gli umani sono quindi considerati degli efficaci "lettori della mente" ("Mind reader"), interpreti delle azioni altrui in base all'attribuzione di intenzioni, credenze e desideri mentre i primati sono visti come dei più semplici "lettori del comportamento" ("behaviour readers").

I primi a formulare il concetto di una "Teoria della Mente" (ToM) furono proprio due primatologi, Premack e Woodruff (1978), intenti a dimostrare negli scimpanzè la capacità di comprendere gli stati mentali e quindi di prevedere il comportamento umano in situazioni finalizzate ad uno scopo. Gli autori conclusero che le scimmie fossero dotate di una cosiddetta "intelligenza machiavellica" che permetteva loro di pianificare comportamenti di alleanza o d'inganno per realizzare i loro fini. I risultati non univocamente interpretabili di quei primi esperimenti furono oggetto di numerose controversie che verranno esaminate più avanti. Tuttavia, la discussione sul loro lavoro permise di effettuare un passo avanti nello studio della cognizione sociale.

La Teoria della Mente, ossia la capacità di attribuire a sé e agli altri stati mentali quali desideri, intenzioni, pensieri e credenze e di spiegare e prevedere i comportamenti sulla base di queste inferenze costituisce un'abilità cognitiva tutt'altro che triviale. Innanzi tutto, bisogna saper distinguere gli eventi causati volontariamente da un agente animato da quelli involontari o casualmente prodotti da oggetti non animati; una distinzione che non può certamente esulare dalla capacità di discriminare determinate caratteristiche proprie ad un agente ed a una sua azione finalizzata. Implica la capacità di riflettere sui propri stati mentali ma anche di saperli riconoscere nell'altro. Infine, per calarsi nella mente altrui, bisogna riuscire ad abbandonare una prospettiva egocentrica, ossia, poter mettere

momentaneamente tra parentesi i propri bisogni e conoscenze per riflettere su oggetti mentali potenzialmente divergenti dai propri. Secondo Stone e Gerrans (2006), la capacità di assumere la prospettiva altrui risulterebbe dal buon controllo delle funzioni esecutive grazie alle quali si può tenere a mente i diversi elementi dell'interazione sociale inibendo contemporaneamente la propria rappresentazione della realtà. La capacità di meta-rappresentazione utilizzerebbe le informazioni sulla direzione dello sguardo e dell'attenzione per costruire una rappresentazione dello stato di conoscenza dell'altro in base a ciò che ha visto o meno. Infine, l'operare della recursività sulle meta-rappresentazioni permetterebbe di ragionare su quello che l'altro pensa di pensare. In questo senso, è facile intuire come l'abilità dei bambini nel *leggere la mente altrui*, si sviluppi gradualmente nel corso dell'età prescolare (Jenkins e Astington, 1996).

Nel 1983, Wimmer e Perner approntarono il compito sperimentale delle False Credenze ("False Belief task"), costruito in modo da svelare nel bambino la capacità di spiegare e prevedere il comportamento degli altri in base all'attribuzione di credenze che possono anche essere false rispetto allo stato effettivo della realtà. L'attribuzione di una falsa credenza dimostra che il bambino è in grado di capire che la percezione della realtà da parte degli altri può essere diversa dalla propria e che questa può anche modulare il loro comportamento intenzionale.

Una delle versioni più note e maggiormente utilizzate del test delle False Credenze è quella di Baron-Cohen, Leslie e Frith (1985). Il test si svolge sotto forma di gioco in cui ai soggetti vengono presentate due bambole: Sally che porta un cestino e Ann che porta una scatola. Sally esce dopo aver messo una biglia nel proprio cestino poi ricoperto con un panno. Ann prende la biglia dal cestino e la nasconde nella propria scatola. Quando Sally torna, l'esaminatore chiede al bambino dove avrebbe guardato per recuperare la sua biglia. Se il bambino risponde sulla base dello stato effettivo delle cose, cioè che l'avrebbe cercata nella scatola di Ann, si può affermare che non è in grado di concepire la mente altrui come un'entità diversa dalla propria ed indipendente dai dati di realtà. Il test viene invece considerato superato se il bambino riesce ad attribuire a Sally la credenza (falsa) che la biglia sia rimasta nel suo cestino.

Nelle numerose repliche di questa prova (Leslie e Frith, 1988; Moore, Pure e Furrow, 1990; Moses e Flavell, 1990; Perner, Lekam e Wimmer, 1987) si è notato che mentre i bambini di quattro anni riescono a superare correttamente il test, la maggior parte dei bambini di tre anni non vi riesce, a prescindere dalle variazioni culturali cui i bambini sono esposti. La nozione di falsa credenza è divenuta un criterio per stabilire quando i bambini sviluppino completamente una Teoria della Mente strutturalmente simile a quella adulta.

## 4.2. I meccanismi soggiacenti allo sviluppo della Teoria della Mente: diverse teorie a confronto.

I meccanismi che portano i bambini ad identificarsi con gli altri e a poter riflettere sugli stati mentali propri ed altrui, sono oggetti di controversia tra gli studiosi dello sviluppo ontogenetico della Teoria della Mente.

Adottando la prospettiva teorica del modularismo, la ToM viene considerata come una capacità cognitiva dominio-specifica che viene supportata da un particolare modulo (Fodor, 1994; Leslie, 2000; Baron-Cohen, 1995); alternativamente, può essere considerata come lo stadio finale di un processo evolutivo nel corso del quale vengono messe alla prova diverse teorie scientifiche che vengono eventualmente abbandonate per sceglierne di nuove più efficaci (Gopnik, Meltzoff, 1997). Queste versioni della Teoria della Mente costituiscono delle varianti del *cognitivismo classico* che concepisce i processi mentali come manipolazioni di simboli informativi sulla base di regole sintattiche formali (Fodor, 1981 Pylyshyn, 1984). Il pensiero viene considerato come riducibile ad un processo computazionale, le rappresentazioni come intrinsecamente simboliche, ed il processo di attribuzione di stati mentali in termini predicativi di logica inferenziale.

Secondo l'approccio *simulazionista*, invece, la Teoria della Mente può essere considerata come risultato di processi di simulazione tali per cui possiamo metterci nei panni mentali degli altri e utilizzare la nostra mente come modello per comprendere le menti altrui (Harris, 1989; Goldman, 1992; 1993; 2000).

### 4.2.1. Teoria della Teoria: teorie modulari

Secondo questo approccio, i cambiamenti associati all'età nella comprensione della mente si spiegano con la maturazione di meccanismi responsabili di una specifica competenza (Segal, 1996), i moduli, che si attivano in determinati momenti dello sviluppo. Secondo Baron-Cohen (1994; 1995) e Leslie (1987; 1994; 2000) il bambino, grazie ad una maturazione neurologica, acquisisce una serie di meccanismi modulari dominio-specifici che elaborano le informazioni nel campo della comprensione sociale.

Leslie (1994) propone l'acquisizione differita di tre meccanismi modulari dominio-specifici: intorno a 3-4 mesi emerge un meccanismo che permette l'elaborazione (consocia) delle informazioni sensoriali: il *Theory of Body Mechanism* (ToBY); a 6-8 mesi compare il *Theory of Mind Mechanism* (ToMM1) grazie al quale vengono identificate le azioni intenzionali compiute da agenti su oggetti e che quindi risulta implicato nelle situazioni di attenzione condivisa. Intorno ai due anni compare il ToMM2, responsabile dei processi meta-rappresentazionali e dotato di un meccanismo di "sdoppiamento" in grado di generare un *contesto meta-rappresentazionale* svincolato dalle normali relazioni con la realtà e qualitativamente differente rispetto a quello della rappresentazione primaria, che consente di rappresentarsi le cose come sono realmente.

Questo meccanismo che permette al bambino di pensare contemporaneamente su due livelli rappresentazionali diversi, risulta essere alla base dell'emergenza del gioco simbolico o di finzione considerato il precursore della Teoria della Mente. La capacità di rappresentare una realtà diversa da quella percepita costituisce l'elemento comune al gioco simbolico e alla Teoria della Mente: nel giocare a "far finta", un oggetto viene impiegato

per rappresentarne uno diverso, ad esso vengono attribuite proprietà diverse da quelle effettivamente possedute e in tal modo può essere evocato anche un oggetto assente. Questo meccanismo tuttavia non costituisce ancora una Teoria della Mente matura, perché secondo Leslie, prima dei quattro anni il bambino non è in grado di attribuire un potere causale agli stati mentali, ovvero di capire che il comportamento di una determinata persona sia strettamente connesso alle sue credenze, desideri o intenzioni.

Baron-Cohen (1995) propone un'architettura modulare in cui la direzione dello sguardo è considerata la base della comprensione delle intenzioni. Il modulo della Teoria della Mente vero e proprio (ToMM) è concepito come integrazione di altri moduli evolutivamente precedenti. Entro i primi 9 mesi di vita, la direzione dello sguardo dell'altro viene rilevata dall'*Eye-Direction Detector* (EDD) mentre l'intenzionalità (scopi e desideri) dell'azione viene discriminata grazie all'*Intentionality Detector* (ID); entrambi i moduli producono rappresentazioni della relazione tra il soggetto e l'oggetto. Il meccanismo dell'attenzione condivisa (*Shared Attention Mechanism* o SAM) compare tra i 9 e i 18 mesi e consente di rappresentare le relazioni triadiche che coinvolgono contemporaneamente il sé/agente, un altro agente e un oggetto, verificando che l'attenzione del sé e dell'altro agente sia diretta verso lo stesso oggetto. I comportamenti di attenzione condivisa includono lo sguardo referenziale e gesti quali il dare, il mostrare e l'indicare col dito. L'autore descrive due diversi usi del gesto di indicare: l'indicare proto-imperativo e l'indicare proto-dichiarativo. Il primo tipo è definito come l'indicare al fine di ottenere un oggetto per mezzo di qualcuno, e non tiene conto degli stati mentali degli altri, comportando soltanto l'agire per indurre l'altro a procurare un oggetto. Il secondo tipo viene invece definito come l'indicare al fine di condividere con qualcuno commenti sulla realtà esterna; esso implica il prendere in considerazione gli stati mentali dell'altro poiché comporta l'agire per indurre l'altro a prestare attenzione o a commentare su un oggetto, piuttosto che ottenerlo, e il rappresentarsi l'altro come un essere capace di "contemplazione" piuttosto che di "azione" (Caviglia, 2005).

Per i teorici modularisti lo sviluppo di un concetto non può essere spiegato attraverso un processo deduttivo o induttivo, ma deve esistere *ab initio*. Ciò che si sviluppa nell'individuo è la capacità di utilizzarli; il modulo della Teoria della Mente pertanto vincola lo sviluppo in modo preciso, la teoria non può essere modificata dall'esperienza e l'acquisizione di una Teoria della Mente è considerata una conquista umana universale. La teoria non viene acquisita mediante un processo, ma è innata ed emerge con la maturazione (Fodor, 1983; 1992; Leslie e Roth, 1993; Leslie, 1994). Per questi autori, così come per i teorici dell'approccio *theory-theory*, il termine "teoria" ha un significato forte, in quanto considerano i concetti infantili relativi agli stati mentali come entità astratte organizzate secondo leggi causali che possono essere usate per interpretare un'ampia gamma di evidenze.

#### **4.2.2. Teoria della Teoria: il bambino come scienziato**

In contrasto con la posizione modularista, alcuni autori ritengono che la Teoria della Mente si sviluppi nel bambino similmente a una teoria scientifica, suggerendo la metafora del bambino come "piccolo scienziato", in quanto entrambi costruiscono entità di natura teorica, che servono loro per spiegare e predire eventi osservabili (Gopnik e Meltzoff, 1997; Gopnik e Wellman, 1994; Perner, 1991; Wellman e Gelman, 1997; Gopnik, 2003). Questa prospettiva si situa all'interno di una posizione generale che considera lo sviluppo cognitivo in termini di costruzione e cambiamento di una "teoria" (Carey, 1985;

Karmiloff-Smith, 1988; Keil, 1989). Secondo questa posizione teorica, la comprensione della mente richiede quindi l'acquisizione di una "Teoria della Mente". I concetti infantili degli stati mentali sono considerati principi teorici astratti e non osservabili, entità teoriche usate per spiegare e prevedere il comportamento umano e le interazioni tra persone. La teoria non è statica, ma pronta a essere falsificata dall'esperienza, sostituita con un'altra (Gopnik e Wellman, 1994), o ampliata per far fronte ai nuovi dati dell'esperienza (Perner, 1991). Da questi presupposti deriva la posizione di alcuni autori che, rifacendosi a questo approccio ipotizzano una sequenza dello sviluppo della Teoria della Mente nei bambini che comprende tre passaggi (Bartsch e Wellman, 1995): il bambino acquisisce a 2 anni una "psicologia del desiderio", che include concezioni elementari di desideri, percezioni e attenzione; a 3 anni parla di desideri e credenze, e intuisce che le credenze possono differire fra le persone e possono essere non attendibili ("psicologia del desiderio-credenza"); a 4 anni capisce che desideri e credenze determinano il comportamento umano e che il pensiero è una rappresentazione mentale ("psicologia della credenza-desiderio"). Dunque, la comprensione dei desideri precede quella delle credenze; nel costruirsi una Teoria della Mente, il bambino deve comprendere che i desideri e le credenze sono dimensioni mentali, cioè che, pur riferendosi a oggetti esterni, si differenziano da essi in quanto entità non reali e soggettive. I 4 anni di età, con il passaggio da una teoria situazionalista a una teoria rappresentazionale della mente, vengono considerati quindi lo snodo critico per la costruzione di una Teoria della Mente (Bartsch e Wellman, 1995; Marchetti, 1995). La *theory-theory* nella versione del bambino-come-scienziato può essere considerata il punto di vista che più si avvicina alla prospettiva costruttivista di Piaget (Flavell, 1999), dato il ruolo attribuito all'esperienza nello sviluppo di una Teoria della Mente.

#### **4.2.3. Il sistema Mirror, la Simulazione incarnata e l'Intelligenza motoria**

Secondo l'approccio della simulazione proposto da Paul Harris (1992), la comprensione della mente umana si fonda non su processi di concettualizzazione, ma sulla nostra esperienza diretta della vita mentale e sulla capacità di immaginare noi stessi nella prospettiva di un'altra persona, simulando la sua attività mentale. Quando si devono attribuire stati mentali ad altri, dobbiamo immaginare quale sarebbe la nostra esperienza mentale se ci trovassimo in quella particolare situazione, e poi attribuire questa esperienza agli altri. La teoria della simulazione, così come l'approccio *theory-theory* nella versione del bambino-come-scienziato, assume che l'esperienza giochi un importante ruolo nell'acquisizione di abilità sociali, e dunque della Teoria della Mente, nei bambini; anche se tuttavia non prevede una "teoria" dietro la comprensione di stati mentali, ma piuttosto una predisposizione naturale a mettersi "nei panni" degli altri. La comprensione dei nostri stati mentali, secondo il punto di vista della simulazione, precede la comprensione degli stati mentali altrui, mentre per l'approccio *theory-theory* entrambe emergono simultaneamente, come risultato della maturazione di una "teoria".

La teoria della simulazione ha trovato una solida conferma nei dati accumulati negli ultimi decenni nell'ambito delle neuroscienze. La scoperta del sistema mirror ha infatti contribuito a modificare in maniera radicale la concezione dei meccanismi alla base della comprensione delle azioni osservate, mettendo in luce l'importanza dell'esperienza motoria nella co-costruzione del rapporto con l'altro. L'osservazione di un'azione diretta ad uno scopo induce l'attivazione dello stesso circuito nervoso deputato a controllarne l'esecuzione: l'osservazione dell'azione induce quindi nell'osservatore l'automatica

simulazione della stessa azione. Anche quando l'azione osservata viene oscurata al momento della realizzazione del suo scopo, i neuroni mirror soggiacenti al processo di simulazione continuano a scaricare, completando l'informazione visiva mancante con la sua rappresentazione motoria (Umiltà e coll., 2001). Mediante la simulazione, la parte non vista dell'azione può essere ricostruita e il suo scopo inferito. Lo studio elettrofisiologico presentato nella prima parte di questa tesi (Umiltà e coll., 2008) dimostra chiaramente che il sistema motorio dei primati è organizzato nei termini di atti motori finalizzati ad uno scopo e non nei termini di semplici movimenti (Rizzolatti et al. 1988, 2000). Gli atti motori finalizzati possono essere considerati come gli elementi nucleari intorno ai quali l'azione viene prodotta, percepita e compresa.

La simulazione delle azioni e del loro scopo è anche multi-modale: la rappresentazione motoria viene attivata a prescindere dalla modalità visiva, acustica o motoria con cui si presenta l'azione (Kohler e coll.; 2002; Keysers e coll., 2003). È stato allora proposto che questo meccanismo medi una forma implicita di comprensione del comportamento altrui (Gallese e coll., 1996; Rizzolatti e coll., 1996.; Gallese e coll. 2002).

L'esistenza di uno stretto legame tra azione e percezione evidenziato dalla scoperta dei neuroni mirror trova un particolare riscontro nell'ipotesi avanzata da Meltzoff circa la presenza di un'abilità innata a stabilire equivalenze cross-modali tra esperienze sensoriali proprie e le azioni degli altri. Nei loro esperimenti ormai considerati dei classici, Meltzoff e Moore (1977; Meltzoff, 2002) hanno dimostrato che a 18 ore dalla nascita, i neonati sono in grado di imitare i movimenti della faccia e della bocca di un adulto, utilizzando parti corporee a cui non hanno diretto accesso visivo. L'imitazione del comportamento avverrebbe tramite un processo di traduzione dell'informazione visiva nei comandi motori necessari per la sua riproduzione. Inoltre, il riconoscimento della postura e dei pattern di movimenti fa sì che l'altro venga percepito come un agente intenzionale simile a sé. Questi dati mostrano come ben prima dello sviluppo del linguaggio e di altre forme sofisticate d'interazione sociale, il nostro sistema cognitivo è già in grado di elaborare le informazioni elementari del comportamento sociale costruendo una mappa multi-modale astratta che integra varie sorgenti sensoriali (Gallese, 2006).

Il processo di attivazione delle medesime strutture cerebrali durante la percezione esperita in prima persona ed osservata negli altri si ritrova in una grande varietà di esperienze: quando vengono simulate esperienze sensoriali tattili (Keysers e coll., 2004; Blackmore et al. 2005; Ebisch et al., in corso di pubblicazione), o dolorose (Singer e coll., 2004) e quando vengono esperite emozioni di tipo visceromotorio (Wicker e coll., 2003) o ancora sotto forma di espressioni facciali (Carr e coll., 2003). Questo meccanismo, che è anche stato definito "simulazione incarnata" (*Embodied simulation*: Gallese, 2001; 2003; 2004; 2005; 2006), consente all'osservatore di utilizzare le proprie risorse per penetrare il significato emotivo o sensoriale dell'esperienza dell'altro.

La "simulazione incarnata" costituisce dunque un processo di modellizzazione esperienziale inconscio ed automatico che, anche se non implica l'uso esplicito di una teoria o rappresentazione simbolica, non esclude la presenza di un meccanismo parallelo di elaborazione cognitiva esplicita di ciò che avviene al di fuori del soggetto (Gallese, 2006).

La proposta che la comprensione del comportamento altrui (per lo meno ai livelli più semplici) venga gestita da un'intelligenza basata su processi di simulazione pre-riflessivi, automatici e scolpiti dall'esperienza percettiva dell'individuo offre un'alternativa deflazionaria ai vari tentativi di spiegare i meccanismi soggiacenti allo sviluppo della cognizione sociale. La capacità di comprendere il comportamento intenzionale degli altri riposerebbe dunque su un meccanismo molto più elementare rispetto alla sofisticata capacità di attribuire all'altro degli stati mentali costruiti sotto forma di predicati seguendo una logica inferenziale. Questo meccanismo di base che sfrutta la struttura del sistema

motorio funzionalmente organizzato intorno agli scopi, permette invece di cogliere in maniera diretta e pre-riflessiva il significato dell'azione altrui, stabilendo un'equivalenza tra sé e l'altro.

### 4.3. Lo sviluppo della comprensione dell'azione finalizzata

Secondo quanto emerge dai test cognitivi classici, la presenza di una Teoria della Mente matura coincide con la piena padronanza delle capacità linguistiche. Hauser, Chomsky e Fitch (2002) propongono che la grammatica del linguaggio e le meta-rappresentazioni siano organizzate in base al medesimo principio della ricorsività cognitiva. Il termine "ricorsività" viene utilizzato per indicare la caratteristica peculiare al linguaggio umano della "infinità discreta", ovvero la capacità di generare, dato un insieme finito di elementi di base, un numero potenzialmente infinito di enunciati diversi, e di elaborare all'infinito simboli astratti. In altri termini, la ricorsività cognitiva permette di produrre un numero infinito di espressioni a partire da un numero limitato di elementi.

I recenti risultati di Onishi e Baillargeon (2005) sembrano contrastare questa prospettiva. Ideando un paradigma sperimentale di violazione delle aspettative che non richiede elaborate competenze verbali, le autrici hanno dimostrato nei bambini di 15 mesi la presenza della capacità di attribuire false credenze. I dati di Onishi e Baillargeon sembrano pertanto suggerire che l'attribuzione di false credenze possa essere spiegata sulla base di meccanismi di basso livello che si sviluppano pienamente prima dei quattro anni di età, prima, cioè, di una competenza linguistica matura, nonché prima dello sviluppo della capacità meta-rappresentazionale considerati fondamentali dai teorici del cognitivismo classico, per lo sviluppo della ToM.

Per valutare lo sviluppo percettivo del bambino nel primo periodo di vita, gli psicologi dello sviluppo hanno inventato una vasta gamma di tecniche comportamentali che si basano sulla rilevazione di risposte e reazioni naturali come l'attenzione, il ritmo cardiaco o l'intensità di suzione. Prima di ripercorrere le evidenze sperimentali che hanno dimostrato l'esistenza di una precoce analisi del comportamento finalizzato, aprirò una breve parentesi metodologica in modo da fornire una descrizione dettagliata della procedura e della logica soggiacente alle tecniche di analisi del tempo di osservazione (Looking-time methods) del bambino preverbale.

**Il metodo della Fissazione preferenziale** è stato ideato nel 1958 da Robert Fantz per determinare se i lattanti potevano distinguere diverse forme visive. Il bambino era posto sulla schiena in una specie di cabina (*camera di fissazione*) e al di sopra di lui venivano presentati due stimoli contemporanei, a destra e a sinistra di un punto centrale. Un osservatore guardava il bambino di nascosto da un foro praticato nel soffitto della cabina e registrava la quantità di tempo impiegata dal bambino nel guardare ciascuna delle figure presentate. Se il bambino guardava più a lungo una figura che l'altra, ne veniva dedotto che (1) riusciva a distinguere gli stimoli e (2) il suo atteggiamento dimostrava una preferenza percettiva per lo stimolo guardato più a lungo.

Studi successivi hanno dimostrato una generale preferenza per gli stimoli familiari (significativi dal punto di vista emotivo o sociale). Questa preferenza viene anche rilevata con la presentazione simultanea di stimoli intermodali (stimolo visivo che corrisponde al suono udito in contemporanea). In altri contesti sperimentali, le preferenze dimostrate erano più difficilmente interpretabili, i ricercatori hanno allora delineato due tipi di inferenze: (1) gli stimoli sono stati discriminati; (2) la direzione dell'attenzione preferenziale riflette la salienza dello stimolo dal punto di vista delle sue proprietà affettive,

fisiche, la sua familiarità o estraneità, la congruenza o l'incongruenza dell'informazione cross-modale (Houston-Price e Nakai, 2004). Se il bambino non dimostra alcuna preferenza tra gli stimoli presentati, non sarà tuttavia facile determinare se ciò avviene perché non riesce a discriminarli o semplicemente perché li ha trovati ugualmente interessanti. Quest'ambiguità interpretativa viene risolta dai metodi presentati di seguito.

**Il metodo dell'Abituazione (o assuefazione-recupero)** è la strategia più diffusa per misurare le capacità sensoriali e percettive del neonato e si rivela utile quando si è interessati a valutare la capacità di discriminazione e/o riconoscimento di un determinato stimolo. Questo metodo è stato in principio utilizzato nel contesto del monitoraggio della frequenza cardiaca e della frequenza e/o intensità di suzione per poi essere utilizzato nei compiti di fissazione visiva. Questo paradigma poggia sull'induzione sperimentale di un processo di attenzione selettiva, sfruttando in seguito la naturale disposizione a rispondere alle novità.

L'abituazione è un processo in cui uno stimolo ripetitivo diventa così familiare che le risposte ad esso inizialmente associate (movimenti del capo e degli occhi, mutamenti del ritmo respiratorio o cardiaco), non avvengono più. Pertanto l'abituazione è una forma semplice di apprendimento. Quando il bambino cessa di rispondere a stimoli familiari, ci sta segnalando che li riconosce come cose abituali (Tarquinio et al., 1990). Per valutare la capacità di discriminare due stimoli diversi, questa tecnica capitalizza sul naturale declino dell'attenzione seguente la presentazione ripetuta nel tempo dello stesso stimolo (fase di *abituazione*). Il bambino viene considerato *abituato* quando cessa di risponderci o comunque di prestarci attenzione. Viene allora presentato uno stimolo nuovo, contrastante rispetto a quello presentato durante la fase di abituazione. Se il bambino distingue questo stimolo dal primo, verranno registrati cambiamenti nel suo comportamento che si esprimeranno sotto forma di un recupero significativo dell'attenzione, oppure di una modifica nella frequenza respiratoria e/o cardiaca (*disabituazione*). Se il bambino non reagisce, ne verrebbe desunto che le differenze tra i due stimoli sono troppo scarse per lui.

L'interesse per la novità rappresenta un fattore importante nel governare l'attenzione infantile soprattutto a partire da 30-45 giorni dalla nascita, prima di questo periodo, l'assuefazione e la preferenza per gli stimoli resi familiari sono osservabili dopo un periodo di familiarizzazione prolungato con lo stimolo. Tramite **il metodo della Familiarizzazione** il bambino viene familiarizzato con un tipo di stimolo e poi sottoposto ad un compito di attenzione preferenziale, dove lo stimolo della familiarizzazione viene presentato insieme ad uno nuovo stimolo. Seguendo la logica del metodo dell'abituazione, se il bambino è stato sufficientemente familiarizzato con lo stimolo originale, dovrebbe presentare una preferenza per lo stimolo nuovo.

La preferenza per gli stimoli familiari e per quelli nuovi può essere accertata in funzione della durata della familiarizzazione: se questa è breve, viene rilevata la preferenza per gli stimoli familiari, se è protratta, emerge la preferenza per il fattore novità. Perciò l'attrazione esercitata da ciò che è familiare o invece da ciò che è nuovo riflette due successive fasi di elaborazione dell'informazione: i piccoli preferiscono indirizzare l'attenzione allo stimolo già presentato quando non hanno ancora assimilato un'adeguata quantità di informazione su di esso (stadio iniziale del processo elaborativo); preferirebbero invece interessarsi di uno stimolo diverso quando tale processo è in uno stadio più avanzata (Rose et al., 1982). Diversi fattori possono influenzare la rapidità con cui il bambino viene familiarizzato: l'età (i bambini più grandi elaborano l'informazione più rapidamente, consentendo il manifestarsi di una preferenza per il nuovo dopo tempi di familiarizzazione più brevi), la complessità o salienza dello stimolo presentato e la difficoltà del compito (elaborazione cross-modale, discriminazione tra stimoli molto simili...).

Vi sono particolari situazioni sperimentali in cui il mancato recupero dell'attenzione risulta chiaramente riferibile ad un fenomeno di *generalizzazione* che non esclude la capacità di discriminazione. Ad esempio, con i bambini di età superiore a tre mesi, è stata ottenuta un'assuefazione impiegando nella fase di familiarizzazione una serie di stimoli uguali in tutti gli aspetti tranne che per un attributo (orientamento o colore). Nella successiva prova critica, l'assuefazione si estendeva ad una nuova variante di quel attributo (un orientamento o colore mai presentato finora) sebbene esperimenti paralleli indicassero l'esistenza di una capacità discriminativa per l'attributo in questione.

Secondo alcuni autori (Lewis e Goldberg, 1969), il recupero dell'attenzione di fronte ad un nuovo stimolo è dovuto ad una violazione dell'aspettativa creata dagli stimoli precedentemente presentati, ossia ad una discrepanza rispetto allo schema che si è venuto sviluppando durante la fase di familiarizzazione. Renée Baillargeon (1985) ha utilizzato questo **Paradigma della violazione dell'aspettativa** per interpretare lo sguardo più lungo del bambino come segnalante un'attrazione per l'effetto novità di un evento fisicamente impossibile. In base a questi dati, l'autrice ha potuto determinare nei bambini di 5 mesi la presenza dei concetti di fisica ingenua come quelli della permanenza dell'oggetto e della solidità.

La predisposizione alle interazioni sociali viene osservata fin dalle prime settimane di vita del neonato. Già a poche ore dalla nascita, il bambino mostra una marcata preferenza per la rappresentazione schematica di una faccia umana rispetto ad altre configurazioni percettive (Fantz, 1963). Fifer e Decasper (1980) hanno mostrato che il processo di abituazione alla voce materna è già in atto nel feto, e Legerstee (1990) ha dimostrato che i bambini fino dalle prime fasi dello sviluppo riconoscerebbero le persone come esseri animati distinti dagli oggetti fisici. Inoltre, Trevarthen e collaboratori (1979) hanno dimostrato che i bambini fin dalla nascita prendono parte a *protoconversazioni* con chi si prende cura di loro. Si tratta di interazioni sociali nelle quali bambino e genitore focalizzano l'attenzione l'uno sull'altro, con contatti fisici, vocalizzazioni e sguardi che seguono una regolare alternanza di turni.

Meltzoff e Moore hanno dimostrato che poco dopo la nascita i neonati riescono già ad imitare determinate azioni come la protrusione della lingua, l'apertura della bocca e il movimento della testa (1977). A sei settimane, diventano in grado di modificare la protrusione della lingua per adeguarsi al movimento paleato dall'adulto che muove energicamente la lingua da un lato all'altro della bocca (Meltzoff e Moore, 1994); questo dato indica che l'imitazione neonatale riflette non solo la tendenza del bambino a mimare i movimenti conosciuti, riprodotti più spesso se esposti agli stimoli appropriati, ma anche la tendenza a identificarsi con entità considerate come *simili a sé* poiché agiscono come lui.

Diversi dati indicano la presenza di una precoce esperienza del sé come *agente fisico*, e.g.: come entità fisica dotata di una forza che è la fonte dell'azione e come agente le cui azioni producono cambiamenti nell'ambiente circostante (Leslie, 1994). Nel rivolgere il proprio comportamento verso il mondo esterno, il bambino percepisce i suoi scopi comportamentali, e i risultati delle sue azioni come entità esterne che possono assecondare o meno le sue attività dirette ad un obiettivo (Il *Sé ecologico*, Neisser, 1988; 1995; Russel, 1997). I bambini possono così scoprire ciò che possono o non possono fare in certe situazioni, quando, ad esempio, evitano di prendere un oggetto troppo lontano o che richiede un aggiustamento posturale che li esporrebbe ad una condizione di equilibrio precario (Rochat e Barry, 1998). Butterworth e collaboratori (Butterworth e Cicchetti, 1978; Butterworth e Hicks, 1977) hanno evidenziato che i bambini di due mesi possono usare il feedback visivo per controllare la propria postura, mostrando dei movimenti compensatori del capo quando, posti in una stanza mobile, percepiscono una instabilità a livello del canale visivo. I bambini inoltre modificano la posizione del capo o chiudono gli

occhi quando percepiscono che un oggetto si avvicina in rotta di collisione con loro (Dunkeld, Bower, 1980; Petterson, Yonas, Fisch, 1980). La ricostruzione tri-dimensionale delle immagini ecografiche, ha recentemente permesso a Zoia e collaboratori (2007) di misurare la cinematica dei movimenti manuali dei feti alla ventiduesima settimana di gestazione. Gli autori hanno scoperto che i parametri cinematici spazio-temporali dei movimenti erano tutt'altro che casuali ma dipendevano piuttosto dai vari scopi ai quali le azioni del feto sembravano dirette (ad esempio, il portare il pollice alla bocca). Questi dati dimostrano dunque una capacità sorprendentemente precoce di pianificazione motoria.

Entro i primi nove mesi è possibile individuare nel bambino una precoce comprensione del sé come *agente sociale*: fin dalla nascita, i bambini sono coinvolti in relazioni interpersonali e in questi scambi, gli effetti delle azioni del bambino risulterebbero nelle reazioni comportamentali e risposte emotive indotte nei genitori (Meltzoff e Moore, 1977; Trevarthen, 1979; Stern, 1985). Secondo Neisser (1988), la rappresentazione del sé come agente sociale comprenderebbe pertanto la rappresentazione degli effetti causali che possono essere prodotti dalle manifestazioni comunicative specie-specifiche.

Diverse correnti teoriche concordano nel considerare la capacità di interpretare un'azione come finalizzata ad uno scopo come uno dei principali precursori della Teoria della Mente. Questa capacità sottintende sia l'abilità di differenziare gli scopi dai mezzi che li producono, che quella di modificare un'azione in modo adeguato a una nuova situazione, e di scegliere i mezzi che producono gli scopi nel modo più efficiente tra le opzioni disponibili.

Piaget (1952) ha collocato la prima comparsa di coordinamento tra mezzi e fini tra i sette e i nove mesi di età. Prima di questa età, i bambini non si dimostrano in grado di variare le proprie azioni per adattarle alle diverse situazioni ma si limitano a ripetere gli schemi d'azione che fin'ora hanno avuto successo, per riprodurre i loro effetti salienti. Ad esempio, quando viene posto un ostacolo tra loro e un oggetto desiderato, i bambini di 4-6 mesi interrompono la loro azione oppure iniziano a interessarsi all'ostacolo stesso, dimenticandosi di ciò che aveva costituito lo scopo iniziale della loro azione. Il bambino di otto mesi, invece, procede deliberatamente a rimuovere l'ostacolo al fine di raggiungere ed afferrare l'oggetto desiderato (Piaget, 1936; Willatts, 1999). Secondo Piaget, quindi, a 8 mesi i bambini diventano capaci di coordinare mezzi e fini per produrre azioni dirette ad uno scopo.

Woodward (1998) ha tuttavia dimostrato che già a partire dai sei mesi, i bambini sono in grado di distinguere i mezzi e gli scopi di un'azione altrui, ma che questa capacità si presenta solo quando l'azione è eseguita da un agente umano piuttosto che da un agente meccanico. La presenza di un sistema di corrispondenza tra l'esecuzione e la percezione dell'azione nei bambini di 6 mesi è stata recentemente verificata da uno studio misurante la risposta emodinamica delle aree cerebrali tramite il metodo della spettroscopia ad infrarosso (Near-infrared spectroscopy, *NIRS*; Shimada and Iraki, 2006). Gli autori hanno infatti dimostrato l'attivazione di quelle aree sensori-motorie ritenute parte del circuito mirror durante l'osservazione di azioni eseguite dal vivo ma anche presentate in video.

Sommerville e Woodward (2005) hanno evidenziato nei bambini di 12 mesi, la comparsa della capacità a rappresentarsi l'azione complessa di un terzo come strutturalmente organizzata in base ad uno scopo distale. L'esperienza ha rivelato che questa abilità poteva anche essere presente nei bambini più giovani (10 mesi) che erano in grado di eseguire azioni con un simile livello di complessità. Il precoce ed intrinseco legame esistente tra la capacità di attribuire uno scopo ad una determinata azione e la capacità di eseguire quell'azione, è stato ulteriormente confermato da Sommerville e collaboratrici (2005). Le autrici hanno dimostrato quanto l'esperienza motoria risulti

fondamentale nel plasmare la comprensione delle azioni finalizzate. I bambini di 3 mesi che avevano potuto giocare con un guanto rivestito con una banda velcro, riuscivano successivamente a discriminare lo scopo di afferrare un oggetto mediante quel guanto. I bambini che erano invece stati familiarizzati soltanto visivamente con il guanto, non erano poi in grado di riconoscere a che scopo era diretta l'azione osservata. Sulla stessa linea teorica, Falck-Ytter e collaboratori (2006) hanno evidenziato come l'evoluzione della comprensione dell'azione sia strettamente correlata alla produzione motoria dell'individuo. Utilizzando un metodo per la registrazione dei movimenti oculari del soggetto (eye-tracking device, Tobii x50), gli autori hanno dimostrato che i bambini di sei mesi presentavano una capacità diversa rispetto ai bambini di dodici mesi e agli adulti, di prevedere lo scopo delle azioni altrui. La comprensione dello scopo di un'azione si verifica dall'esecuzione di movimenti oculari anticipatori verso l'area in cui lo scopo viene realizzato (in questo caso, lo spostamento di un oggetto da un recipiente ad un altro) ancora prima dell'arrivo dell'oggetto in essa. Questi movimenti oculari anticipatori erano presenti soltanto negli adulti e nei bambini di 12 mesi. Poiché questo comportamento non si manifestava nei bambini di sei mesi, i ricercatori hanno proposto che la possibilità di anticipare gli scopi delle azioni altrui si manifestasse a partire dal momento in cui i bambini riescono a compiere loro stessi quelle azioni (il controllo delle azioni osservate in quello studio comparirebbe attorno ai 7-9 mesi di vita). Gli autori hanno inoltre osservato che gli sguardi anticipatori erano assenti nei bambini di 12 mesi e significativamente ridotti negli adulti quando il movimento osservato era eseguito da un agente inanimato.

Meltzoff (1995) ha dimostrato come i bambini di 18 mesi sono in grado di inferire e riprodurre azioni dirette ad uno scopo che un modello adulto non riesce a portare a termine. Questa abilità tuttavia sparisce quando il modello osservato non è umano ma consiste in bracci meccanici. Carpenter e collaboratori (1998) hanno osservato nei bambini di 14 mesi la capacità di discriminare le azioni volontarie da quelle che portavano accidentalmente allo stesso risultato. In un recente esperimento, Carpenter, Call e Tomasello (2005) hanno inoltre dimostrato che a seconda del contesto in cui si svolge l'azione osservata, i bambini di 12 mesi tendono ad imitare il mezzo utilizzato dall'agente oppure a riprodurre scrupolosamente il suo scopo. Gli esperimenti di Meltzoff e Carpenter e collaboratori svelano, nei bambini, la capacità di far momentaneamente astrazione del comportamento di superficie per risalire alle intenzioni che lo causano. Decety e Meltzoff (2002) propongono che la capacità di attribuire uno scopo alle azioni altrui e quindi di prevedere un comportamento imminente, avvenga in base alla proiezione della propria esperienza sull'altro e che il lento sviluppo di questa capacità segua lo sviluppo graduale delle capacità motorie del bambino.

Queste evidenze empiriche, che sembrano fortemente corroborare l'ipotesi della *Simulazione incarnata* (o dell'*Intelligenza motoria*), vengono parzialmente contraddette da altre evidenze interpretate come a favore di teorie che considerano il bambino come dotato di sistemi innati, dominio-specifici e /o modulari, che permettono l'identificazioni degli agenti e del fine della loro azione grazie ad una particolare sensibilità per determinate caratteristiche del comportamento (Premack, 1990; Leslie, 1994, 1995; Baron-Cohen, 1994; Johnson, Slaughter & Carey, 1998; Csibra & Gergely, 1998; Gergely & Csibra, 2003). Secondo questo approccio, la capacità di attribuire uno scopo sarebbe indipendente sia dalla natura (animata o meno) dell'agente che dalla precedente esperienza del bambino. I bambini sarebbero così in grado di attribuire uno scopo ad un'ampia gamma di entità, inclusi gli agenti inanimati e non familiari. Ad esempio, autori come Premack (1990) e Baron-Cohen (1994) propongono che i bambini interpretano come intenzionale e finalizzata qualsiasi azione eseguita da un agente dotato da "energia interna e rinnovabile" (*Self-propelledness*). Leslie (1994; 1995) suggerisce invece che la decisione di attribuire

un'intenzionalità all'azione osservata avvenga sulla base della percezione e l'elaborazione di diverse caratteristiche contemporaneamente presenti: il meccanismo di primo livello, *Theory of body mechanism (ToBY)*, categorizza gli oggetti che si muovono grazie ad un'energia interna, come agenti fisici o meccanici. Il meccanismo di secondo livello, *TMMI*, che elabora le situazioni distanti in tempo e spazio, riceve informazioni dal *ToBY* ed elabora una rappresentazione del comportamento dell'agente in relazione ad oggetti spazialmente distanti così come i potenziali stati di realtà. A questo livello di elaborazione, il risultato dell'azione costituisce ciò che viene valutato teleologicamente come "lo scopo al quale l'azione era diretta".

Adottando una linea teorica simile, Csibra e Gergely (1998) propongono che il bambino sia equipaggiato con un sistema inferenziale e normativo (prospettiva teleologica o *Teleological Stance*) che genera rappresentazioni non-mentalistiche dell'azione finalizzata. Questo sistema rappresenta e mette in relazione esplicativa tre elementi concreti ed osservabili dell'azione: il comportamento osservato (l'azione), uno stato di realtà potenziale (lo scopo) e gli aspetti rilevanti della realtà (elementi fisici che ostacolano l'azione).

La combinazione di questi tre elementi forma una rappresentazione teleologica se, e solo se, il principio di razionalità (o di massima efficacia) risulta soddisfatto. Questo principio di razionalità asserisce che un'azione può essere spiegata in base al suo scopo se questa risulta essere il mezzo più diretto per realizzare l'obiettivo date le caratteristiche del contesto. In altre parole, l'effetto prodotto dall'azione viene considerato come il suo scopo se giustifica l'esecuzione di quella determinata azione in quel determinato contesto (Csibra e Gergely, 2007). A differenza delle spiegazioni causali, le spiegazioni teleologiche non tengono conto di una qualche condizione precedente che rende l'azione necessaria ma si concentrano invece sull'esito dell'azione. Il riferimento al risultato è accettato come spiegazione teleologica (ossia, come la *ragione*) del comportamento in quanto lo giustifica, ovvero, quando, dati i limiti di realtà, il comportamento può essere giudicato come un modo sensato per produrre lo stato desiderato.

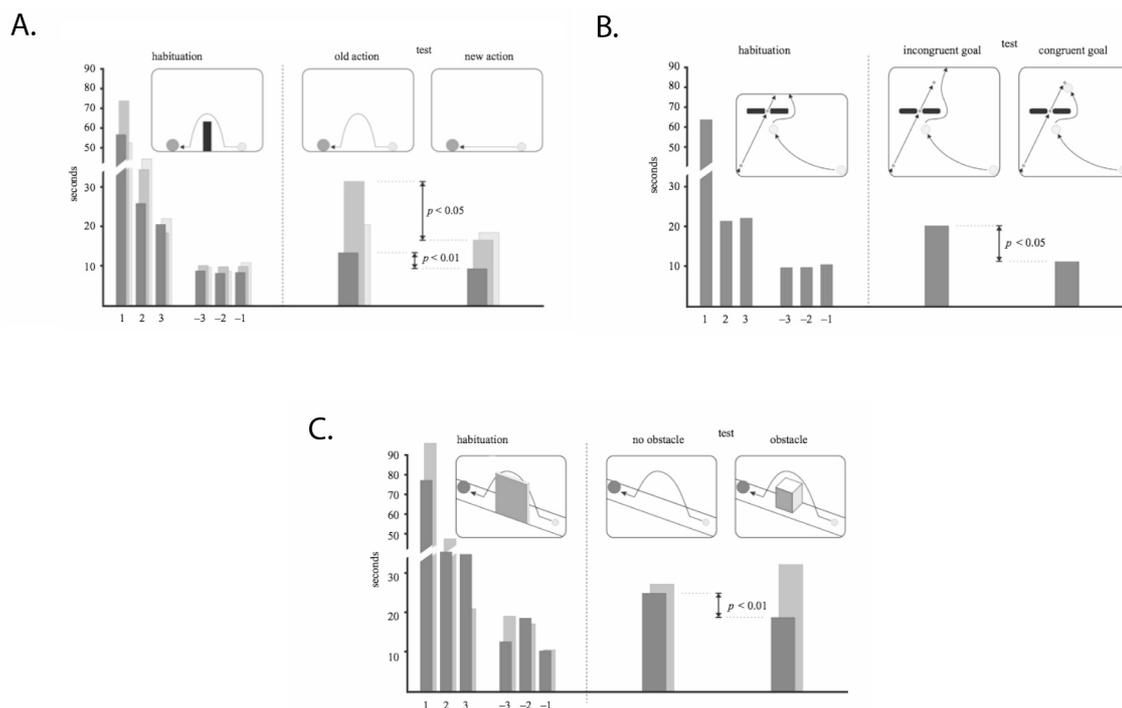
Secondo Csibra e collaboratori (2003), le caratteristiche fondamentali che l'azione deve presentare al fine di essere rappresentata come diretta ad uno scopo sono: il fatto che l'agente impieghi mezzi diversi per realizzare uno stesso scopo (*capacità di variazione equifinale*) e il fatto che l'azione porti ad un cambiamento osservabile nello stato di realtà. Gli autori hanno quindi realizzato una serie di esperimenti utilizzando il metodo dell'*abituazione visiva* al fine di dimostrare empiricamente come l'interpretazione dell'azione finalizzata avvenga in base all'elaborazione di alcuni aspetti astratti del comportamento (Gergely e coll., 1995; Csibra e coll. 1999; 2003). Nell'esperimento del 1995 diventato un classico, Gergely e collaboratori hanno evidenziato la presenza di una prospettiva teleologica nei bambini di 9 e 12 mesi. In un primo esperimento, i bambini erano abituati alla visione dell'azione ripetuta di due figure geometriche presentate sullo schermo di un computer. L'evento di abituazione consisteva dunque nella visione ripetuta di un cerchio piccolo che avvicina un cerchio più grande, saltando sopra l'ostacolo che li separa. Gli adulti interrogati interpretano tipicamente questo comportamento come un'azione finalizzata. Successivamente al periodo di abituazione, vengono presentate due versioni di quel evento in cui l'ostacolo è stato rimosso. In una versione, l'azione eseguita seguiva una traiettoria rettilinea, nuova rispetto a quella dell'abituazione, ma sicuramente la più diretta date le modifiche del contesto. Nell'altra versione, il cerchietto compiva un salto simile a quello visto durante l'abituazione, ma che in questo contesto non era più giustificato dalla presenza di un ostacolo. Il fatto che i bambini non abbiano presentato un recupero dell'attenzione durante la visione della traiettoria rettilinea bensì durante quella curvilinea, dimostra che i bambini di 9 e 12 mesi non hanno analizzato il comportamento

sulla base delle sue caratteristiche superficiali (forma della traiettoria) ma in base ad un “Principio di massima efficacia” (vedi Figura 13A).

Csibra e collaboratori (2003) hanno dimostrato che i bambini di 12 mesi possono inferire ognuno dei tre elementi rappresentazionali appena citati, a partire dall’informazione percettiva riguardante gli altri due (vedi anche: Gergely e Csibra, 1998; 2000; Csibra e coll., 1999). Ad esempio, il bambino può inferire verso quale potenziale scopo l’azione è diretta, determinando quale tipo di risultato potrebbe produrre quella azione date le particolari caratteristiche del contesto(vedi Figura 13B).. Oppure, se lo scopo e l’azione sono osservabili, il “Principio della massima efficacia” guida le inferenze circa che tipo di ostacolo potrebbe giustificare la scelta di quella azione in quella determinata situazione. (vedi Figura 13C).

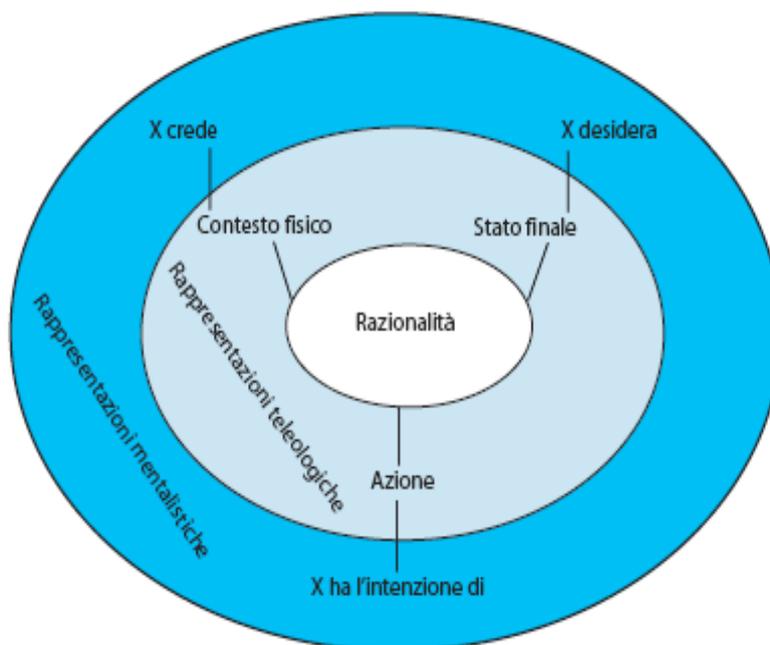
Secondo i ricercatori, il principio dell’azione razionale, che costituisce la componente centrale della comprensione teleologica del comportamento altrui, e ne guida le inferenze, è identico al principio di razionalità che rende possibile inferire gli stati mentali nella più matura prospettiva mentalistica di interpretazione del comportamento (vedi Figura 14). Tale principio, che metterebbe in questo caso in relazione stati mentali quali desideri, intenzioni e credenze, consentirebbe di inferire ognuno dei tre stati mentali a partire dall’informazione riguardante gli altri due (Gergely, Csibra, 2003).

Gergely e Csibra dissociano tuttavia il momento di comparsa dell’abilità di interpretazione teleologica da quello della comprensione degli stati mentali intenzionali causali. Gli autori assumono la posizione di “indipendenza della teleologia” (Gergely e Csibra, 2000), secondo la quale la prospettiva teleologica sarebbe un adattamento biologico che si è evoluto indipendentemente dalla Teoria della Mente per interpretare e rappresentare a livello spaziale i comportamenti razionali diretti ad uno scopo. Quando il bambino diventa in grado di rappresentarsi stati mentali intenzionali (come traspare nei giochi di finzione o nella comprensione/attribuzione delle False Credenze), il dominio di applicazione del “Principio di razionalità” (che era ristretto agli stati di realtà attuali e futuri nella sola prospettiva teleologica) viene arricchito dalle rappresentazioni di stati di finzione e/o controfattuali e struttura una teoria dell’azione qualitativamente differente da quella teleologica poiché mentalistica (vedi Figura 14).



**Figura 13: (A) Stimolo computerizzato di abitudine e le sue due versioni-test nell'esperimento di Gergely et al. (1995).** Durante la fase di abitudine, diversi gruppi di bambini osservano un'animazione computerizzata dove l'azione compiuta dall'oggetto può essere considerata come finalizzata in quanto la relazione tra i tre elementi dell'azione (il comportamento, le sue conseguenze osservabili ed il contesto fisico) soddisfa il criterio di appropriatezza (*well-formedness*) definito dal *Principio di massima efficacia* come: "raggiungere il proprio obiettivo tramite il comportamento più diretto possibile date le caratteristiche del contesto". In questo caso, il saltare sopra l'ostacolo costituisce l'azione più efficace per realizzare quello stato finale in quel determinato contesto. La successiva presentazione di un'azione che trasgredisce il *Principio di massima efficacia*, ravviva l'attenzione dei bambini di 9 e 12 mesi (ma non nei bambini di età inferiore) in quanto le loro aspettative di appropriatezza dell'azione sono state violate.

**(B) Stimolo computerizzato di abitudine e le sue due versioni-test nell'esperimento di Csibra et al. (2003): inferenza dello scopo dell'azione.** Durante la fase di abitudine, l'animazione mostra una palla grande che dà la caccia ad una piccola. La piccola scappa via passando attraverso la fessura di un muro che è troppo piccola per far passare l'altra palla. La palla grande compie allora una deviazione per poi continuare a seguire le tracce dell'altra. Poiché entrambe le palle escono di scena prima che l'intuibile scopo della palla grande venga compiuto (raggiungere quella piccola), lo stato finale dell'azione può solo essere inferito dalla valutazione del suo comportamento. I bambini vengono successivamente confrontati con due possibili esiti della scena di abitudine. A 12 mesi, i bambini guardano con maggior intensità il finale incongruente rispetto all'aspettativa di ri-congiungimento delle due palle. **(C). Stimolo computerizzato di abitudine e le sue due versioni-test nell'esperimento di Csibra et al. (2003): inferenza dei limiti fisici del contesto.** Durante la fase di abitudine, l'animazione tridimensionale rappresenta un evento simile a quello presentato da Gergely et al., (1995), dove la palla compie un salto per raggiungerne un'altra. In questo caso tuttavia, la porzione di spazio nella quale il salto viene effettuato è nascosta da un pannello. Nelle versioni successive, il pannello viene rimosso e i bambini vengono confrontati con due tipi di contesti. I bambini di 12 mesi, avendo verosimilmente inferito la presenza di un ostacolo dietro al pannello, guardano con maggior intensità la scena in cui lo spazio privo di barriere fisiche non può giustificare la traiettoria parabolica effettuata dalla palla per raggiungere la sua posizione finale. In grigio chiaro, viene rappresentato il tempo di sguardo medio dei bambini di 6 mesi, in grigio medio, il tempo di sguardo medio dei bambini di 9 mesi, in grigio scuro, quello dei bambini di 12 mesi. *Figure tratte da: Csibra et al. (2003).*



**Figura 14: Rappresentazioni teleologiche e mentalistiche dell'azione.** Le rappresentazioni teleologiche mettono in relazione tre aspetti concreti della realtà con il principio di massima efficacia che guida sia le spiegazioni che le inferenze circa le azioni osservate. Lo stesso principio di massima efficacia viene applicato alle rappresentazioni mentalistiche dell'azione, le quali comportano l'attribuzione di tre tipi di stati mentali all'agente. I contenuti di questi stati mentali corrispondono agli elementi delle rappresentazioni teleologiche. Esistono tuttavia delle differenze tra questi due tipi di sistemi interpretativi dell'azione (1) la direzione della spiegazione: dalla causa all'effetto (mentalistiche) e dall'effetto alla causa (teleologiche); (2) lo statuto ontologico degli elementi: finzione (mentali) versus reali (teleologiche).

*Figura adattata da Gergely & Csibra, 2003.*

#### 4.4. La cognizione sociale dei primati non umani

Al pari degli esseri umani, anche i primati non umani vivono in gruppi sociali estremamente coesi. La sopravvivenza dell'individuo all'interno di un gruppo sociale sembra strettamente correlata allo sviluppo di una sensibilità acuta verso informazioni sociali quasi impercettibili (Humphrey, 1976). I primati non umani sono infatti in grado di discriminare gli altri membri sulla base di informazioni visive (Humphrey, 1974; Dasser, 1988) o acustiche (Snowdon, 1986). Diversi studi etologici hanno dimostrato che possiedono un certo livello di intelligenza sociale in quanto riconoscono individualmente ciascun membro del proprio gruppo sociale; sono capaci di stabilire rapporti diretti con gli altri individui sulla base di fattori come la parentela, l'amicizia, la gerarchia di dominanza; possono prevedere il comportamento degli altri individui in relazione a stati emozionali o alla direzione della locomozione; riescono a formare coi conspecifici alleanze e coalizioni sociali, cooperando in compiti di soluzione di problemi e utilizzano strategie sociali e comunicative con i compagni di gruppo in situazioni di competizione per le risorse.

I primati dimostrano inoltre una buona comprensione delle relazioni sociali nelle quali non sono direttamente coinvolti: ad esempio, comprendono le relazioni di dominanza e di parentela che individui terzi hanno l'uno con l'altro (Tomasello e Call, 1997). I primati scelgono accuratamente i compagni con cui allearsi, preferendo, per esempio, un individuo dominante rispetto al loro potenziale avversario (comportamento che dimostra la comprensione della gerarchia di dominanza tra terzi). Inoltre, se vengono attaccati, cercano di vendicarsi non solo sull'assalitore, ma anche, in talune circostanze, sui suoi parenti (comprensione delle relazioni di parentela fra terzi). Secondo Tomasello (2005), la capacità di comprendere e gestire le categorie relazionali, costituisce un potenziale precursore evolutivo della capacità di comprendere le relazioni intenzionali che gli esseri umani hanno con il mondo esterno.

Dopo gli studi pionieristici di Köhler (1927) sull'intelligenza intuitiva (*Insight*) dei primati antropomorfi, Premack e Woodruff (1978) hanno tentato di studiare negli scimpanzè, la capacità di comprendere le azioni finalizzate di un essere umano. Nel loro esperimento, Sara, una femmina di scimpanzè, visionava dei filmati di persone impegnate a risolvere un problema e doveva selezionare tra varie fotografie quella che ne rappresentava la soluzione. Poiché la scimmia tendeva ad indicare la fotografia corretta, gli autori hanno proposto che i primati non umani fossero dotati della capacità di comprendere lo scopo delle azioni altrui e quindi di una forma elementare (o rudimentale) di Teoria della Mente. Nello stesso anno, Savage-Rumbaugh e colleghi (1978) hanno tuttavia rivelato che gli scimpanzè dimostravano un'abilità simile nei compiti di associazione di oggetti semplici (ad esempio, una chiave da associare ad una serratura). E' stato allora sollevato il dubbio che ciò che questi compiti rilevavano fosse in realtà un'abilità cognitiva molto più semplice della capacità di comprendere gli scopi o le intenzioni. Dati il fallimento nei compiti di Teoria della Mente (Woodruff e Premack, 1979; Povinelli e coll., 1990; 1994; Heyes, 1993; Call & Tomasello, 1999) e l'ambiguità dei risultati ottenuti negli esperimenti che tentarono successivamente di dimostrare l'esistenza della capacità di discriminare la natura volontaria o accidentale di un comportamento (Call e Tomasello, 1998; Povinelli e coll., 1998), la capacità dei primati non umani di attribuire stati mentali agli altri è stata fortemente rimessa in causa nell'ultimo decennio.

Call e Tomasello (1999) hanno proposto che anche se i primati non umani posseggono molte abilità cognitive relative ad eventi ed oggetti fisici, tra cui una comprensione delle categorie relazionali e delle relazioni antecedente-consequente che

strutturano le sequenze di eventi, non sembrano tuttavia collegarne la causa agli stati mentali, intesi come forze mediatrici che spiegano il *perché* di questa particolare sequenza di eventi.

E' stato enfatizzato, quindi, che ciò che maggiormente differenzia la cognizione sociale degli esseri umani da quella dei primati non umani sia la capacità di comprendere le forze causali ed intenzionali soggiacenti agli eventi e non facilmente osservabili. Mentre gli uomini possono inferire gli stati mentali soggiacenti al comportamento presente e futuro dell'altro (Povinelli & Eddy, 1996; Tomasello & Call, 1997), le capacità cognitive sociali dei primati si basano invece sull'estrazione di regole procedurali dalle regolarità situazionali osservabili (Köhler, 1927; Visalberghi & Tomasello 1998; Povinelli 2000). Le scimmie imparerebbero dunque a comprendere e prevedere un'azione imminente grazie all'associazione di una certa sequenza antecedente-consequente di comportamento ad una situazione ricorrente in un determinato contesto. Secondo Povinelli (2001), anche se la capacità di discriminare ed elaborare le regolarità statistiche del comportamento altrui risulta essere comune ai primati umani e non, questa abilità non precede e tanto meno facilita lo sviluppo dell'abilità riscontrabile unicamente negli umani di concepire e ragionare sull'esistenza degli stati mentali.

I dati ottenuti da una serie di recenti studi condotti in paradigmi sperimentali che rispettavano maggiormente l'ecologia sociale dei primati (come le situazioni di competizioni per le risorse), ha tuttavia portato diversi autori a rivedere la loro posizione teorica (Tomasello e coll., 2005). Gli studi svolti sugli scimpanzè hanno dimostrato come quando vengono messi in condizione di competizione, essi siano in grado di regolare il loro comportamento in base a quello che l'altro vede o meno (Hare et al., 2001) e distinguono un comportamento intenzionale da uno involontario (Call and Tomasello, 1998). Anche tra le scimmie non-antropomorfe è stata evidenziata la presenza di alcuni dei cosiddetti "precursori" della ToM. Ad esempio, nei macachi è stata più volte osservata la naturale tendenza a percepire e seguire lo sguardo dei conspecifici (Emery, 2000) e non (Ferrari, 2002), anche se si pensava che questa capacità non si fosse poi tradotta nell'abilità di assumere la prospettiva visiva dell'altro. Se ne riteneva prova l'esito dell'esperimento di Anderson e collaboratori (1996), dove i macachi fallivano sistematicamente nell'utilizzare la direzione della testa e degli occhi dell'altro come segnali per trovare il cibo nascosto. Questa credenza è stata recentemente smentita dallo studio di Flombaum & Santos (2005) che ha dimostrato come, in un contesto competitivo, i macachi sono perfettamente in grado di utilizzare le informazioni su ciò che un rivale può vedere o meno, per appropriarsi di un pezzo di cibo conteso. Allo stesso modo, i macachi rhesus sono in grado di attuare strategie comportamentali per accaparrarsi del cibo in maniera silenziosa quando *pensano* che un rivale potrebbe sentirli (Santos et al., 2006). Una serie di recenti studi ha anche dimostrato l'esistenza nei macachi di una discreta capacità analitica delle azioni finalizzate, evidenziata in particolare dalla loro competenza nei compiti di imitazione cognitiva. In un compito di apprendimento per osservazione (Subiaul et al., 2004), i macachi dovevano imparare da uno dimostratore a toccare, seguendo una determinata sequenza, una serie di immagini esposte su uno schermo. I risultati hanno dimostrato che le scimmie non imparavano le nuove sequenze tramite una semplice imitazione motoria ma piuttosto grazie alla discriminazione e all'imitazione delle regole cognitive che guidavano il comportamento motorio del dimostratore. Paukner e collaboratori (2005) hanno anche dimostrato che i macachi sono in grado di riconoscere quando le loro azioni vengono imitate da uno sperimentatore.

Questi dati consentono di ipotizzare che la comprensione delle percezioni altrui può fondarsi su abilità cognitive che non dipendono necessariamente da una mediazione meta-rappresentazionale, creata ascrivendo agli altri atteggiamenti preposizionali. E' possibile

allora che in tutti tipi di primati (umani e non) esista una forma di consapevolezza, di comprensione del significato delle azioni altrui, che poggia su meccanismi automatici, pre-riflessivi e non dichiarativi che permettono di discriminare la struttura finalizzata dell'azione osservata, oltre alla lettura degli aspetti cinematici del comportamento. Una tale ipotesi, scuote le fondamenta della concezione tradizionale della cognizione sociale, fortemente orientata verso un modello di intelligenza sociale che si concentra solamente su rappresentazioni mentali interne (Barrett e Henzi, 2005; 2007). Capacità cognitive apparentemente dissimili, come quella di leggere il comportamento o quella di leggere la mente, potrebbero invece reggersi su meccanismi funzionali simili che, nel corso dell'evoluzione hanno acquisito un maggior livello di complessità per adattarsi ai cambiamenti sociali ed ambientali (Gallese & Umiltà, 2006; Barrett e Henzi, 2007; Lyons et al., 2006; Lyons e Santos, 2007).

## 5. ESPERIMENTO COMPORTAMENTALE:

### LA COGNIZIONE MOTORIA O COME L'ESPERIENZA PLASMA LA COMPRESIONE DELL'AZIONE FINALIZZATA

#### 5.1. Introduzione

La sopravvivenza all'interno di un gruppo sociale sembra dipendere dalla fondamentale capacità di comprendere e di prevedere il comportamento finalizzato degli altri. Da molti anni, gli studiosi della cognizione animale e dell'età evolutiva discutono su come e quando questa capacità emerga nel corso dello sviluppo nella speranza di poter integrare il discorso ontogenetico lungo l'evoluzione filogenetica. Esiste però una differenza fondamentale tra la cognizione sociale dei primati non umani e quella degli esseri umani: mentre i primi vengono considerati dei "behaviour readers", interpreti degli aspetti concreti, fisici ed osservabili del comportamento, soltanto negli ultimi sembra svilupparsi la capacità di andare oltre l'aspetto superficiale del comportamento per interpretarlo come conseguenza degli stati mentali (intenzioni, credenze e desideri) dell'agente (Premack & Woodruff, 1978). Ma la comprensione dell'azione intenzionale è veramente vincolata al possesso della capacità meta-cognitiva di rappresentarsi gli stati mentali altrui?

Gergely (1995) ha dimostrato che l'attribuzione di significato alle azioni può anche prescindere dalla capacità di "mentalizzazione". Già all'età di 9 mesi, quindi ben prima dell'acquisizione di una Teoria della Mente, i bambini si sono dimostrati in grado di costruire una rappresentazione delle azioni in relazione all'analisi di tre aspetti della realtà osservabile: l'azione, il suo scopo e gli ostacoli del contesto. Questa prospettiva teleologica (Teleological stance) articolandosi intorno al principio della massima efficacia, assume che le azioni siano dirette ad un determinato scopo e che l'agente "razionale", avendo valutato gli ostacoli presenti nel contesto, utilizzerà il mezzo più efficace possibile per raggiungere il suo obiettivo.

Partendo dal presupposto, ampiamente supportato dai dati neurofisiologici (Gallese et al., 1996; Gallese et al., 2002), che i macachi siano in grado di estrarre lo scopo di un'azione finalizzata, ci siamo proposti di verificare se, come i bambini di 9-12 mesi (Gergely & Csibra, 2003) e gli scimpanzè (Uller, 2004), anche specie meno evolute di primati non umani (*Macaca nemestrina*, *Macaca mulatta* e *Macaca fascicularis*) sono in grado di valutare l'idoneità di un'azione finalizzata rispetto al contesto in cui si svolge (**Esperimento 1**). Negli esperimenti seguenti, ci siamo proposti di verificare se la sensibilità all'adeguatezza del mezzo rispetto al contesto in cui si svolge l'azione viene modulata dall'assenza di uno scopo osservabile (**Esperimento 2**); se questa sensibilità prescinde dall'esperienza percettiva e/o motoria dell'animale e quindi se viene estesa ad azioni biologiche che i macachi non sanno fare (**Esperimento 3**), e se come nei bambini e negli scimpanzè, essa si applica anche alle azioni finalizzate di agenti non-biologici come le forme geometriche 3D (**Esperimento 4**)

Dal punto di vista metodologico, questo studio segue la linea adottata dagli altri studi comparativi che sono basati sul paradigma della Violazione delle Aspettative (Hauser e coll., 1996; Uller, 2004; Krist e coll., 2003). Questa tecnica originariamente ideata per studiare aspetti cognitivi dei bambini pre-verbali, fa leva sulla modulazione delle risorse

attentive dei soggetti. Seguendo questo metodo, il soggetto viene prima sottoposto ad una sessione di familiarizzazione con lo stimolo, durante la quale lo stesso stimolo viene esposto al soggetto per un numero prestabilito di volte in modo da assicurarsi che sia stato visto almeno una volta. In seguito, due varianti dello stimolo di familiarizzazione vengono presentate. La manipolazione di alcuni parametri dello stimolo permette di stimare la loro importanza nella comprensione di quest'ultimo. Viene poi confrontato il tempo di osservazione di ciascuna delle due varianti per verificare la presenza o meno di differenze significative. L'esplorazione prolungata di una variante rispetto all'altra verrà interpretata come indicante l'elaborazione di un'incongruenza tra questo stimolo e lo schema interpretativo che si è formato durante il periodo di familiarizzazione. Laddove entrambe le varianti risultano esplorate per un periodo di tempo simile, verrà ipotizzato che non sono stati rilevati elementi che violassero le previsioni di congruenza rispetto allo schema del soggetto.

Nello studiare le capacità cognitive dei primati non umani dotati di un'attenzione estremamente labile, il metodo di familiarizzazione è ritenuto più adeguato rispetto a quello di abitudine-disabitudine in quanto permette di accorciare i tempi di presentazione dello stimolo, ottimizzando la quantità di attenzione ancora a disposizione. I tempi di sguardo così come i movimenti oculari della scimmia sono stati accuratamente registrati con un sistema di eye-tracking (Tobii x50) mentre i parametri cinematici dei movimenti dell'agente sono stati controllati tramite una successiva analisi dei filmati delle sessioni sperimentali.

## 5.2. Materiali e Metodi

### 5.2.1. Soggetti sperimentali

I soggetti consistevano in diverse specie di macachi: *Macaca nemestrina*, *Macaca Mulatta* e *Macaca fascicularis*. Tre erano femmine e cinque erano maschi, con un età media di 7,33 anni (SD=0,40). Tutti i macachi erano abituati ad interagire con gli sperimentatori stando tranquillamente seduti su una sedia per primati prevedente la restrizione dei movimenti della testa.

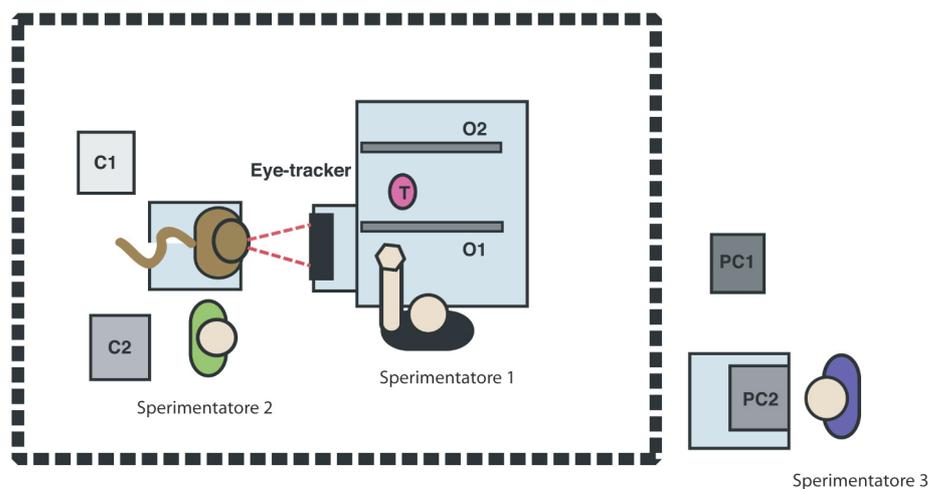
### 5.2.2. Setting sperimentale

L'esperimento si è svolto in uno spazio ristretto (2m x 2m) e delimitato da quattro tende spesse di colore uniforme per limitare al massimo le eventuali fonti di distrazioni visive (vedi Figura 15A). Ciascun animale è stato testato separatamente. Durante l'esperimento, il soggetto era seduto su una sedia per primati con la testa bloccata. Di fronte a lui era disposto un tavolo a capo del quale sedeva lo sperimentatore-agente. Il braccio con il quale lo sperimentatore svolgeva le azioni era quello posto più vicino al soggetto, con il polso accuratamente disposto nella stessa posizione di partenza, vicino al bordo destro del tavolo. Sul tavolo erano disposti due oggetti: l'ostacolo, un pannello rettangolare di polistirolo (70x 26x 2 cm) ed un oggetto di plastica colorata (11cm di altezza) che produceva un suono quando veniva stretto. L'ostacolo era posizionato parallelamente alla larghezza del tavolo, a circa 40 cm dal bordo destro, mentre l'oggetto era disposto centralmente, circa 10 cm dietro l'ostacolo (quindi a 50 cm dal bordo).

La camera ad infrarossi dell' eye-tracker era sistemata a circa 60 cm di fronte al soggetto, disposta parallelamente alla scena d'azione su un ripiano fatto slittare in avanti da sotto il tavolo. Dietro l'animale erano sistemate due videocamere: la prima, posizionata all'altezza degli occhi e collegata con il sistema di eye-tracking, riprendeva la scena osservata dal soggetto; le riprese dell'altra videocamera erano invece impostate per la successiva analisi cinematica dei movimenti dell'agente, quindi registravano gli eventi focalizzandosi sul braccio in movimento.

I computer dedicati al controllo del sistema di eye-tracking erano nascosti dietro le tende e monitorati dall'altro sperimentatore che gestiva la perfetta sincronizzazione degli sistemi di registrazione con la presentazione degli stimoli. Un terzo sperimentatore (generalmente la persona che aveva addestrato la scimmia) era seduto vicino all'animale e oltre a costituire una presenza rassicurante, poteva prevenire eventuali tentativi di afferrare le varie componenti del setting e aiutare lo sperimentatore-agente ad uniformare la durata delle sue azioni, scandendo ad alta voce il tempo con un cronometro.

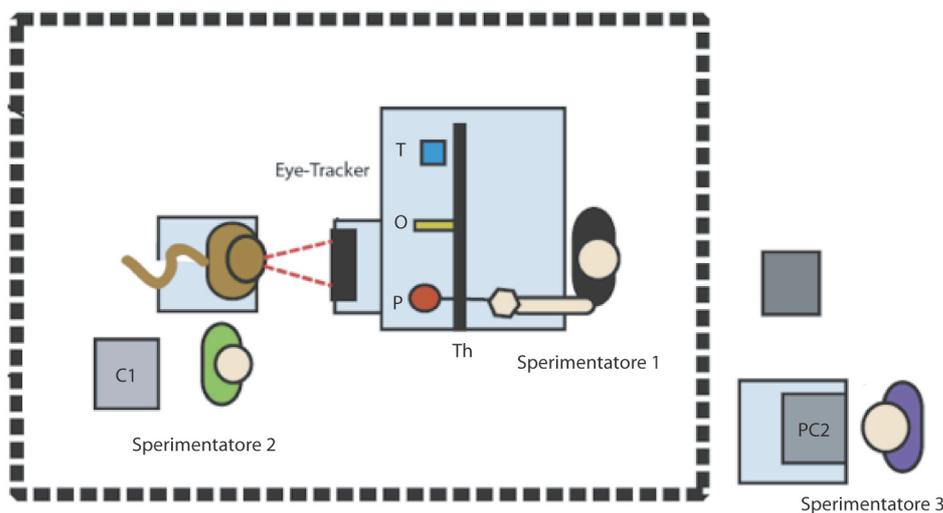
A.



**Figura 15A: Rappresentazione schematica del setting sperimentale degli esperimenti 1, 2 e 3.**

Lo sperimentatore 1 eseguiva le azioni di fronte alla scimmia. Lo sperimentatore 2 cronometrava il tempo d'esecuzione delle azioni. Lo sperimentatore 3 gestiva la sincronizzazione degli sistemi di registrazione con la presentazione degli stimoli. **Leggende:** C1: videocamera filmante la scena d'azione; C2: videocamera per le riprese destinate all'analisi cinematica; **linee tratteggiate:** tende; O1: posizione dell'ostacolo durante gli eventi di familiarizzazione negli esperimenti 1 (sessione sperimentale), 2 e 3; O2: posizione dell'ostacolo durante gli eventi di familiarizzazione della sessione di controllo dell'esperimento 1; PC1 e PC2: computers per la gestione del sistema di eye-tracking; T: oggetto-target.

B.



**Figura 15 B: Rappresentazione schematica del setting sperimentale dell' esperimento 4.**

Lo sperimentatore 1, nascosto dietro un pannello, faceva muovere gli oggetti inanimati di fronte alla scimmia. Lo sperimentatore 2 cronometrava il tempo d'esecuzione delle azioni. Lo sperimentatore 3 gestiva la sincronizzazione degli sistemi di registrazione con la presentazione degli stimoli. **Leggende:** C: videocamera filmante la scena d'azione; **linee tratteggiate:** tende; O: posizione dell'ostacolo durante gli eventi di familiarizzazione ; P: palla-agente, mossa dallo sperimentatore 1 tramite una bacchetta; PC1 e PC2: computers per la gestione del sistema di eye-tracking; T: oggetto-target dell'azione dalla palla; Th: Teatrino, pannello di legno nero dietro al quale si nasconde lo sperimentatore 1 e sul quale sono state scavate le traiettorie impiegate dalla palla-agente.

### 5.2.3. Apparato sperimentale

L'utilizzo di un sistema che indichi con grande attendibilità la posizione e gli spostamenti degli occhi sulla scena osservata, ci ha permesso di acquisire dei dati molto più affidabili rispetto a quelli che solitamente vengono raccolti sulla base del parere soggettivo di uno sperimentatore che sulla base di un filmato decide se, dove e per quanto tempo il soggetto guardava una determinata scena.

L'eye-tracker utilizzato, il Tobii x50 (Tobii Technology AB, 2005) permetteva la visualizzazione perfettamente sincronizzata dei movimenti di esplorazione di entrambi gli occhi del soggetto sovrapposti alla scena osservata. L'intero sistema di eye-tracking consisteva in: un dispositivo a raggi infrarossi collegato ad un computer che ne gestiva sia i parametri di registrazione stabiliti che la ricezione delle informazioni. Una videocamera che riprendeva la scena osservata dalla prospettiva del soggetto e che era collegata ad un altro computer ricevente i dati ripresi. I due computer erano a loro volta collegati tra di loro in modo diretto mediante un filo di rete. Questa sistemazione permetteva di ripartire su due computer l'elaborazione di un carico di dati estremamente pesante che, di conseguenza, risultava molto più rapida ed efficace.

I dati circa il tempo di fissazione, le coordinate della posizione di ciascun occhio nel tempo, la dimensione delle pupille e il grado di validità delle coordinate potevano poi essere esportati su un foglio Excell per la loro successiva analisi quantitativa.

### 5.2.4. Procedura

Una sessione di calibrazione veniva svolta prima di ogni registrazione, in modo da registrare le coordinate della posizione degli occhi in alcuni punti cardinali di riferimento all'interno della porzione di spazio in cui movimenti oculari venivano registrati.

Una griglia di calibrazione consistente in un pannello provvisto di diversi buchi delimitanti i lati ed i punti centrali della scena, era allora disposta in corrispondenza della futura scena di azione. Per catturare l'attenzione delle scimmie nei vari punti della griglia, un pezzo di cibo prelibato veniva esposto attraverso i relativi buchi. La posizione degli occhi è stata così registrata per ciascuno dei punti.

Eseguita la calibrazione, si procedeva all'esperimento vero e proprio. Un pannello di legno veniva posizionato sul tavolo, ocludendo alla vista del soggetto la scena sulla quale si sarebbero svolte le azioni. Dietro al pannello, si provvedeva rapidamente a sistemare i vari elementi contestuali (ostacolo ed oggetto-meta) degli stimoli di familiarizzazione. Lo sperimentatore-agente si sedeva a capo del tavolo, in modo da essere visto di profilo dal soggetto. Per esigenza delle future analisi cinematiche, una piccola macchia colorata era stata disegnata sul polso ed il gomito del braccio eseguente le azioni.

Una volta tolto il pannello, al segnale dello sperimentatore venivano sincronizzati gli avvii del programma che correlava l'avviarsi e il fermarsi sia dell'eye-tracker che della videocamera in modo da sincronizzare il flusso di informazioni in entrata, del cronometro che misurava il tempo di presentazione degli stimoli e dell'esecuzione delle azioni-stimoli. Gli stimoli venivano presentati in blocchi (trials) di 4 azioni, eseguite in modo continuo entro lo scadere dei 10 secondi misurati dal cronometro. Al decimo secondo, lo sperimentatore controllante il cronometro dava il segnale di fermo sia allo sperimentatore-agente che allora ripristinava la sua posizione iniziale, che all'altro sperimentatore che

bloccava il programma dell'acquisizione dei dati. La stessa procedura veniva seguita per i 9 altri trials della familiarizzazione.

Terminata la familiarizzazione, il pannello veniva nuovamente sistemato davanti alla scena per provvedere alla rimozione dell'ostacolo dal contesto delle successive azioni "test". La procedura di esecuzione delle azioni "test" e di registrazione dei movimenti oculari era fondamentalmente la stessa di quella seguita durante la familiarizzazione. Le condizioni "Congruenti" ed "Incongruenti" erano però costituite da soli 3 trials ciascuna ed erano presentate opportunamente alternate tra di loro, secondo un ordine prestabilito (ABABAB o BABABA) e bilanciato tra i soggetti. Al termine della sessione, il software dell'eye-tracker produceva un filmato per ogni trial, nel quale i movimenti oculari apparivano sovrapposti al filmato della scena osservata. In questo modo è stato possibile controllare se, quando e per quanto tempo il soggetto ha fissato lo stimolo e soprattutto che cosa in particolare ha guardato.

Ciascun soggetto ha partecipato ad una sessione sperimentale e ad una sessione di controllo svolte a 3 settimane di distanza. L'ordine con cui il soggetto partecipava prima ad una sessione e poi all'altra è stato bilanciato tra i soggetti.

### 5.2.5. Stimoli

Diversamente dagli studi precedentemente citati (Gergely,*et al.*, 1995; Uller, 2003), in quest'esperimento le azioni osservate erano svolte dallo sperimentatore davanti al soggetto e in tempo reale. La decisione di presentare delle azioni eseguite davanti al soggetto in tempo reale invece che in video, deriva dal presupposto che i primati non umani di specie inferiore come i macachi non siano in grado di comprendere il significato di un'azione finalizzata mostrata in un filmato bidimensionale. Questo presupposto si basa sui dati neurofisiologici che hanno evidenziato come le cellule mirror, parte essenziale del circuito cerebrale dedicato alla comprensione delle azioni finalizzate, non risultino attivate nemmeno dalla presentazione di filmati 3D, nonché sugli risultati ottenuti in uno studio preliminare dove gli stimoli venivano presentati a video. Poiché il recente studio di Phillips e Wellman (2005) ha dimostrato come i bambini di 12 mesi rispondono in maniera equivalente sia a stimoli presentati a video che a quelli svolti dal vivo, si è scelto di mettere in scena le azioni-stimoli eseguendole dal vivo.

## 5.2.6. Analisi statistica

### 5.2.6.1. Trasformazione dei dati

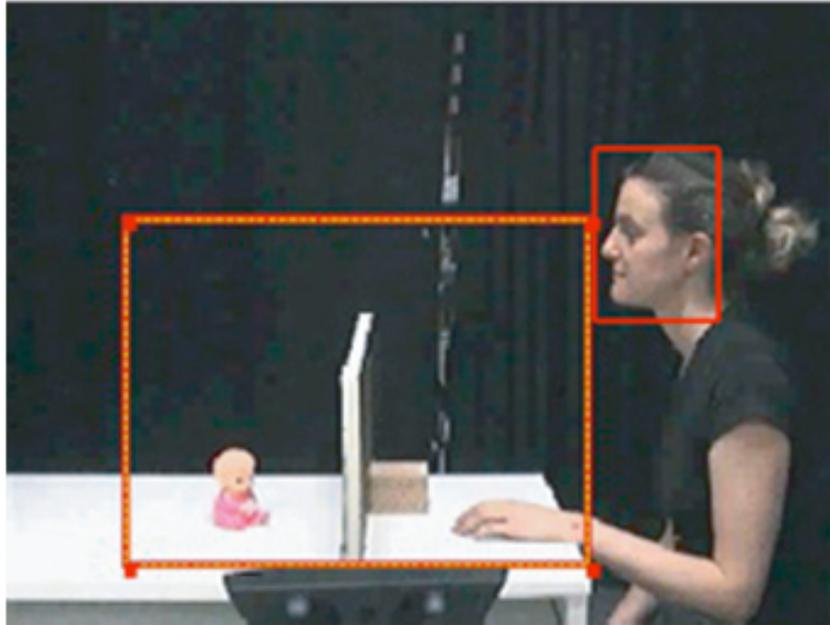
Svolte le riprese, si è proceduto con l'analisi off-line dei filmati del Tobii. Essendo l'area di ripresa dall'eye-tracker molto più grande dell'area d'interesse di questo studio, si correva il rischio di includere nell'analisi degli sguardi posti al di fuori dello spazio di azione dello sperimentatore. Mediante il Software dell'eye-tracker (Clearview 2.5.2), abbiamo creato una finestra virtuale (Area d'interesse o Area of Interest, AOI) sui filmati, in modo da delimitare la raccolta e l'analisi degli sguardi allo spazio compreso tra il polso dell'attore posto sul bordo del tavolo e circa 10 cm dietro l'oggetto da afferrare; la superficie del tavolo e il punto in cui il gomito dell'attore raggiunge l'altezza massima quando passa sopra l'ostacolo (*AOI eventi motori*). Avendo notato la tendenza dei soggetti ad esplorare il viso dello sperimentatore mentre eseguiva l'azione, un'altra AOI (*AOI viso*) è stata creata intorno al viso dello sperimentatore (vedi Figura 16).

I dati passavano attraverso un'ulteriore filtro che tratteneva soltanto gli sguardi registrati da entrambi gli occhi con la massima affidabilità e con un tempo di fissazione non inferiore a 100 ms. Poiché all'interno di un trial, l'agente eseguiva l'azione di afferramento dell'oggetto e ritorno alla sua posizione di partenza quattro volte di seguito, è stato necessario ritagliare i tempi di osservazione relativi all'azione d'interesse, quella cioè che inizia con il primo movimento della mano e termina quando la mano si riapre dopo aver stretto l'oggetto per farlo squillare (Esperimento 1), comincia a ritornare alla sua posizione di partenza (Esperimento 2) o ripone l'oggetto sul tavolo dopo averlo alzato (Esperimento 3). L'azione d'interesse dell'Esperimento 4 era delimitata dal primo movimento della palla e terminava quando la palla, dopo aver mosso la scatola, cominciava a ritornare alla sua posizione di partenza.

Dato che le azioni eseguite dal vivo non avevano tutte la stessa durata, i tempi di fissazione di ciascun stimolo sono stati trasformati dividendoli per la durata dell'azione osservata. Le percentuali così ottenute sono state normalizzate mediante la trasformazione del *Arcosin* ( $\text{ARCSEN}(\text{RADQ}(x)) \cdot 180/3.141592$ ). In ultimo luogo, è stata compiuta l'analisi di alcuni parametri cinematici dei movimenti dello sperimentatore durante le sessioni sperimentali e di controllo dell'Esperimento 1: il picco massimo della velocità di trasporto e l'altezza massima raggiunta dal gomito.

### 5.2.6.2. Analisi dei dati

I dati sono dapprima stati raccolti e organizzati in un foglio Excell per poi essere analizzati mediante i test statistici del programma *Statistica 6.0*. Il test di sfericità è stato dapprima utilizzato in modo da accertare la normalità della distribuzione dei dati e l'omogeneità della varianza. I tempi di osservazione degli stimoli di familiarizzazione e di quelli "test" (Congruente, Incongruente) sono quindi stati analizzati con i seguenti test parametrici: Analisi della Varianza (ANOVA) fattoriale ad una via, ANOVA a misure ripetute e il test *t* di Student per dati appaiati, entrambi con un intervallo di confidenza di 0.95. Quando il criterio di sfericità era raggiunto ( $\epsilon > 0.70$ ), il test di Tukey HSD è stato utilizzato come test post-hoc per determinare specifiche differenze significative. Quando invece il criterio di sfericità era violato, ( $\epsilon < 0.70$ ), il test di Bonferroni è stato applicato come test post-hoc. Infine, per determinare in quanti soggetti si manifestava la tendenza media dell'intero gruppo, abbiamo utilizzato il Test dei Segni.



**Figura 16: Fotogramma estratto da un filmato riprendente la scena vista dalle scimmie.**

In rosso sono contraddistinte le Aree di Interesse (AOI): la più grande (“AOI eventi motori”) include lo spazio entro il quale si svolgono gli atti motori; in alto a destra, l’”AOI viso” include lo spazio occupato dal viso dello sperimentatore.

## 5.3. ESPERIMENTO 1

L'Esperimento 1 si suddivide in due sessioni: una sessione sperimentale e una sessione di controllo. Ciascuna scimmia è stata testata in entrambe le sessioni svolte a 4 settimane di distanza. L'ordine con cui le scimmie partecipavano prima ad una sessione e poi all'altra è stato accuratamente bilanciato, quindi metà dei soggetti ha prima partecipato alla sessione sperimentale, mentre l'altra metà a quella di controllo.

### 5.3.1. Soggetti

I soggetti consistevano in 6 macachi: 4 appartenenti alla specie *Macaca nemestrina* e 2 alla specie *Macaca fascicularis*. Tre erano maschi e tre femmine, con un'età media di 7,0 anni (SD=1,22). Tutti i macachi erano abituati ad interagire con gli sperimentatori stando tranquillamente seduti su una sedia per primati prevedente la restrizione dei movimenti della testa.

### 5.3.2. Procedura

#### 5.3.2.1. Sessione Sperimentale:

#### 5.3.2.2. Stimoli

##### **Stimoli di familiarizzazione:**

Nella condizione di *Familiarizzazione* della sessione sperimentale, il contesto era segnato dalla presenza di un'ostacolo posto di fronte allo sperimentatore, che gli bloccava l'accesso diretto all'oggetto posto dall'altra parte (vedi Figura 17a). L'ostacolo era troppo largo per poter esser aggirato dai lati ma abbastanza basso per passargli sopra. Il soggetto osservava quindi lo sperimentatore compiere un movimento curvilineo per andare a premere l'oggetto dall'altra parte dell'ostacolo, tornare indietro per ripristinare la sua posizione di partenza e ricominciare l'azione altre 3 volte. Ogni ciclo (trial) comprendeva 4 azioni ripetute senza interruzione entro un tempo limitato (cronometrato) a 10 secondi. La condizione di familiarizzazione comprendeva 10 trials.

##### **Stimoli "test" (congruente; incongruente):**

Una volta svolti i trials di familiarizzazione, un pannello di legno veniva piazzato davanti alla scena in modo da nascondere alla vista del soggetto le modifiche operate sul contesto per preparare la scena delle successive azioni "test". Dietro al pannello, quindi, l'ostacolo veniva rimosso e veniva verificato che l'oggetto fosse piazzato nello stesso posto (contrassegnato da una croce) occupato durante la familiarizzazione.

Nella condizione *Congruente*, i soggetti osservavano lo sperimentatore eseguire un'azione diretta, con una traiettoria rettilinea e parallela al tavolo, per raggiungere l'oggetto e farlo squillare (vedi Figura 17b). L'azione veniva ripetuta 4 volte entro un ciclo (trial) di 10 secondi. In questa condizione, il braccio eseguiva una traiettoria visivamente

diversa rispetto a quella osservata nella condizione di familiarizzazione, tuttavia, questa azione risultava “congruente” con lo scopo di raggiungere in modo diretto l’oggetto-meta.

Nella condizione *Incongruente*, il braccio dell’agente eseguiva una traiettoria parabolica del tutto simile a quella osservata nella condizione di familiarizzazione, anche se in questo caso non era più giustificata dalla presenza di un’ ostacolo (vedi Figura 17c). In altre parole, l’azione eseguita ripercorreva una traiettoria visivamente familiare al soggetto anche se “incongruente” con lo scopo di raggiungere l’oggetto-meta in modo diretto. Anche in questo caso, l’azione veniva ripetuta 4 volte entro un tempo circoscritto a 10 secondi. Ciascuna condizione (Congruente; Incongruente) comportava 3 cicli d’azione (trial). La sequenza di presentazione dei trials d’azioni congruenti ed incongruenti sono stati opportunamente alternati in maniera pseudo-random tra i soggetti.

### 5.3.2.3. Ipotesi sperimentale

Se durante la familiarizzazione, i soggetti hanno interpretato l’atto motorio osservato come seguente la via più breve possibile per raggiungere uno scopo tenendo conto delle caratteristiche del contesto, la successiva osservazione di un atto motorio inadeguato al contesto (evento-test incongruente) cioè, che segue una traiettoria curvilinea simile a quella osservata durante la familiarizzazione però in un contesto libero da ostacoli, dovrebbe destare maggiore sorpresa (espressa con un maggiore tempo di contemplazione) rispetto ad un atto motorio che segue in modo canonico la via più breve e rettilinea.

Se, al contrario, gli animali hanno prestato attenzione soltanto agli aspetti superficiali del comportamento senza collegarlo ad uno scopo particolare o ricondurlo al contesto in cui si svolgeva, ci si aspetta un comportamento opposto durante l’esposizione agli eventi-test, dove un tempo di osservazione maggiore degli eventi congruenti dimostrerebbe una sensibilità alla novità della traiettoria seguita.

#### 5.3.2.4. *Sessione di Controllo:*

#### 5.3.2.5. **Stimoli**

##### **Stimoli di familiarizzazione:**

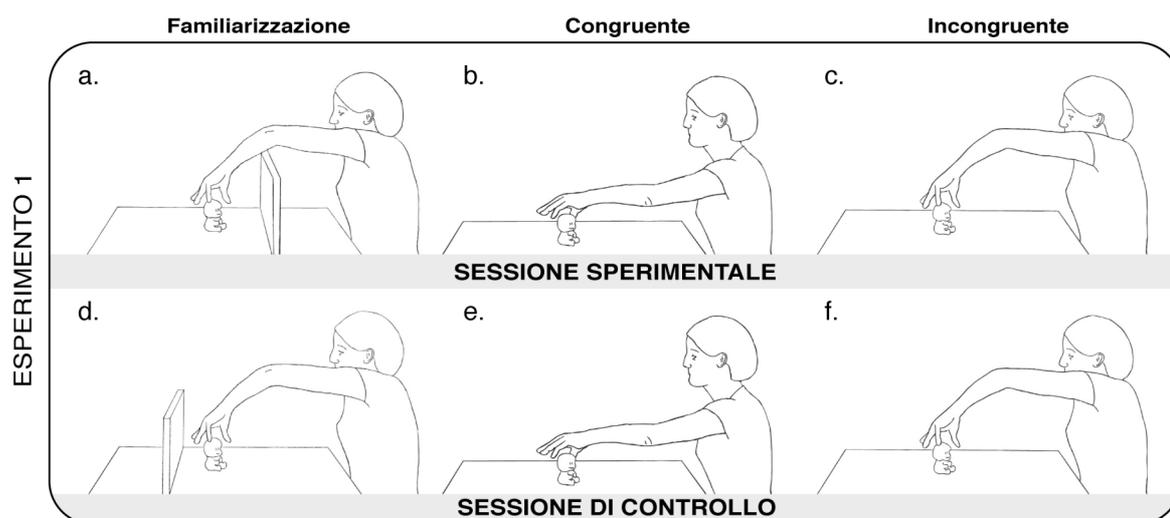
Nella condizione di *Familiarizzazione* della sessione di controllo, il contesto era segnato dalla presenza dell'ostacolo posto non più tra la mano dello sperimentatore e l'oggetto, ma 10 cm dietro l'oggetto (vedi Figura 17d). Il soggetto osservava lo sperimentatore compiere lo scopo di stringere l'oggetto eseguendo una traiettoria curvilinea simile a quella vista durante la familiarizzazione della sessione sperimentale, anche se in questa condizione l'ostacolo non costituiva più un intralcio reale al raggiungimento dello scopo in maniera diretta.

##### **Stimoli "test" (congruente; incongruente):**

Come nella sessione sperimentale, dopo la presentazione degli stimoli di familiarizzazione, un pannello veniva interposto tra il soggetto e la scena durante la rimozione dell'ostacolo dal contesto. Il contesto privo di ostacolo e gli stimoli delle due condizioni "test" erano gli stessi di quelli osservati durante la sessione sperimentale: nella condizione *Congruente*, l'agente afferrava l'oggetto compiendo una traiettoria rettilinea, nuova rispetto a quella vista durante la familiarizzazione (vedi Figura 17e) mentre nella condizione *Incongruente*, l'agente eseguiva l'azione con una traiettoria curvilinea simile a quella vista durante la familiarizzazione (vedi Figura 17f).

#### 5.3.2.6. **Ipotesi sperimentale**

Nella sessione di controllo, ci si è proposto di verificare l'importanza rivestita dalle caratteristiche del contesto nel determinare la comprensione dell'atto motorio osservato e quindi la predizione di futuri atti motori in nuovi contesti. Questa sessione permetteva dunque di determinare se nella sessione sperimentale i tempi di sguardo rivolti agli eventi incongruenti erano semplicemente determinati dall'ancoraggio dell'attenzione alla traiettoria curvilinea tracciata dal braccio perché più ampia o se esprimevano la sorpresa degli animali davanti ad un evento motorio inaspettato.



**Figura 17: Illustrazione schematizzata degli eventi motori presentati nelle sessioni sperimentali e di controllo dell'Esperimento 1.** Sessione sperimentale: (a) = evento di familiarizzazione: traiettoria congruente con il contesto; (b) = evento test: traiettoria nuova, congruente con il contesto; (c) = evento test: traiettoria familiare, incongruente con il contesto. Sessione di controllo: (d) = evento di familiarizzazione: traiettoria incongruente con il contesto; (e) = evento test: traiettoria nuova, congruente con il contesto; (f) = evento test: traiettoria familiare, incongruente con il contesto.

### 5.3.3. Risultati

Poiché è stato più volte dimostrato quanto il diverso grado di esposizione allo stimolo di familiarizzazione possa influenzare in modo determinante la prestazione durante la successiva presentazione degli stimoli tests (Cohen, 2004; Houston-Price & *al.*, 2004), per poter paragonare i tempi di sguardo tra le due sessioni (Sperimentale, Controllo) era di primaria importanza dimostrare che i soggetti avevano guardato in maniera equivalente gli stimoli di familiarizzazione di entrambe le sessioni. Un'ANOVA fattoriale ad una via è quindi stata eseguita, valutando l'effetto del fattore Sessione (Sperimentale, Controllo) sui tempi di sguardo nei trials di familiarizzazione. Poiché nessun effetto principale è stato osservato:  $F_{(1; 5)} = 0.138$ ,  $P = 0.726$ ; si è potuto concludere che gli stimoli di familiarizzazione sono stati osservati in maniera equivalente in entrambe le sessioni (vedi Figura 18A).

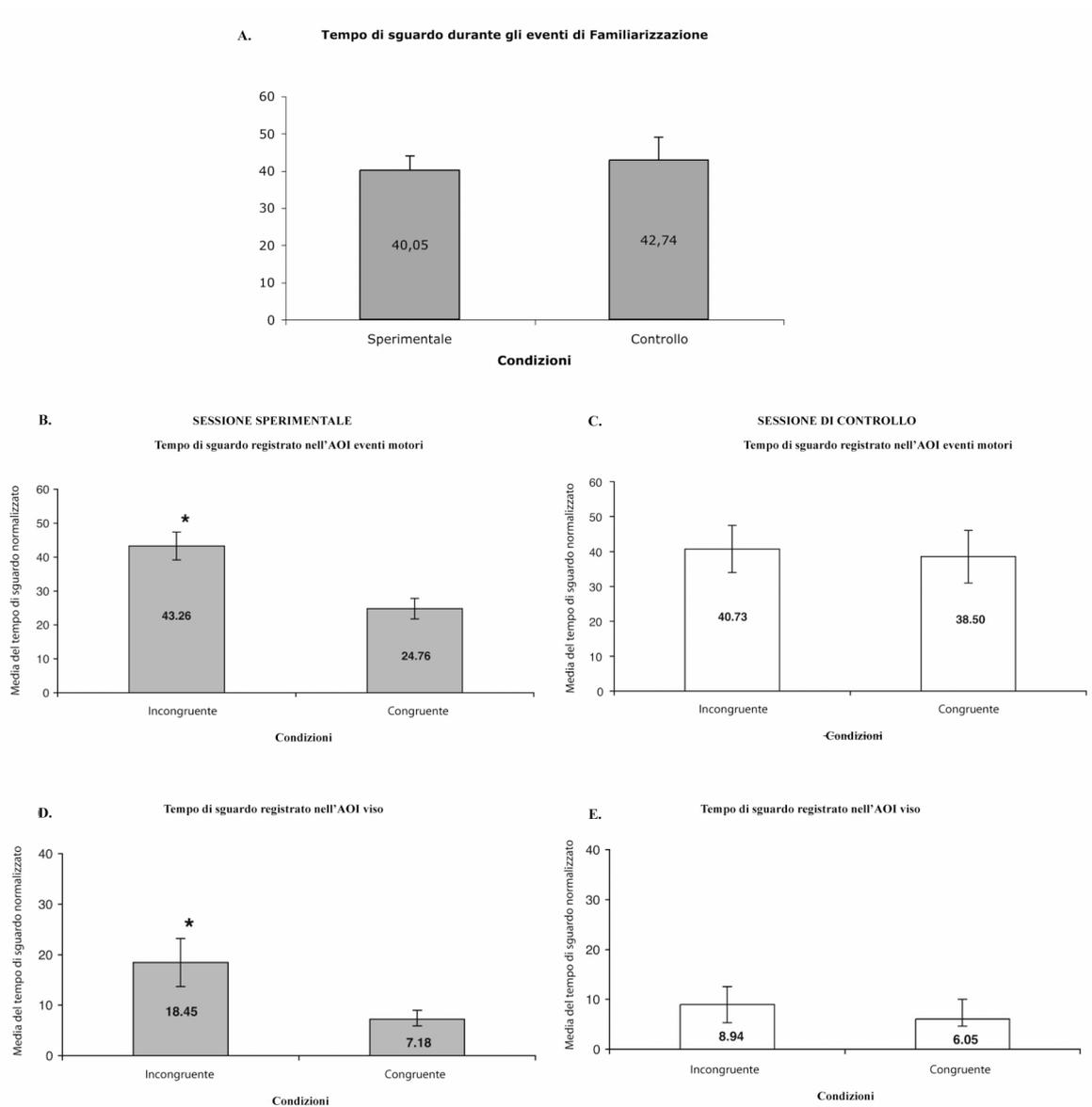
Dato che per quest' esperimento si è scelto di seguire un protocollo di familiarizzazione piuttosto che uno di abitudine, non era di nostro interesse valutare la differenza di attenzione volta agli stimoli "test" (Congruente, Incongruente) utilizzando come tempo di osservazione di controllo quello diretto agli ultimi trials di familiarizzazione. In modo da esaminare una potenziale differenza tra i tempi di sguardo durante gli eventi congruenti ed incongruenti nelle due sessioni e per verificare se l'ordine di presentazione dei trials "test" ha esercitato qualche influenza su questa relazione, è stata eseguita un'ANOVA a misure ripetute (2X2X2) su due fattori entro-soggetti, "Condizione" (Congruente, Incongruente) e "Sessione" (Sperimentale, Controllo) e sul fattore tra i soggetti, "Ordine di presentazione" (Incongruente prima; Congruente prima). Non è stato dimostrato nessun effetto principale o

interazione del fattore Ordine,  $P > 0.05$ , questo fattore è quindi stato eliminato dalle successive analisi. Significativa, invece, è risultata l'interazione tra Condizione e Sessione,  $F_{(1,4)} = 28.576$ ,  $P = 0.006$ . Abbiamo dunque concentrato le analisi sulla differenza di sguardo delle azioni congruenti/incongruenti tra le due sessioni, conducendo un'ANOVA 2X2 (Sessione x Condizione) con il successivo test post-hoc di Tukey che ci ha permesso di appurare come durante la sessione sperimentale, i soggetti hanno guardato significativamente di più le azioni incongruenti ( $M= 43,26$ ;  $SD= 10,12$ ) rispetto a quelle congruenti ( $M= 24,76$ ;  $SD= 7,42$ ),  $P = 0.001$  (vedi Figura 18B), mentre questa differenza non è risultata significativa durante la sessione di controllo,  $P = 0.692$  (vedi Figura 18C).

Il comportamento di ciascun soggetto è stato studiato attraverso il Test dei Segni: durante la sessione sperimentale, sei soggetti su sei (100%) hanno guardato più a lungo le azioni incongruenti rispetto alle azioni congruenti,  $P = 0.031$ . Durante la sessione di controllo, quattro soggetti su sei (66, 67%) hanno guardato più a lungo le azioni incongruenti, mentre i due rimanenti hanno guardato maggiormente le azioni congruenti; il test dei segni non è perciò risultato significativo ( $P = 0.683$ ).

Abbiamo successivamente analizzato gli sguardi rivolti al viso dello sperimentatore mentre egli svolgeva le sue azioni-stimoli. In modo da verificare se l'osservazione del viso differiva sia a seconda del tipo di azione eseguita (congruente o incongruente) che secondo il tipo di sessione che contestualizzava l'azione, abbiamo condotto un' ANOVA a misure ripetute (2X2), Sessione (Sperimentale, Controllo) per Condizione (Congruente, Incongruente). I risultati hanno dimostrato come soltanto l'influenza dell' effetto principale "Condizione" sui tempi di sguardo è emersa significativa,  $F_{(1; 5)} = 15.222$ ,  $P = 0.011$ . Il test di Tukey ha poi confermato che, a prescindere dalla Sessione, i soggetti tendevano a guardare significativamente di più il viso dello sperimentatore durante le azioni incongruenti ( $M=13.70$ ,  $SD= 11.06$ ) rispetto a quelle congruenti ( $M= 6.59$ ,  $SD= 7.27$ ),  $P = 0.011$ . Visto che l'interazione Sessione x Condizione è risultata al limite della significatività, abbiamo voluto analizzare ulteriormente questa relazione utilizzando un test statistico meno conservativo come il test "t" di Student, per dati appaiati. Abbiamo quindi confrontato l'ammontare dei tempi di sguardo durante le diverse condizioni, separatamente per ciascuna sessione. Durante la sessione Sperimentale, i soggetti hanno guardato significativamente di più il volto dello sperimentatore durante la condizione Incongruente ( $M=18.45$ ,  $SD= 11.65$ ) che durante la condizione Congruente ( $M=7.18$ ,  $SD=4.47$ ),  $t(5)= 3.496$ ,  $P = 0.017$  (vedi Figura 18D).

Durante la sessione di Controllo non è emersa alcuna differenza significativa tra tempi di sguardo sul volto durante le condizioni Incongruente ( $M= 8.94$ ,  $SD= 8.89$ ) e Congruente ( $M=6.05$ ,  $SD= 9.78$ ),  $t(5)= 1.416$ ,  $P = 0.216$  (vedi Figura 18E).



**Figura 18: Analisi del tempo di sguardo nell'Esperimento 1.** (A) Paragone tra il tempo medio di sguardo rivolto agli stimoli di familiarizzazione durante le sessioni sperimentale e di controllo. (B) Sessione sperimentale: tempo di sguardo medio registrato nell'AOI eventi motori durante gli eventi incongruenti e congruenti. (C) Sessione di controllo: tempo di sguardo medio registrato nell'AOI eventi motori durante gli eventi incongruenti e congruenti. (D) Sessione sperimentale: tempo di sguardo medio registrato nell'AOI viso durante gli eventi incongruenti e congruenti. (E) Sessione di controllo: tempo di sguardo medio registrato nell'AOI viso durante gli eventi incongruenti e congruenti. Le barre verticali illustrano l'errore medio; l'asterisco (\*) =  $p < 0.05$ .

### 5.3.4. Controllo della cinematica dei movimenti

Poiché gli stimoli di familiarizzazione e quelli “test” non consistevano in controllate animazioni video ma in azioni naturali eseguite dal vivo davanti al soggetto, era scontato che lo stesso movimento non sarebbe praticamente mai stato riprodotto in modo esatto nel corso delle varie condizioni. Il rischio dell’aver presentato degli stimoli non omogenei è stato pertanto controllato scegliendo di esaminare la cinematica di due aspetti salienti delle azioni: la velocità e l’altezza della curvatura dei movimenti parabolici. In particolare, è stata prestata attenzione al fatto che (a) la curvatura del movimento parabolico avvenisse alla stessa altezza nelle azioni di familiarizzazione e in quelle incongruenti attraverso le diverse sessioni, (b) i vari tipi di movimento non risultassero più salienti per via di un maggiore picco di velocità assoluta.

Oltre alle riprese della videocamera collegata al sistema dell’eye-tracker, un’altra videocamera riprendeva esclusivamente i movimenti dello sperimentatore, mettendo a fuoco i punti colorati disegnati in corrispondenza del polso e del gomito dell’agente. Questi filmati sono poi stati analizzati attraverso il programma *Tracker*, appositamente ideato dal Dott. Chersi per l’analisi dei parametri cinematici. Attraverso questo programma, su ogni fotogramma di ciascun evento filmato si evidenziava il punto segnato sul polso o sul gomito e automaticamente, le relative coordinate spaziali venivano registrate. Queste coordinate sono successivamente state trasformate per poter analizzare lo spostamento spazio-temporale del braccio durante i vari movimenti.

La posizione (espressa in pixels) del punto selezionato in ciascun fotogramma, veniva successivamente espressa in mm sottraendo ai relativi valori cardinali quelli della posizione iniziale e moltiplicando il prodotto per una costante. Questa costante era ottenuta dividendo il valore delle dimensioni reali (in mm) di un’ oggetto di riferimento con il valore delle sue dimensioni espresso in pixel.

L’altezza massima raggiunta dal gomito durante i movimenti parabolici era quindi data dalla posizione del punto rilevato sul gomito con il valore più grande ottenuto in ordinata. Il picco di velocità assoluta è stato ottenuto dapprima calcolando la velocità dello spostamento (in mm) del punto segnato sul polso da un fotogramma all’altro (Posizione 2 – Posizione 1/ tempo trascorso da un fotogramma all’altro = 0,02 sec.), sia in ordinata che in ascisse. La velocità assoluta è stata poi ottenuta calcolando la radice quadrata della velocità in ordinata al quadrato più la velocità in ascisse al quadrato. Il picco massimo della velocità assoluta di trasporto del braccio corrisponde, per ciascun evento, al valore più grande ottenuto in un determinato momento dell’azione.

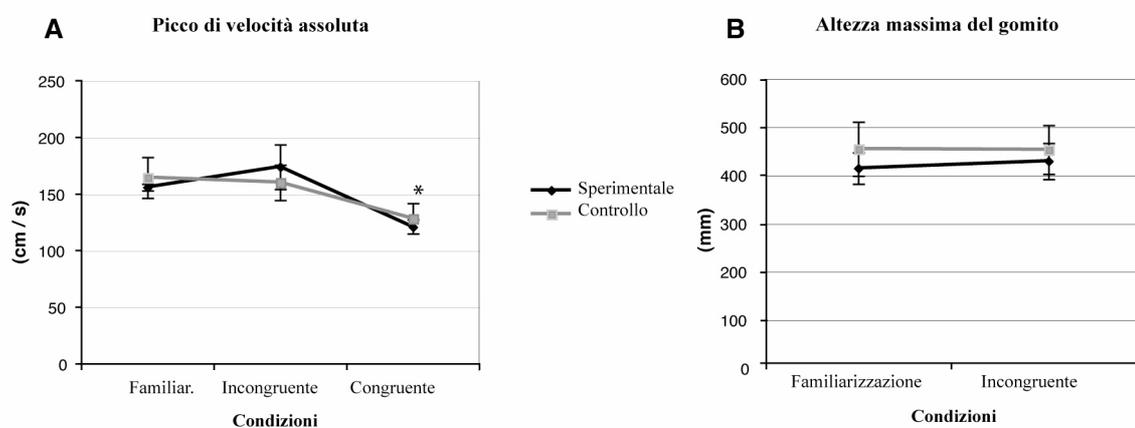
#### *Analisi statistica dei parametri cinematici*

In modo da verificare l’uniformità dei movimenti osservati, abbiamo scelto di analizzare l’omogeneità, attraverso le condizioni e le sessioni, di due parametri cinematici: il primo parametro considerato era il picco di velocità assoluta raggiunto dal polso durante lo svolgimento dell’azione.

Abbiamo condotto un’ANOVA a misure ripetute (2X3) con i fattori Sessione (Sperimentale, Controllo) e Condizione (Familiarizzazione, Incongruente, Congruente). È stato evidenziato un unico effetto significativo del fattore principale “Condizione” sul picco di velocità assoluta  $F_{(2; 10)} = 10.610$ ,  $P = 0.003$ . Dal test Post-hoc di Bonferroni è emerso che a prescindere dalle sessioni, l’azione congruente raggiunge un picco di velocità

assoluta ( $M= 124.38$  cm/sec,  $SD= 24.60$ ) significativamente inferiore sia rispetto ai movimenti incongruenti ( $M= 166.77$  cm/sec,  $SD= 42.16$ ),  $P = 0.005$ , che rispetto alle azioni di familiarizzazione ( $M= 159.89$  cm/sec,  $SD= 30.43$ ),  $P = 0.015$ . Questa differenza cinematica non può tuttavia spiegare in maniera soddisfacente la differenza dei tempi di osservazione degli eventi congruenti ed incongruenti durante la sessione sperimentale, poiché questa differenza sparisce nella sessione di controllo anche se la differenza nel picco di velocità assoluta velocità tra i due tipi di eventi rimane. Il picco di velocità assoluta dei movimenti è invece simile tra i movimenti di familiarizzazione e quegli incongruenti ( $P = 0.395$ ), che possiamo allora considerare omogenei da questo punto di vista (vedi Figura 19A).

Il secondo parametro cinematico considerato era l'altezza massima raggiunta dal gomito durante lo svolgimento delle azioni. Poiché era inutile verificare la differenza di altezza dei movimenti congruenti (rettilinei) rispetto a quella dei movimenti di familiarizzazione ed incongruenti (curvilinei), abbiamo concentrato la nostra attenzione sulla similitudine tra i due movimenti "curvilinei". Un'ANOVA a misure ripetute (2X2) con i fattori Condizione (Incongruente, Familiarizzazione) e Sessione (Sperimentale, Controllo) è stata condotta. Poiché l'interazione Condizione x Sessione non è risultata significativa:  $F_{(1,5)}= 0.178$ ,  $P = 0.691$  (vedi Figura 19B), possiamo pertanto considerare i movimenti eseguiti durante le azioni di familiarizzazione e incongruenti come omogenei relativamente all'altezza massima raggiunta dal gomito durante il movimento parabolico.



**Figura 19: Controllo dei parametri cinematici delle azioni nell'Esperimento 1.** (A) il picco massimo della velocità assoluta di trasporto (cm per secondo) del polso durante le 3 condizioni delle sessioni Sperimentali e di Controllo dell'Esperimento 1; (B) l'altezza massima (espressa in mm) raggiunta dal gomito durante le condizioni di familiarizzazione ed incongruente delle sessioni Sperimentali e di Controllo dell'Esperimento 1.

Le barre verticali indicano l'errore medio; l'asterisco (\*) =  $p < 0.05$ .

## 5.4. ESPERIMENTO 2

L'Esperimento 2 è stato svolto 4 mesi dopo il compimento dell'Esperimento 1. In questa sessione ci siamo proposti di verificare se la presenza di uno scopo osservabile sia un elemento determinante per la valutazione dell'adeguatezza funzionale del movimento alle caratteristiche del contesto.

### 5.4.1. Soggetti

6 macachi di due specie diverse (2 *Macaca nemestrina* e 4 *macaca Mulatta*) hanno preso parte a quest'esperimento. 5 soggetti su 6 erano di sesso maschile, con un'età media di 7,27 anni (SD = 1,29).

### 5.4.2. Procedura

Similmente a quanto precedentemente descritto, la scimmia seduta su una sedia per primati con la testa ristretta, assisteva all'esecuzione di azioni svolte davanti a lui da uno sperimentatore. Gli venivano prima presentati 10 trials di familiarizzazione seguiti da 2 tipi di evento-test. Ogni ciclo (trial) comprendeva 4 azioni ripetute senza interruzione entro un tempo limitato (cronometrato) a 10 secondi. Ciascun evento-test ” era presentato durante 3 trials opportunamente alternati tra di loro secondo un ordine prestabilito (ABABAB o BABABA) e bilanciato tra i soggetti.

#### 5.4.2.1. Stimoli

##### **Stimoli di familiarizzazione:**

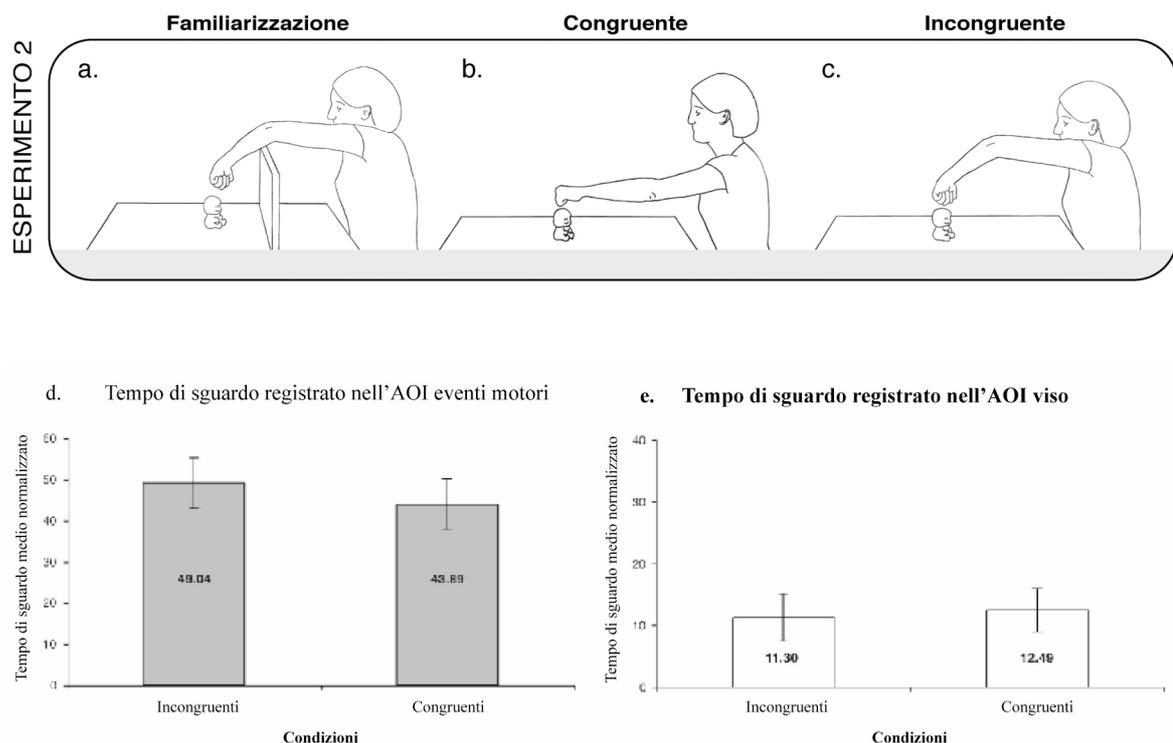
Gli stimoli di familiarizzazione consistevano nell'osservare lo sperimentatore portare la sua mano chiusa a pugno al di sopra di un'ostacolo per fermarsi senza toccarlo a 10 cm di un'oggetto situato al di là della barriera (vedi Figura 20a). Lo sperimentatore tornava poi indietro per ripristinare la sua posizione di partenza e ricominciare l'azione altre 3 volte.

##### **Stimoli test (congruente, incongruente):**

Dopo la familiarizzazione, l'ostacolo veniva rimosso e la scimmia osservava due tipi di evento-test. Gli eventi *incongruenti* consistevano nel vedere lo sperimentatore avvicinare l'oggetto con il pugno chiuso seguendo una traiettoria curvilinea simile a quella osservata durante la familiarizzazione (vedi Figura 20c), mentre durante gli eventi *congruenti*, lo sperimentatore compiva il suo movimento tracciando una linea retta, parallela al tavolo (vedi Figura 20b).

### 5.4.2.2. Ipotesi sperimentale

Se la sensibilità all'adeguatezza tra mezzo e fine dipendesse in senso stretto dall'orientamento dell'azione ad uno scopo osservabile (inteso come alterazione dello stato di realtà risultata dall'interazione tra agente ed oggetto-meta), l'osservazione di un'azione senza scopo apparente non dovrebbe destare maggior sorpresa se la mano segue una traiettoria inadeguata alle caratteristiche del contesto.



**Figura 20: Illustrazione schematizzata degli eventi motori presentati nell'Esperimento 2. (a) = evento di familiarizzazione:traiettoria congruente con il contesto; (b) = evento test: traiettoria nuova, congruente con il contesto; (c) = evento test: traiettoria familiare, incongruente con il contesto. Analisi del tempo di sguardo nell'Esperimento 2. (d) = tempo di sguardo medio registrato nell'AOI eventi motori durante gli eventi incongruenti e congruenti. (e) = tempo di sguardo medio registrato nell'AOI viso durante gli eventi incongruenti e congruenti. Le barre verticali illustrano l'errore medio.**

### 5.4.3. Risultati

Un' ANOVA ad una via è stata dapprima condotta in modo da verificare che il grado di esposizione agli stimoli di familiarizzazione non sia stato diverso in quest' esperimento da quello registrato durante la sessione sperimentale dell' Esperimento 1. I risultati non hanno evidenziato differenze tra i tempi di osservazione degli eventi di familiarizzazione dei due esperimenti,  $F_{(1;10)} = 1.182$ ,  $P = 0.302$ ). Successivamente i risultati dell' ANOVA a misure ripetute con "Condizioni" (incongruente, congruente) come fattore intra-soggetti, hanno dimostrato che questo fattore non ha avuto nessun effetto sui tempi di sguardo durante l'osservazione degli eventi congruenti rispetto a quelli incongruenti,  $F_{(1; 5)} = 3.514$ ,  $P = 0.119$  (vedi Figura 20d). L'esito negativo del test dei Segni ( $P = 0.683$ ) ha ulteriormente confermato la distribuzione casuale delle scimmie che hanno guardato più un tipo di evento che un altro. Un'altra ANOVA a misure ripetute ha dimostrato come il viso dello sperimentatore non sia stato osservato in maniera più intensa durante uno dei due tipi di eventi-test,  $F_{(1; 5)} = 0.341$ ,  $P = 0.585$ ; Test dei segni n.s ( $P = 1$ ) (vedi Figura 20e).

## 5.5. ESPERIMENTO 3

L'Esperimento 3 è stato condotto circa 9 mesi dopo il compimento dell'Esperimento 2. Il nostro obiettivo era quello di verificare se, come evidenziato dal recente lavoro di Wood *et al.* (2007), i macachi risultano essere sensibili alle caratteristiche del contesto nel valutare l'adeguatezza tra mezzi e fini di atti motori che non fanno parte del loro repertorio motorio.

### 5.5.1. Soggetti

5 macachi appartenenti a due differenti specie (2 *macaca Nemestrina* e 3 *macaca Mulatta*) hanno preso parte a quest'esperimento. 4 soggetti su 5 erano di sesso maschile, con un'età media di 7,84 anni (SD = 0,41).

### 5.5.2. Procedura

Come descritto negli Esperimenti 1 e 2, la scimmia seduta su una sedia per primati con la testa ristretta, assisteva all'esecuzione di azioni svolte davanti a lui da uno sperimentatore in contesti diversi.

L'estremità del pollice dello sperimentatore era avvolta in un pezzo di velcro bianco, mimetizzato con un cerotto color carne, mentre la parte più alta dell'oggetto-target (lo stesso utilizzato negli Esperimenti 1 e 2) era ricoperta dal pezzo di velcro complementare a quello dello sperimentatore. Lo sperimentatore controllava la posizione dell'oggetto tirando un filo da pesca legato sotto l'oggetto e fatto passare da un piccolo buco scavato attraverso il piano del tavolo. L'esperimento procedeva prima con la presentazione di 10 trials di familiarizzazione seguiti poi dalla presentazione di 2 tipi di evento-test. Ogni ciclo (trial) comprendeva 4 azioni ripetute senza interruzione entro un tempo limitato (cronometrato) a 10 secondi. Ciascun evento-test "era presentato durante 3 trials opportunamente alternati tra di loro secondo un ordine prestabilito (ABABAB o BABABA) e bilanciato tra i soggetti.

#### 5.5.2.1. Stimoli

##### **Stimoli di familiarizzazione:**

Gli stimoli di familiarizzazione consistevano nell'osservare lo sperimentatore portare la sua mano chiusa a pugno con il pollice all'ingiù al di sopra di un ostacolo. Raggiunta l'altra parte della barriera, l'oggetto veniva contattato con il pollice rivestito di velcro, premuto per assicurare una presa salda e ottenere uno rumore squillante contrassegnante l'avvenuto contatto. La mano poi si sollevava di circa 10 cm con l'oggetto attaccato al pollice e tornava giù, riponendo l'oggetto nella sua posizione sul tavolo. Tirando con l'altra mano sul filo da pesca, lo sperimentatore procedeva poi a staccare l'oggetto dal suo pollice e a riportare la mano alla sua posizione iniziale (vedi Figura 21a). L'azione descritta ricominciava altre 3 volte per completare il trial. Ogni scimmia è stata esposta alla visione di 10 trials di familiarizzazione.

**Stimoli test (congruente, incongruente):**

Dopo la familiarizzazione, l'ostacolo veniva rimosso e la scimmia osservava due tipi di evento-test. Gli eventi *congruenti* consistevano nel vedere lo sperimentatore avvicinare l'oggetto seguendo una traiettoria rettilinea, nuova rispetto a quella osservata durante la familiarizzazione (vedi Figura 21b), contattarlo con il pollice, e sollevarlo per poi riporlo, mentre durante gli eventi *incongruenti* lo sperimentatore prendeva contatto con l'oggetto seguendo una traiettoria curvilinea simile a quella osservata durante la familiarizzazione (vedi Figura 21c).

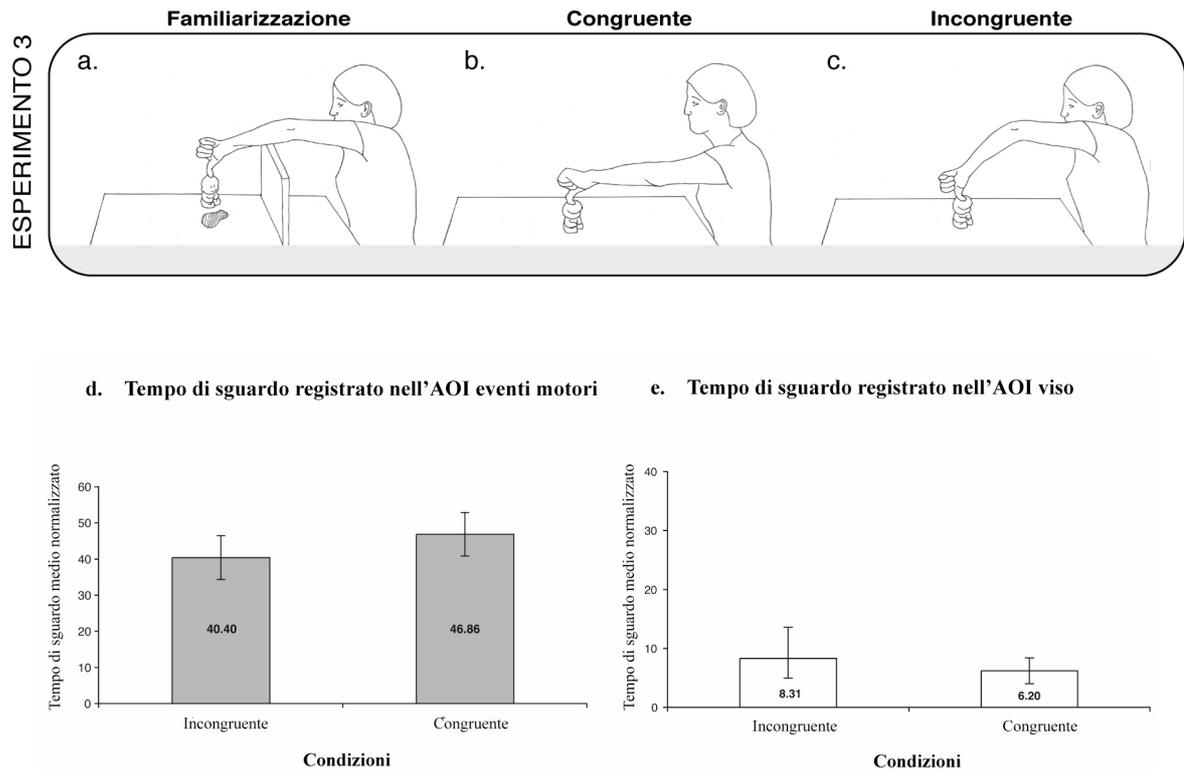
**5.5.2.2. Ipotesi sperimentale**

Se la valutazione dell'adeguatezza tra mezzo e fine prendendo in considerazione gli aspetti contestuali fosse estesa a qualsiasi tipo di atto motorio diretto ad uno scopo osservabile, le scimmie dovrebbero valutare in questo modo anche gli atti motori finalizzati non familiari. Quando la mano segue una traiettoria inadeguata alle caratteristiche del contesto, si dovrebbe dunque verificare un livello di sorpresa simile a quello osservato durante gli atti motori incongruenti dello sperimentatore umano dell'Esperimento 1, sessione sperimentale.

Se invece l'adeguatezza mezzo-fine venisse valutata soltanto durante l'osservazione degli atti motori familiari alla scimmia perché già osservati o facenti parte del suo repertorio di azioni, differenze significative non si dovrebbero verificare tra i tempi di osservazione degli atti motori congruenti o incongruenti.

**5.5.3. Risultati**

Un'ANOVA ad una via è dapprima stata condotta in modo da verificare che il grado di esposizione agli stimoli di familiarizzazione non sia stato diverso in questo esperimento rispetto a quello registrato durante la sessione sperimentale dell'Esperimento 1 e in quello dell'Esperimento 2. I risultati non hanno evidenziato differenze tra i tempi di osservazione dei vari eventi di familiarizzazione,  $F_{(1; 9)} = 0.010$ ,  $P = 0.920$ . In modo da esaminare una potenziale differenza tra i tempi di sguardo durante gli eventi congruenti ed incongruenti è stata eseguita un'ANOVA a misure ripetute con "Condizione" (Congruente, Incongruente) come fattore entro-soggetti. I risultati non hanno dimostrato la presenza di effetti principali,  $F_{(1; 4)} = 6.796$ ,  $P = 0.596$  (vedi Figura 21d). L'esito negativo del test dei Segni ha confermato che le scimmie guardavano più intensamente l'uno o l'altro evento in maniera casuale, ( $P = 1$ ). I risultati di un'ANOVA a misure ripetute hanno successivamente riportato che il viso dello sperimentatore non è stato osservato in maniera più intensa durante uno dei due tipi di eventi-test,  $F_{(1; 4)} = 0.402$ ,  $P = 0.560$ ; test dei segni n.s ( $P > 0.05$ ) (vedi Figura 21e).



**Figura 21: Illustrazione schematizzata degli eventi motori presentati nell'Esperimento 3. (a)** = evento di familiarizzazione: traiettoria congruente con il contesto; **(b)** = evento test: traiettoria nuova, congruente con il contesto; **(c)** = evento test: traiettoria familiare, incongruente con il contesto. Analisi del tempo di sguardo nell'Esperimento 3. **(d)** = tempo di sguardo medio registrato nell'AOI eventi motori durante gli eventi incongruenti e congruenti; **(e)** = tempo di sguardo medio registrato nell'AOI viso durante gli eventi incongruenti e congruenti. Le barre verticali illustrano l'errore medio.

## 5.6. ESPERIMENTO 4

L'Esperimento 4 è stato condotto circa 3 mesi dopo il compimento dell'Esperimento 3. Il nostro obiettivo era quello di verificare se, come nei bambini umani e nei cuccioli di scimpanzè, anche nei macachi la comprensione dello scopo di un'azione raggiunge un livello di astrattezza tale da poter essere generalizzata ai movimenti finalizzati di agenti non-biologici come degli oggetti 3D.

### 5.6.1. Soggetti

4 macachi appartenenti a due differenti specie (2 *macaca Nemestrina* e 2 *macaca Mulatta*) hanno preso parte a quest'esperimento. 3 soggetti su 4 erano di sesso maschile, con un'età media di 7,7 anni (SD = 0,42).

### 5.6.2. Procedura

La scimmia seduta su una sedia per primati con la testa ristretta, assisteva all'esecuzione di azioni svolte davanti a lui da un oggetto 3D invisibilmente mosso da uno sperimentatore nascosto dietro ad un pannello (vedi Figura 15B). 10 trials di familiarizzazione erano prima presentati, seguiti da 2 tipi di evento-test. Ogni ciclo (trial) comprendeva 4 azioni ripetute senza interruzione entro un tempo limitato (cronometrato) a 10 secondi. Ciascun evento-test "era presentato durante 3 trials opportunamente alternati tra di loro secondo un ordine prestabilito (ABABAB o BABABA) e bilanciato tra i soggetti.

#### 5.6.2.1. Setting sperimentale

L'esperimento si è svolto in uno spazio ristretto (2m x 2m) e delimitato da quattro tende spesse di colore uniforme per limitare al massimo le eventuali fonti di distrazioni visive (vedi Figura 15B). Ciascun animale è stato testato separatamente. Durante l'esperimento, il soggetto era seduto su una sedia per primati con la testa bloccata. Di fronte a lui era disposto un tavolo sopra il quale era disposto verticalmente un pannello di legno (60 cm x 80 cm) rivestito di gommapiuma nera (il "Teatrino"). Sul pannello di legno erano state ritagliate due traiettorie, una curvilinea e una rettilinea, di ampiezza simile a quelle tracciate dal braccio dello sperimentatore nelle sessioni sperimentali precedenti (v. Esperimenti 1 e 2). La gommapiuma aveva la funzione di nascondere al meglio possibile le traiettorie predefinite.

Il pannello nascondeva uno sperimentatore che faceva muovere una palla di plastica rossa ( $\varnothing$  7 cm) lungo le traiettorie. La palla era azionata tramite un'asticina collegata ad un'estremità dell'oggetto e che, attraversando il pannello, offriva dall'altra parte una presa allo sperimentatore. Dall'altra parte della traiettoria era disposto l'oggetto-target dell'azione della palla: un cubo azzurro di metallo (9,5 cm x 8 cm) reso più stabile da un pezzo di calamita nascosto al suo interno. Durante la condizione di familiarizzazione, un pannello rettangolare di polistirolo (l'"ostacolo", 70 x 26 x 2 cm), era posizionato tra la

palla e il suo oggetto-target. L'ostacolo era posizionato parallelamente alla larghezza del tavolo, a circa 40 cm dal bordo destro, mentre l'oggetto-target era disposto centralmente, circa 10 cm dietro l'ostacolo (quindi a 50 cm dal bordo).

La camera ad infrarossi dell' eye-tracker era sistemata a circa 60 cm di fronte al soggetto, disposta parallelamente alla scena d'azione su un ripiano fatto slittare in avanti da sotto il tavolo. I computer dedicati al controllo del sistema di eye-tracking erano nascosti dietro le tende e monitorati dall'altro sperimentatore che gestiva la perfetta sincronizzazione dei sistemi di registrazione con la presentazione degli stimoli. Un terzo sperimentatore (generalmente la persona che aveva addestrato la scimmia) era seduto vicino all'animale e, oltre a costituire una presenza rassicurante, poteva prevenire eventuali tentativi di afferrare le varie componenti del setting e aiutare lo sperimentatore-agente ad uniformare la durata delle sue azioni, scandendo ad alta voce il tempo con un cronometro.

### 5.6.2.2. Stimoli

#### **Stimoli di familiarizzazione:**

Gli stimoli di familiarizzazione consistevano nell'osservare la palla rossa tracciare una traiettoria curvilinea saltando sopra l'ostacolo per raggiungere il cubo azzurro, colpirlo e trascinarlo avanti di qualche cm. La palla tornava poi alla sua posizione di partenza, mentre lo sperimentatore nascosto riportava il cubo alla sua posizione iniziale (vedi Figura 22a).. All'interno di un trial, quest'evento era ripetuto 4 volte senza interruzioni. Il lato (destro o sinistro) dal quale partiva l'azione della palla per andare a colpire il cubo era accuratamente bilanciato tra le scimmie.

#### **Stimoli test (congruente, incongruente):**

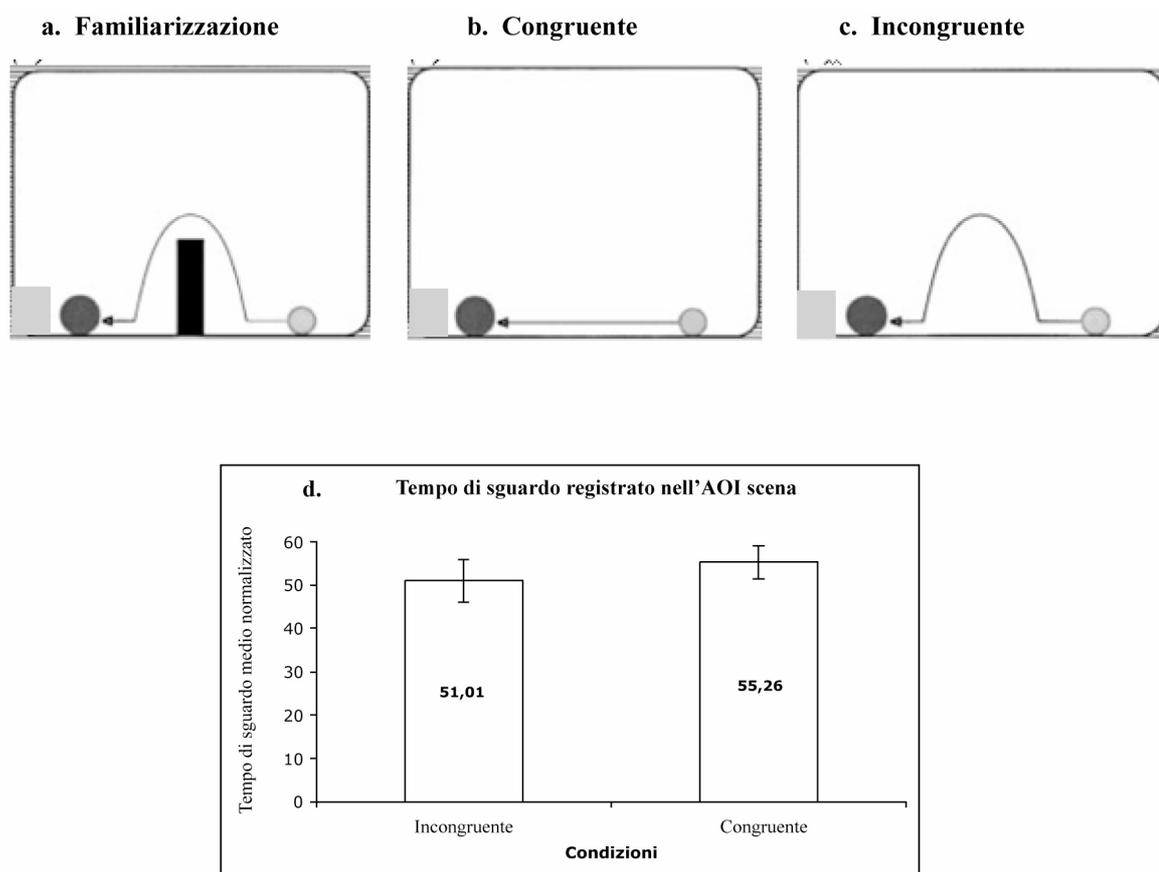
Dopo la familiarizzazione, un pannello veniva alzato davanti al *Teatrino*, in modo da rimuovere l'ostacolo senza essere visti dalla scimmia. Nel nuovo contesto senza ostacoli, due tipi di evento-test venivano presentati.

Gli eventi *congruenti* consistevano nel vedere la palla avvicinare, colpire e trascinare il cubo-target tracciando una nuova linea retta, parallela al tavolo (vedi Figura 22b) mentre durante gli eventi *incongruenti*, la palla compiva il suo movimento seguendo una traiettoria curvilinea simile a quella osservata durante la familiarizzazione (vedi Figura 22c). Il lato (destro o sinistro) dal quale partiva l'azione della palla era accuratamente bilanciato tra le scimmie. Ciascun evento-test era presentato durante 3 trials opportunamente alternati tra di loro secondo un ordine prestabilito (ABABAB o BABABA) e bilanciato tra i soggetti.

### 5.6.2.3. Ipotesi sperimentale

Se l'attribuzione della capacità di raggiungere il proprio fine scegliendo la via più breve considerati gli elementi fisici del contesto fosse estesa a qualsiasi tipo di agente dotato di energia endogena o di movimento autonomo (*self-propelledness*), le scimmie dovrebbero dimostrarsi sensibili all'adeguatezza tra mezzo e fine anche ai movimenti finalizzati di una palla. Quando la palla compie una traiettoria inadeguata alle caratteristiche del contesto, si dovrebbe dunque verificare un livello di sorpresa simile a quello osservato durante gli atti motori incongruenti dello sperimentatore umano dell'Esperimento 1, sessione sperimentale. Se invece l'adeguatezza mezzo-fine venisse valutata soltanto durante

l'osservazione degli atti motori di agenti simili a sé, o comunque di agenti già categorizzati come tali, non si dovrebbero verificare differenze significative tra i tempi di osservazione degli atti motori congruenti o incongruenti di un'agente non canonico oppure potrebbe essere osservata una osservazione maggiore degli eventi "congruenti" perché nuovi rispetto a quelli osservati durante la familiarizzazione.



**Figura 22: Illustrazione schematizzata dei movimenti degli oggetti inanimati presentati nell'Esperimento 4. (a) = evento di familiarizzazione: traiettoria congruente con il contesto; (b) = evento test: traiettoria nuova, congruente con il contesto; (c) = evento test: traiettoria familiare, incongruente con il contesto. Analisi del tempo di sguardo nell'Esperimento 4. (d) = tempo di sguardo medio registrato nell'AOI scena durante gli eventi incongruenti e congruenti. Le barre verticali illustrano l'errore medio.**

### 5.5.3. Risultati

Un' ANOVA ad una via è stata dapprima condotta in modo da verificare che il grado di esposizione agli stimoli di familiarizzazione non sia stato diverso in quest' esperimento da quello registrato durante le sessioni degli Esperimenti 1, 2 e 3. I risultati non hanno evidenziato differenze tra i tempi di osservazione degli eventi di familiarizzazione delle sessioni sperimentali e di controllo dell'Esperimento 1 e quelli dell'Esperimento 2,  $F_{(3; 18)} = 0.834$ ,  $P = 0.492$ ).

In modo da esaminare una potenziale differenza tra i tempi di sguardo durante gli eventi congruenti ed incongruenti nelle due sessioni e per verificare se l'ordine di presentazione dei trials "test" ha esercitato qualche influenza su questa relazione, è stata eseguita un'ANOVA a misure ripetute (2X2) con "Condizione" (Congruente, Incongruente) come fattore entro-soggetti, e Ordine di presentazione (Incongruent first, Congruent First) come fattori tra i soggetti. I risultati non hanno dimostrato nessun interazione o effetto principale,  $F_{(1; 2)} = 0.061$ ,  $P = 0.828$  (vedi Figura 22d). Il test dei Segni non ha evidenziato nessuna tendenza prevalente delle scimmie a guardare un evento piuttosto che un altro, ( $P = 0.617$ ).

## 6.1. DISCUSSIONE

I risultati dell'Esperimento 1 dimostrano che, analogamente ai bambini di 9 mesi e agli scimpanzè, i macachi sono in grado di compiere un'elaborata analisi cognitiva dell'azione finalizzata, non solo distinguendo lo scopo dai mezzi utilizzati per raggiungerlo ma anche costruendosi delle aspettative circa l'azione più probabilmente messa in atto dall'agente, viste le caratteristiche del contesto. La valutazione della congruenza del mezzo (tipo di traiettoria seguita) rispetto al contesto (posizione dell'ostacolo) si esprime attraverso una differenza tra il tempo di osservazione delle azioni che realizzano uno scopo impiegando un mezzo funzionale alle caratteristiche del contesto e quelle che invece utilizzano un mezzo inadeguato.

La presenza di una sensibilità all'adeguatezza dei mezzi rispetto ai fini viene ulteriormente corroborata dall'analisi dei tempi di osservazione del viso dell'agente mentre esegue azioni in contesti differenti. I risultati dimostrano come i macachi tendono a scrutare con maggior intensità il viso dell'agente quando le informazioni circa lo scopo ed il contesto della sua azione non sono sufficienti per prevedere o spiegare il mezzo utilizzato (Esperimento 1, sessione Sperimentale). Posti in situazioni ambigue, i macachi come gli scimpanzè (Russel *et al.*, 1997) tendono quindi a ricavare delle informazioni chiarificatrici dall'osservazione di una persona di riferimento, nel nostro caso: l'agente. Questo comportamento noto come "*social referencing*" viene solitamente osservato nei bambini a partire dall'età di 6 mesi e costituisce un'abilità sociale cruciale dal punto di vista adattativo in quanto permette all'individuo ancora ingenuo di sperimentare il contesto fisico e sociale che lo circonda senza dover affrontare i costi (a volte fatali) che un apprendimento per prova ed errori comporterebbe.

Fino a che punto i dati presentati si accostano a quelli di Gergely e Csibra (1995) visto che il nostro paradigma sperimentale è stato modellato in base a quello dei loro esperimenti? Csibra e Gergely (1999) propongono che la maturazione di una prospettiva intenzionale ("*Intentional Stance*", Dennett, 1987) durante lo sviluppo ontogenetico, passi attraverso la comparsa di una prospettiva teleologica ("*Teleological Stance*"). A differenza dalla prospettiva intenzionale, la quale presuppone la capacità di rappresentarsi gli stati mentali (come le intenzioni) soggiacenti alle azioni dell'altro, la prospettiva teleologica si basa sull'analisi di aspetti concreti ed osservabili della realtà. Il ragionamento teleologico viene descritto come una valutazione normativa dell'efficacia delle azioni finalizzate in funzione della presenza di ostacoli nell'ambiente, fondata su un principio di razionalità. Secondo questo principio di razionalità, i bambini si aspettano che gli agenti in generale, realizzino i loro fini nel modo più diretto possibile date le caratteristiche del contesto. Per gli autori, l'efficienza di un'azione è direttamente correlata alla brevità della traiettoria. Secondo l'ipotesi teleologica, i bambini di 9-12 mesi fanno riferimento a questo sistema interpretativo per attribuire uno scopo alle azioni di agenti umani così come alle azioni di agenti non biologici.

I risultati dell'Esperimento 1 sono dunque sorprendentemente simili a quelli ottenuti da Gergely e Csibra (1995) nei bambini pre-verbali. I risultati dell'Esperimento 2 dimostrano invece che l'efficienza dell'azione viene valutata solo quando l'azione è diretta ad uno scopo osservabile, uno scopo, cioè, che produce un cambiamento percepibile nello stato di realtà. Esattamente come è stato verificato nei bambini di 12 mesi (vedi Phillips & Wellman, 2005), quando i macachi osservano un atto motorio che non comporta interazioni tra un effetto ed un oggetto e quindi che non causa nessun tipo di cambiamento osservabile, la valutazione della sua idoneità rispetto al contesto diventa impossibile.

I risultati dei primi due esperimenti dimostrano dunque che i macachi valutano la relazione tra gli atti motori ed il loro risultato tenendo in considerazione i limiti fisici del contesto. I risultati dell'Esperimento 3, tuttavia, svelano che questa specifica sensibilità all'adeguatezza tra mezzi e fini sparisce quando l'atto motorio ed il suo scopo non sono familiari all'osservatore, quando cioè, non risultano far parte del suo bagaglio esperienziale.

Proponiamo quindi che quando osservano degli stimoli biologici come gli atti motori, i macachi sono in grado di discriminare lo scopo al quale sono diretti grazie ad una loro capacità di stabilire un'implicita equivalenza tra il comportamento dell'altro e ciò che loro stessi sono in grado di fare. Dati raccolti nell'ambito neurofisiologico gettano luce sui meccanismi che potrebbero risultare alla base di questo tipo di equivalenza.

In almeno due aree cerebrali del macaco reciprocamente connesse (F5 e PF/PFG) sono stati registrati dei neuroni con proprietà visuo-motorie, i neuroni mirror, la cui scarica correla sia con l'osservazione che con l'esecuzione di uno stesso atto motorio (vedi Rizzolatti & Craighero, 2004). È stato proposto che il sistema mirror, tramite un meccanismo di corrispondenza diretta tra le azioni osservate (Gallese et al., 1996), udite (Kohler et al., 2002) o addirittura inferite (Umiltà et al., 2001) sia alla base di una forma diretta e pre-riflessiva di comprensione dell'azione. L'esistenza di un sistema mirror reclutanti aree cerebrali omologhe è stato successivamente scoperto negli esseri umani; studi di neuroimaging hanno riportato che le aree del circuito mirror si attivassero con tanta maggiore intensità quanto più alto risultava il grado di corrispondenza tra l'azione osservata e quelle contenute nel repertorio motorio dello spettatore. È stato allora avanzata l'ipotesi che il sistema mirror possa costituire l'impalcatura di base della cognizione sociale, mediante un meccanismo di simulazione pre-riflessiva dell'esperienza altrui sullo stesso substrato nervoso codificante le azioni esperite personalmente ("*Embodied simulation*": Gallese, 2003; 2005).

Un esperimento simile a quello presentato in questa tesi è stato recentemente condotto da Wood et collaboratori (2007) sulle diverse specie di primati non umani che vivono liberamente sull'isola di Cayo Santiago. Gli autori hanno dimostrato che scimpanzè, macachi (macaca *Mulatta*) e scimmie del nuovo mondo (*Sanguinus oedipus*) esattamente come i cani (vedi Range et al., 2007) e i bambini, sono in grado di inferire lo scopo dell'azione altrui (indicare dove nascosto il cibo) grazie all'analisi del contesto in cui si svolge. In un primo esperimento, viene dimostrato che le scimmie fanno la differenza tra gli atti motori intenzionali di un agente (afferrare un barattolo) e quelli accidentali (buttare la mano con il palmo all'insù su un barattolo) e considerano soltanto i primi per ricavare delle informazioni utili al fine di scoprire quale dei due contenitori contiene del cibo. In un secondo esperimento, gli autori dichiarano che i primati non umani sono anche in grado di discriminare lo scopo delle azioni non familiari, come quella di indicare un contenitore contattandolo con il gomito. I primati ricaverrebbero quindi delle informazioni sulla localizzazione del cibo da azioni inusuali soltanto, però, se l'eccentricità del mezzo viene pienamente giustificata dalle costrizioni del contesto (vanno a cercare il cibo nel barattolo indicato con il gomito solo quando lo sperimentatore ha entrambe le mani impegnate a reggere un oggetto). Dato che in questi esperimenti i primati si dimostrano in grado di valutare ed inferire lo scopo di azioni che non appartengono al loro repertorio motorio, gli autori presuppongono l'esistenza di un qualche meccanismo integrativo al sistema mirror che renda conto in maniera più completa della percezione delle azioni nei primati. Questa assunzione va tuttavia confrontata con l'esistenza di una categoria di neuroni mirror, i *tool-responding mirror neurons* localizzati nella porzione più laterale dell'area premotoria ventrale del macaco (F5) (vedi Ferrari et al., 2005). Questi neuroni scaricano sia quando la scimmia afferra un oggetto con la mano o con la bocca, che quando osserva lo

sperimentatore afferrare un oggetto per mezzo di uno strumento che la scimmia non ha mai utilizzato (pinza o bastone). Gli autori avanzarono l'ipotesi che l'esperienza percettiva derivante da una prolungata esposizione visiva abbia in qualche modo potuto plasmare la codifica di quei neuroni mirror. Di fronte all'osservazione quotidiana di un atto motorio che la scimmia solitamente non fa ma che porta ad un effetto noto (e.g.: la presa di possesso dell'oggetto), il circuito mirror potrebbe in qualche modo agevolare il riconoscimento codificando il suo scopo come corrispondente ad uno scopo simile realizzato da un atto motorio appartenente al repertorio motorio dell'animale.

A conferma di quanto sopra esposto, diversi studi sul comportamento di animali domestici come i cani (Miklosi, 2006) o gli scimpanzè cresciuti da esseri umani (Tomasello & Call, 2004), hanno dimostrato che la prolungata esposizione ad un ambiente sociale umano può determinare la comparsa di una sensibilità per i segnali tipicamente umani di comunicazione intenzionale, come l'indicare con il dito un luogo o un oggetto.

Non sarebbe dunque impossibile che il comportamento espresso dai primati non umani nello studio di Wood e collaboratori non risulti dalla capacità di cogliere il significato meta-rappresentativo del gesto d'indicazione in quanto frutto dell'intenzione dello sperimentatore di comunicare loro la collocazione del cibo. Un tale comportamento potrebbe più semplicemente derivare dal riconoscimento dello scopo dell'atto motorio osservato: il contatto o l'interazione di una parte del corpo con un oggetto. Anche se l'atto motorio (indicare con il gomito) non fa parte del repertorio motorio dell'animale, le conseguenze che esso comporta risultano tuttavia note (interazione tra effettore ed oggetto) e possono quindi essere interpretate sulla base di atti motori equifinali e tipici del repertorio delle scimmie. Diversi studi di neurofisiologia possono ulteriormente confermare come la codifica neurale dello scopo dell'azione prescindano sia dal tipo di effettore utilizzato (Rizzolatti et al., 1988) che dalla sequenza di movimenti eseguita per realizzarlo (Umiltà et al., 2008).

Collassando i due esperimenti di Wood, i risultati di questo studio esprimono la capacità dei primati non umani di considerare un atto motorio come diretto ad un fine solo quando il mezzo impiegato per contattare l'oggetto (scopo familiare alle scimmie) risulta essere funzionalmente coerente con le limitazioni fisiche del contesto (prendere contatto con un barattolo tramite l'afferramento manuale quando le mani sono libere oppure con il gomito quando entrambe le mani sono visibilmente impegnate). Qualora il mezzo scelto non risulti in diretta relazione funzionale con il contesto, il significato del suo scopo viene a mancare e, non considerando l'atto motorio informativo, i macachi cercano il cibo a caso in un barattolo o nell'altro. I dati di Wood possono quindi essere interpretati ad un livello molto basilare che non implica l'esistenza di un principio di razionalità ed in questo frangente, rinforzare l'interpretazione dei risultati del nostro studio. Quando lo scopo di un'azione è familiare oppure trova un'equivalenza nel repertorio motorio dell'animale, i primati non umani sono in grado di valutare l'efficacia funzionale del mezzo scelto rispetto alle potenziali limitazioni della situazione.

I risultati dell'Esperimento 3 dimostrano invece che, quando l'azione osservata oppure il suo scopo sono estranei alla scimmia, la sensibilità all'adeguatezza tra mezzo e fine sparisce. Un'obiezione può essere sollevata riguardo all'interpretazione di questi dati unicamente in funzione del repertorio motorio dell'animale. Poiché in questo esperimento, l'azione osservata era al contempo sconosciuta da un punto di vista motorio e percettivo, un'interpretazione univoca dei dati raccolti risulta difficile, in quanto essi potrebbero risultare da una carenza di esperienza motoria così come da un'insufficiente esperienza percettiva. Esperimenti futuri potranno chiarire se l'allenamento motorio o una prolungata esposizione ad un'azione sconosciuta, risulti sufficiente per poterne successivamente discriminare lo scopo.

L'accumulo di dati provenienti da studi elettrofisiologici sulle scimmie e da studi di neuroimaging sugli esseri umani sembrano tuttavia indicare l'importanza del ruolo ricoperto dall'esperienza motoria nella percezione e nella comprensione dell'azione finalizzata. Innanzitutto, i dati neurofisiologici sopra riportati hanno dimostrato che particolari classi di neuroni mirror cominciano a scaricare in relazione ad un'azione non familiare sia dopo una lunga esposizione visiva (Ferrari et al., 2005) che dopo un periodo di allenamento motorio (Umiltà et al., 2008). I risultati di entrambi gli esperimenti sembrano suggerire che quando un'azione diventa familiare, a prescindere dalla fonte percettiva o motoria di questa familiarizzazione, è comunque sempre attraverso un meccanismo che ne discrimina lo scopo (prendere possesso di un oggetto) facendolo corrispondere ad uno scopo simile ed intrinseco ad un'azione appartenente al repertorio motorio. Esperimenti condotti sugli umani hanno dimostrato l'influenza dell'esperienza percettiva nella riorganizzazione del sistema motorio. Uno studio utilizzando la tecnica della stimolazione magnetica transcranica (*TMS*, Porro et al., 2007) ha confrontato gli effetti dell'esercizio quotidiano rispetto all'osservazione di un terzo mentre compie un'adduzione dell'indice e del medio, sul grado di forza impiegato dai soggetti osservatori e da quelli allenati per compire la medesima azione. Gli autori hanno verificato un aumento di forza nella mano allenata dei soggetti con esperienza motoria, mentre nei soggetti con esperienza percettiva, l'aumento di forza è stato registrato in entrambe le mani. Questi dati sono stati corroborati dalla registrazione di potenziali evocati motori di maggiore ampiezza durante l'esecuzione del movimento rispetto ai periodi prima e dopo l'allenamento. Un altro studio di neuroimaging (Ertelt et al., 2007) ha dimostrato come durante la manipolazione di oggetti, le aree cerebrali reclutate dal circuito mirror risultavano attivate in modo maggiore nei pazienti che avevano seguito un programma di riabilitazione neuromotoria prevedente sia un allenamento motorio che un'esposizione visiva alle azioni esercitate rispetto a quelli che avevano seguito un semplice allenamento motorio. D'altra parte, molti studi di risonanza magnetica funzionale (fMRI) hanno testimoniato del fondamentale impatto della familiarità motoria sull'attivazione del circuito mirror durante l'osservazione di un'azione.

A partire dallo studio di Buccino e collaboratori (2004) dimostrante che le aree mirror non si attivavano quando l'azione osservata era troppo lontana dal repertorio motorio dell'osservatore, molti altri studi hanno dimostrato che l'attivazione del circuito mirror dipende dal grado di somiglianza tra ciò che il soggetto sa fare e ciò che osserva fare dagli altri (Calvo-Merino et al., 2005; Cross et al., 2006; Casile et al., 2006, Reithler et al., 2007). I diversi contributi dell'esperienza percettiva e motoria rispetto all'elaborazione di un'azione osservata sono stati oggetto di studio di un recente esperimento fMRI (Calvo-Merino et al., 2006). I risultati hanno rivelato una maggiore attivazione del sistema mirror quando le azioni osservate corrispondevano a quelle che lo spettatore eseguiva quotidianamente rispetto a quando le azioni erano quelle che l'osservatore solitamente vedeva eseguire da altri ma di cui non aveva alcun'esperienza motoria. Ulteriori dati provenienti dalla Psicologia dello Sviluppo (Sommerville & Woodward, 2005) hanno evidenziato che se i bambini di tre mesi hanno avuto in precedenza l'occasione di manipolare un guanto di velcro, osservando successivamente l'atto di afferrare di un oggetto con il medesimo guanto, saranno in grado di discriminare lo scopo. Ciò non avviene con il gruppo di bambini che hanno soltanto osservato il guanto senza usarlo durante il periodo precedente al test.

Anche se gli esperimenti comportamentali presentati in questa tesi non forniscono dati diretti sui meccanismi neurali soggiacenti all'osservazione delle azioni compiute dallo sperimentatore, l'ipotesi più plausibile è che i macachi valutino le azioni osservate sulla base della loro congruenza con una loro rappresentazione motoria. L'esperienza motoria

consolidata attraverso la quotidiana programmazione ed esecuzione di azioni manuali in un determinato contesto (vedi Fogassi et al., 2005), potrebbe promuovere l'attivazione automatica degli stessi clusters neurali durante l'osservazione di un'azione che presenti una simile adeguatezza al contesto. E' allora possibile ipotizzare che quando le scimmie vengono familiarizzate con l'osservazione di un agente che esegue azioni conformi al loro repertorio motorio in un determinato contesto (come ad esempio il fatto di passare al di sopra di un ostacolo per afferrare l'oggetto nascosto dietro, vedi la sessione sperimentale dell'Esperimento 1), l'attivazione di un meccanismo di simulazione incarnata (*embodied simulation*) conduca automaticamente alla percezione dell'altro come un agente *simile a sé* (vedi Meltzoff, 2007), le cui azioni saranno prevedibili in base alle caratteristiche fisiche della situazione (vedi eventi-test congruente versus incongruente).

Questa prevedibilità si verifica tuttavia soltanto quando gli atti motori sono altamente consueti all'osservatore poiché nella condizione in cui la scimmia viene familiarizzata con azioni inadeguate al contesto (Esperimento 1, sessione di controllo), con movimenti non finalizzati ad uno scopo osservabile (Esperimento 2) o con azioni non familiari (Esperimento 3), le azioni osservate non vengono simulate, l'agente non viene riconosciuto come un entità simile a sé e quindi non si verifica nessun tipo di previsione circa le sue potenziali azioni.

I dati presentati trovano un particolare riscontro nello studio della comprensione dell'azione durante lo sviluppo ontogenetico. Una grande quantità di studi ha dimostrato come entro il primo anno di vita i bambini imparino non solo a controllare l'esecuzione delle loro azioni in funzione di un determinato effetto ma anche a discriminare e a riconoscere lo scopo dell'azione altrui (vedi Tomasello, 1999; Camaioni, 1992; Rochat, 1995; 1999; 2001). Queste capacità sembrano intrinsecamente correlate all'emergenza di nuove abilità motorie. A sei mesi, i bambini riconoscono lo scopo degli atti motori più familiari (Woodward, 1998); a un anno di vita, sono in grado di rappresentarsi lo scopo distale di una serie di atti motori concatenati mentre a dieci mesi, età di transizione, lo scopo distale viene compreso soltanto dai bambini che sono già in grado di compiere azioni con un simile livello di complessità (Sommerville et al., 2005). Infine, lo studio di Falks-Ytter e collaboratori (2006) ha dimostrato che la comprensione delle azioni diventa tanto più astratta quando più maturo è il soggetto che le osserva.

Nonostante le ripetute dimostrazioni dell'esistenza di un solido legame tra azione e percezione, diversi studi sembrano suggerire che la comprensione dell'azione negli esseri umani poggi su abilità cognitive astratte, svincolate dalla maturazione di una qualsiasi esperienza. I bambini sono in grado di discriminare lo scopo dell'azione di agenti non-biologici bi-dimensionali (Gergely & Csibra, 1995; Csibra & Gergely, 1998; 1999), riconoscono anche l'obiettivo di azioni insolite purché l'effetto dell'azione sia reso saliente (Király et al., 2003; Csibra, 2007a) e/o purché l'agente dotato di energia endogena, dimostri di realizzare il suo scopo tramite diversi tipi di azioni (Biro & Leslie, 2007).

I risultati dell'Esperimento 4 dimostrano che a differenza dei bambini testati da Gergely e colleghi (1995) ma similmente a quelli testati da Woodward (1998) e Falks-Ytter e collaboratori (2006), i macachi non sono in grado di discriminare lo scopo delle azioni svolte da agenti non biologici come le forme tridimensionali, anche se queste appaiono dotate di energia endogena (la mano che le muove è invisibile) e provocano un effetto tangibile nella realtà osservata. Stando ai dati di Gergely, sembra quindi che la capacità di discriminare lo scopo e di valutare l'adeguatezza funzionale del mezzo operi ad un diverso livello di astrattezza nei bambini e nelle scimmie.

Recentemente, Vallortigara e collaboratori (2004) hanno dimostrato, nei pulcini, la presenza di una preferenza innata per i movimenti biologici. Gli uccellini privi di stimolazioni visive fin dalla nascita, avvicinano spontaneamente ed in modo preferenziale

gli stimoli formati da puntini luminosi che riproducono il movimento biologico di un pari o di un predatore rispetto alle animazioni casuali. Questi risultati sono stati da poco riprodotti con i neonati umani, testati a 36 ore dalla nascita (Simion et al., 2008). Questi ultimi dati risultano particolarmente calzanti alle nostre ipotesi in quanto suggeriscono l'esistenza in diverse specie, di una predisposizione innata a discriminare i movimenti biologici. L'evoluzione di un sistema che permetta il riconoscimento degli stimoli biologici e quindi di produrre un'adeguata risposta comportamentale (l'avvicinarsi o l'allontanarsi), ha una valenza enorme al fine della sopravvivenza dell'individuo (Blackmore & Decety, 2001) ma costituisce anche un classico esempio di sistema neurale preriflessivo di percezione-infunzione-dell'azione. Studi fMRI sugli esseri umani hanno localizzato nell'emisfero destro, l'attivazione selettiva della porzione posteriore dell'area STS durante l'osservazione di puntini luminosi riproducenti movimenti biologici (Grossman et al., 2001; Grèzes et al., 2001). Questa area cerebrale corrisponderebbe all'area STP nel macaco che riceve informazioni visive sia dalla via ventrale (*Ventral stream*, percezione per il riconoscimento) che dalla via dorsale (*Dorsal stream*, percezione per l'azione). La combinazione di queste informazioni visive potrebbe risultare fondamentale per riconoscimento dei movimenti degli altri esseri animati, per la loro affiliazione ad una categoria benevole o di minaccia, per la previsione quindi delle loro azioni future e l'elaborazione di una risposta adeguata. A pari modo, il sistema mirror (di cui l'area STS è considerata parte integrante) coordinando l'informazione percettiva con una conoscenza motoria di base agevola la comprensione dell'azione codificandone modi e scopo sulla base dell'esperienza motoria dell'osservatore (Rizzolatti & Sinigaglia, 2006). La discriminazione del movimento biologico e la percezione dell'altro come agente diretto alla realizzazione di uno scopo sembrano quindi fondarsi su substrati neurali simili tra i primati e potrebbero allora rendere conto dell'evoluzione filogenetica della comprensione delle azioni.

## 6.2. Conclusione

In conclusione, i dati riportati da questa serie di studi comportamentali si aggiungono alla lunga tradizione sperimentale volta a paragonare aspetti della cognizione sociale dei primati umani e non umani, evidenziando una certa similitudine per quanto riguarda la capacità di riconoscere e valutare l'efficacia di un atto motorio in base al legame intrinseco esistente tra azione e percezione. I dati riportati suggeriscono come l'esperienza motoria incidendosi nel sistema mirror costituisca un elemento fondamentale per l'evoluzione della capacità umana di riconoscere il comportamento intenzionale degli altri. Sosteniamo quindi che l'elaborazione diretta dell'adeguatezza funzionale delle azioni diventate familiari attraverso la loro esperienza in prima persona sia il precursore filogenetico della comprensione dell'intenzione.

## 7. CONCLUSIONE GENERALE

Quali sono i meccanismi tramite i quali l'azione finalizzata viene codificata, rappresentata, discriminata e compresa? La scoperta dell'esistenza di un sistema mirror comune ai primati umani e non-umani ha dimostrato la natura intrinsecamente intersoggettiva della cognizione sociale, dove la codifica corticale dell'azione altrui attiva un sistema di corrispondenza diretto e preriflessivo ("direct matching") tra la rappresentazione visiva e/o acustica dell'azione altrui e la rappresentazione motoria propria della stessa azione.

Poiché al giorno d'oggi pressoché nessun studio è riuscito a fornire una risposta chiara e definitiva sui processi di maturazione e di trasformazione del circuito mirror e quindi circa la plasticità funzionale dei neuroni che lo costituiscono, il dibattito sulla natura innata o appresa della cognizione sociale si trasferisce d'autorità nell'ambito delle Neuroscienze.

Abbiamo visto come numerose ricerche nell'ambito della Psicologia dello Sviluppo hanno dimostrato come la precoce comparsa della capacità di discriminare ed anticipare lo scopo dell'azione fosse inizialmente strettamente correlata all'esperienza motoria del bambino (Woodward *et al.*, 1998; Falcks-Itter *et al.*, 2006). Alcuni studi (Birò and Leslie, 2007; Jovanovic *et al.*, 2003) hanno tuttavia dimostrato che se il risultato dell'azione produce un cambiamento osservabile nello stato di realtà, i bambini sono in grado di discriminare lo scopo a prescindere dalla loro esperienza, estendendo questa sensibilità anche alle azioni non-biologiche. Qual è allora il meccanismo soggiacente alla capacità di interpretare le azioni anche non familiari?

Potrebbe esistere un processo alternativo grazie al quale la sola esperienza percettiva sostituendosi ad un'esperienza motoria carente, renderebbe possibile la comprensione dello scopo? Un recente studio di elettrofisiologia (Ferrari *et al.*, 2005) ha riportato l'attivazione di neuroni mirror registrati nella porzione laterale della corteccia premotoria ventrale durante il momento della presa di possesso del cibo mediante strumenti che la scimmia non aveva mai imparato ad usare. Gli autori spiegavano i loro dati proponendo che la prolungata esposizione alla manipolazione di questi strumenti da parte degli sperimentatori avrebbe permesso che, nonostante l'estraneità motoria dell'azione, il suo scopo distale fosse estratto e fatto corrispondere alla rappresentazione motoria di un'azione contenuta nel repertorio motorio dell'osservatore e codificante lo stesso scopo.

I dati elettrofisiologici riportati in questa tesi dimostrano che è lo scopo distale e non quello prossimale ad essere codificato nella corteccia premotoria del macaco; questi risultati confermano ulteriormente l'organizzazione della rappresentazione corticale dell'azione nei termini del suo scopo, gettando luce sui processi neurali soggiacenti all'esecuzione ma soprattutto alla comprensione delle azioni equifinali. Dall'altra parte, i dati comportamentali indicano che la sensibilità dei macachi all'adeguatezza funzionale del mezzo rispetto al contesto, rimane limitata alle azioni biologiche dirette ad uno scopo riconducibile a quello di un atto motorio familiare.

L'insieme di questi risultati permettono di delineare l'esistenza di un meccanismo neurale comune tra i primati, che permette il riconoscimento dell'azione tramite la codifica diretta del suo scopo. Questo sistema potrebbe tuttavia distinguersi nella specie umana per un maggiore livello di astrazione che spiegherebbe la flessibilità cognitiva dimostrata dagli umani nella capacità di attribuire uno scopo ad un ampio spettro di azioni e di agenti. Questa maggiore astrattezza potrebbe quindi risultare alla base della capacità specie-specifica di riprodurre, dopo averlo osservato negli altri, un comportamento non familiare, per realizzare uno scopo altrimenti raggiungibile mediante un'azione più consuet

## 8. RINGRAZIAMENTI

Giunta alla fine del mio percorso di dottoranda, è arrivato il momento di fermarmi un po' per riprendere fiato e guardare la strada accademica che si è costruita giorno per giorno sotto i miei passi, consapevole che la sua concretizzazione non sarebbe potuta avvenire al di fuori di un'intenso lavoro di co-costruzione, coinvolgente a diversi livelli, molte persone.

La mia gratitudine si rivolge in primo luogo al Professore Rizzolatti, padre fondatore di un istituto di ricerca da molti considerato come "la culla della ricerca sulla cognizione sociale". I frutti scientifici del Dipartimento di Neuroscienze di Parma devono la loro fama internazionale principalmente al denso lavoro di collaborazione di un gruppo di scienziati provenienti da settori eterogenei, accomunati dall'amore della conoscenza, dal rigore e dall'onesta scientifica. Sono infinitamente grata al Professore Rizzolatti e ai Professori Gallese, Luppino, Fogassi, Gentilucci, Riggio, Buccino, Ferrari, Rozzi ed Umiltà per avermi dato l'opportunità di acquisire una forma mentis scientifica in questo centro d'eccellenza.

Un grazie particolare va al mio tutor, Vittorio Gallese, per avermi guidata e sostenuta con infinito tatto e sensibilità negli alti e bassi della mia formazione. Un ricercatore a 360°, che ha saputo elevarsi al di sopra del suo stretto dominio di ricerca per costruire intorno alle sue idee, ponti interdisciplinari. Ringrazio il Professore Fadiga per i suoi suggerimenti scientifici e per la generosità con cui ha messo alla mia disposizione strumentazione scientifica ed animali sperimentali.

Grazie alla mia squadra di ricerca: a Maria Alessandra Umiltà per il suo inalterabile buon umore, la sua chiarezza e i suoi insegnamenti, a Luca Nanetti, Luca Milito e Ivo Stoianov per il loro sostegno informatico, a Ludovic Escola e Liza Aziz-Zadeh che mi hanno insegnato che si può diventare bravi scienziati anche senza per forza assumere l'atteggiamento di una rigida guardia svizzera (!), grazie anche ai due *Enfants terribles*, Ahmad Jezzini e Fausto Caruana che hanno avuto, tra altro, il merito di sopportare con umorismo il mio carattere lunatico.

Ringrazio lo squadrone dei colleghi per l'amicizia, i momenti di relax e la collaborazione: Abdel, Elena, Marcio per l'accuratezza e la disponibilità con cui ha A VOLTE corretto la grammatica italiana delle mie frasi, la Stefi per la sua disponibilità e la sua maestria in chirurgia, Francescona, Franceschina, le due Moniche, quella riccia e quella liscia, Shonia, Sarettina, Gino, Cinzia, Luca e Marc per il loro aiuto in statistica e Fabian per il suo fantastico programma di analisi cinematografica.

Grazie a Mimmo e Nadia, per la loro amicizia solida e sincera. Grazie alle mie amiche-coinquilline di Parma, Valeria Albonetti, Cinzia Di Dio, Sara Pellegrino e Francesca Rodà, preziose compagne di strada con le quali ho condiviso profonde conversazioni e grandi serate etiliche. Grazie a Alice Roy e Alessandro Farné, amici e fratelli maggiori nel campo della ricerca, che con grande pazienza hanno ascoltato le innumerevoli prove generali dei miei temuti seminari. Grazie ai miei amici torinesi, liguri, pugliesi e svizzeri, dall'affetto incorrumpibile dal tempo e dalla distanza.

Grazie a mia madre per avermi insegnato ad essere ad un tempo creativa e rigorosa, grazie a mio padre per avermi insegnato a pormi le domande giuste e per l'affetto e l'entusiasmo con cui ha seguito le mie ricerche. Grazie infine a Manou e Milé, i miei amati nonni ultraottantenni che continuano ad insegnarmi che la vita va vissuta con passione.

Dedico questo lavoro a Donato, il mio compagno di vita che con grande amore e rispetto ha saputo starmi vicino durante questi anni.

## 9. BIBLIOGRAFIA

- Altschuler, E.L., Vankov, A., Wang, V., Ramachandran, V.S., Pineda, J.A (1997). Person see, person do: human cortical electrophysiological correlates of monkey see monkey do cell. *Soc. Neurosc., Abstracts*, 719.17.
- Altschuler, E.L., Vankov, A., Hubbard, E.M., Roberts, E., Ramachandran, V.S. Pineda, J.A (2000). Mu wave blocking by observation of movement and its possible use as a tool to study theory of others minds. *Soc. Neurosc., Abstracts*, 68.1.
- Alexander, G.E. & Crutcher M.D. (1990a) Preparation for movement: neural representations of intended direction in three motor areas of the monkey. *J Neurophysiol.* 64: 133-50.
- Alexander, G.E., Crutcher, M.D. (1990b). Neural representations of the target (goal) of visually guided arm movements in three motor areas of the monkey. *J Neurophysiol.* 64(1):164-78.
- Andersen, R.A., Buneo, C.A. (2002). Intentional maps in posterior parietal cortex. *Annu Rev Neurosci.*25, 189-220.
- Anderson J.R, Reder L.M., Lebiere C. (1996). Working memory: activation limitations on retrieval.. *Cognit Psychol.* 30(3), 221-256.
- Anisfeld, M., Turkewitz, G., Rose, S., Rosenberg, F., Sheiber, F., & Couturier-Fagan, D. (2001). No compelling evidence that newborns imitate oral gestures. *Infancy*, 2, 111–122.
- Arbib, M.A. (2002). Beyond the mirror system: imitation and evolution of language. In: *Imitation in animals and artifacts* A cura di Nehaniv, C., Dautenhahn, K. eds. MIT Press, Boston (MA), pp. 229-280-
- Arbib, M.A. (2005). From monkey-like action recognition to human language: an evolutionary framework for neurolinguistics. *Behavioral and Brain Sciences*, 28,105-167.
- Baillargeon R, Spelke E, Wasserman S. (1985). Object permanence in 5-month-old infants. *Cognition* 20: 191–208
- Baldissera, F., Cavallari, P., Craighero, L., & Fadiga, L. (2001). Modulation of spinal excitability during observation of hand actions in humans. *Eur J Neurosci*, 13(1), 190-4.
- Baron-Cohen, S. (1991). Precursors to a theory of mind: understanding attention in others. In *Natural theories of mind* A. Whiten, ed. (Oxford: Basil Blackwell), pp. 233-251.
- Baron-Cohen, S. (1994). How to build a baby that can read minds: Cognitive mechanisms in mind reading. *Cahiers de Psychologie Cognitive (Current psychology of Cognition)*, 13 (5), 1-40.

- Baron-Cohen, S. (1995). *Mindblindness. An essay on autism and theory of mind*. Cambridge, MA: MIT Press.
- Baron-Cohen, S., Leslie, A.M., Frith, U. (1995). Does the autistic child have a “theory of mind”?. *Cognition*, 4, 37-46.
- Barrett L, Henzi P (2005) The social nature of primate cognition. *Proceedings of the Royal Society of London B* 272: 1865–1875.
- Barrett, L., Henzi, P., Rendall, D. (2007). Social brains, simple minds: does social complexity really require cognitive complexity? *Philosophical Transaction of the Royal Society of London B Biological Sciences*, 362(1480), 561-575.
- Bartsch, K., Wellman, H.M. (1995). *Children talk about the mind*. New York: Oxford University Press.
- Berti, A., Frassinetti, F. (2000). When far becomes near: remapping of space by tool use. *J. Cogn. Neurosci.* 12(3), 415-20.
- Binkofski, F., Buccino, G., Posse, S., Seitz, R.J., Rizzolatti, G., Freund, H. (1999). A fronto-parietal circuit for object manipulation in man: evidence from an fMRI-study. *Eur. J. Neurosci.* 11(9), 3276-86.
- Biro, S. and Leslie, A.M. (2007). Infant’s perception of goal-directed actions: development through cue-based bootstrapping. *Dev. Sc.* 10 3, 379-398.
- Blackmore, S.J., and Decety, J. (2001). From the perception of action to the understanding of intention. *Nature Rev.* 2, 561-567.
- Blackmore, S.J., Bristow, D., Bird, G., Frith, C., and Ward, J. (2005). Somatosensory activation during the observation of touch and a case of vision-touch synaesthesia. *Brain* 128, 1571-1583.
- Bremmer F, Schlack A, Shah NJ, Zafiris O, Kubischik M, Hoffmann K, Zilles K, Fink GR. (2001) Polymodal motion processing in posterior parietal and premotor cortex: a human fMRI study strongly implies equivalencies between humans and monkeys. *Neuron*, Jan; 29(1):287-96.
- Buccino G, Binkofski F, Fink GR, Fadiga L, Fogassi L, Gallese V, Seitz RJ, Zilles K, Rizzolatti G, Freund HJ. (2001) Action observation activates premotor and parietal areas in a somatotopic manner: an fMRI study. *European Journal of Neuroscience*, Jan; 13(2): 400-404.
- Buccino, G., Lui, F., Canessa, N., Patteri, I., Lagravinese, G., Benuzzi, F., Porro, C.A., and Rizzolatti, G. (2004). Neural circuits involved in the recognition of actions performed by nonconspecifics: An fMRI study. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 16, 114-126.

- Butterworth, G., & Hicks, L. (1977) Visual proprioception and postural stability in infancy. A developmental study. *Perception*, 6, 255–262.
- Butterworth, G., & Cicchetti, D. (1978) Visual calibration of posture in normal and motor retarded Down syndrome infants. *Perception*, 7, 513-525.
- Brodmann, K. (1909). *Vergleichende Lokalisationslehre der Grosshirnrinde*. Leipzig: Barth.
- Bruce, C., Desimone, R., & Gross, C. G. (1981). Visual properties of neurons in a polysensory area in superior temporal sulcus of the macaque. *J Neurophysiol*, 46(2), 369-84.
- Calvo-Merino B., Glaser, D.E, Grezes, J., Passingham, R.E., Haggard, P. (2005). Action observation and acquired motor skills: an FMRI study with expert dancers. *Cerebral Cortex*, 15, 1243-1249.
- Calvo-Merino, B., Grèzes, J., Glaser, D.E., Passingham, R.E., Haggard, P. (2006). Seeing or doing? Influence of visual and motor familiarity in action observation. *Current Biology*, 16(19), 1905-1910.
- Call, J. and Tomasello, M. (1998). Distinguishing intentional from accidental actions in orangutans, chimpanzees, and human children. *J. of Comp.Psychol.* 112, 196-206.
- Call, J. and Tomasello, M. (1999). A nonverbal false-belief task: The performance of chimpanzees and human children. *Child Dev.* 70, 381-395.
- Camaioni, L. (1992). Mind knowledge in infancy: the emergence of intentional communication. *Early Development and Parenting*, 1 1, 15-22.
- Campbell, A.W. (1905). *Histological studies on the localization of cerebral function*. Ed. Cambridge University Press.
- Carey, S. (1985). *Conceptual Change in Childhood*. Cambridge, MA: MIT Press.
- Carpenter, M., Nagell, K., Tomasello, M. (1998). Social cognition, joint attention, and communicative competence from 9 to 15 months of age. *Monogr Soc Res Child Dev.* 63(4), 1-143.
- Carpenter, M., Call, J., Tomasello, M. (2005). Twelve- and 18-month-olds copy actions in terms of goals. *Dev Sci.* 8(1), 13-20.
- Carr, L., Iacoboni, M., Dubeau, M.-C. Mazziotta, J. C., Lenzi, G. L. (2001) Observing and imitating emotion: implications for the neurological correlates of empathy. Paper presented at the First Int. Conf. of Social Cognitive Neuroscience, Los Angeles, 24–26.
- Casile, A. and Giese, M.A. (2006). Nonvisual motor training influences biological motion perception. *Curr.Biol.* 16, 69-74.

- Caviglia, G. (2005). *Teoria della Mente, Attaccamento Disorganizzato, Psicopatologia*. Roma: Carocci..
- Cerri, G., Shimazu, M., Maier, M.A. and Lemon, R. (2003). Facilitation from ventral premotor cortex of primary motor cortex outputs to macaque hand muscles. *J.Neurophysiol.* 90, 832-842.
- Cochin, S., Barthelemy, C., Lejeune, B., Roux, S., & Martineau, J. (1998). Perception of motion and qEEG activity in human adults. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol*, 107(4), 287-95.
- Cochin, S., Barthelemy, C., Roux, S., & Martineau, J. (1999). Observation and execution of movement: similarities demonstrated by quantified electro-encephalography. *Eur J Neurosci*, 11(5), 1839-42.
- Cohen-Seat, G., Gastaut, H., Faure, J., Heuyer, G. (1954). Etudes expérimentales de l'activité nerveuse pendant la projection cinématique. *Rev. Int. Filmol.*, 5, 7-64.
- Colby, C.L., Goldberg, M.E. (1999). Space and action in parietal cortex. *Ann. Rev. Neurosc.* 22, 319-349.
- Corbetta, M. (1998). Frontoparietal cortex networks for directing attention and the eye to visual locations: identical, independent or overlapping neural systems? *Proc.Natl.Acad.Sci. USA*, 95, 831-838.
- Cross, E.S., de C. Hamilton, A.F., and Grafton, S.T. (2006). Building a motor simulation de novo: Observation of dance by dancers. *NeuroImage* 31, 1257-1267.
- Crutcher, M.D., Alexander, G.E. (1990). Movement-related neuronal activity selectively coding either direction or muscle pattern in three motor areas of the monkey. *J Neurophysiol.*64 (1),151-63.
- Csibra, G., & Gergely, G. (1998) The teleological origins of mentalistic action explanations: A developmental hypothesis. *Developmental Science*, 1, 255-259.
- Csibra, G., Gergely, G., Birò, S., Koòs, O. and Brockbank, M. (1999). Goal attribution without agency cues: the percetion of “pure reason” in infancy. *Cogn.* 72, 237-267.
- Csibra, G., Birò, S., Koòs, O. and Gergely, G. (2003). One-year-old infants use teleological representations of actions productively. *Cogn. Sci.* 27, 111-133.
- Csibra, G. (2005). Mirror neurons and action understanding. Is simulation involved? <http://www.interdisciplines.org/mirror>.

- Csibra, G. (2007a). Goal attribution to inanimate agents by 6.5-months-old infants. (In press) *Cogn.*
- Csibra, G. (2007b, in press). Action mirroring and action understanding: An alternative account. In Haggard, P., Rosetti, Y. & Kawato, M. (eds.) *Sensorimotor foundations of higher cognition. Attention and performance.*
- Csibra G, Gergely G. (2007). 'Obsessed with goals': functions and mechanisms of teleological interpretation of actions in humans. *Acta Psychol* (124(1):60-78. Review.
- Dasser, V. (1988). Mapping social concepts in monkeys. In R.W. Byrne & A. Whiten (Eds.), *Machiavellian intelligence. Social expertise and the evolution of intellect in monkeys, apes and humans* (pp. 85-93). New York: Oxford University Press.
- Decety, J. & Chaminade, T., Meltzoff, A.N. (2002). Knowing our imitations, by India Morrison. *Trends in Cognitive Science.*
- Dennett, D.C. (1987). *The intentional stance.* (Cambridge MA: Bradford Books/MIT Press).
- Di Pellegrino, G., Fadiga, L., Fogassi, L., Gallese, V., & Rizzolatti, G. (1992). Understanding motor events: a neurophysiological study. *Exp Brain Res*, 91, 176-180.
- Dunbar, R.I.M. (1992). Neocortex size as a constraint on group size in primates. *Journal of Human Evolution*, 20, 469-493.
- Dunkeld, J, Bower, T. G. R. (1980) Infant response to impending optical collision *Perception* 9, 549-554.
- Ebisch, S.J.H., Perrucci, M.G., Ferretti, A., Del Gratta, C., Romani, G.L., and Gallese, V. (in press). The sense of touch: embodied simulation in a visuo-tactile mirroring mechanism for the sight of any touch. *J. of Cogn. Neuroscience.*
- Emery, N.J. (2000). The eyes have it: the neuroethology, function and evolution of social gaze. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews* 24 6, 581-604.
- Ertelt, D., Small, S., Solodkin, A., Dettmers, C., McNamara, A., Binkofski, F., and Buccino, G. (2007). Action observation has a positive impact on rehabilitation of motor deficits after stroke. *NeuroImage* 36 2, 164-173.
- Fadiga, L., Fogassi, L., Pavesi, G., & Rizzolatti, G. (1995). Motor facilitation during action observation: a magnetic stimulation study. *J Neurophysiol*, 73(6), 2608-11.
- Fadiga L, Craighero L. (2004) Electrophysiology of action representation. *Journal of Clinical Neurophysiology* May-Jun; 21(3):157-69.
- Falck-Ytter, T., Gredeback, G. and von Hofsten C. (2006). Infant predict other people's action goals. *Nature Neuroscience*, 9 (7), 878-9.

- Fantz R. (1958). Pattern vision in young infants. *The Psychological Record* 8: 43–47.
- Fantz, R. L. (1963) Pattern vision in newborn infants. *Science* 140, 296-297.
- Farah, M. (1990). *Visual agnosia : disorders of object recognition and what they tell us about normal vision*. MIT Press, Bradford Books.
- Farnè, A., Làdavas, E. (2000). Dynamic size-change of hand peripersonal space following tool use. *Neuroreport*. 11(8),1645-9.
- Farnè, A., Serino, A., Làdavas, E. (2007). Dynamic size-change of peri-hand space following tool-use: determinants and spatial characteristics revealed through cross-modal extinction. *Cortex* 43(3):436-43.
- Fecteau, S., Lepage, J.F., & Theoret, H. (2006). Autism spectrum disorder: seeing is not understanding. *Current Biology*, 16 (4), 131–133.
- Ferrari, P.F, Kohler, E., Fogassi, L., Gallese, V. (2000). The ability to follow eye gaze and its emergence during development in macaque monkeys..*Proc Natl Acad Sci* 5;97(25),3997-4002.
- 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. *Eur.J.Neurosc.* 17: 1703-14.
- Ferrari, P.F., Rozzi, S., and Fogassi, L. (2005). Mirror neurons responding to observation of actions made with tools in monkey ventral premotor cortex. *J. Cog. Neurosc.* 17 2, 212-226.
- Ferrari, P.F., Visalberghi, E., Paukner, A., Fogassi, L., Ruggiero, A., & Suomi, S.J. (2006). Neonatal imitation in rhesus macaques. *PLoS Biology* , 4 (9), e302.
- Ferrier, D. (1875). Experiments on the brain of monkeys. *Proc. R. Soc. Lond.* 23, 409-430.
- Field, T.M., Goldstein, S., Vaga-Lahr, N., & Porter, K. (1986). Changes in imitative behavior during early infancy. *Infant Behavior and Development* , 9 , 415–421.
- Flavell, J.H. (1999). Cognitive development: Children’s knowledge about the mind. *Annual Review of Psychology*, 50, 21-45.
- Flombaum J.L., and Santos L.R. (2005). Rhesus monkeys attribute perceptions to others. *Current Biology*, 15, 447-452.
- Fodor, J.A. (1981) *Representations*. Cambridge, MA: MIT Press
- Fodor, J.A. (1983). *The modularity of mind*. Cambridge, MA.: MIT Press.
- Fodor, J.A. (1992). A theory of the child’s theory o mind. *Cognition*, 44, 283-296.

- Fogassi L., Gallese V., Fadiga L., Luppino G., Matelli M., Rizzolatti G. (1996). Coding of peripersonal space in inferior premotor cortex (area F4). *J. Neurophysiol.* 76, 141-157.
- Fogassi, L., Gallese, V., Fadiga, L., Rizzolatti, G. (1998). Neurons responding to the sight of goal-directed hand/arm actions in the parietal area PF (7b) of the macaque monkey. *Soc. Neurosci. Abstr.*, 24, 654.
- Fogassi, L., Gallese, V., Buccino, G., Craighero, L., Fadiga, L., & Rizzolatti, G. (2001). Cortical mechanism for the visual guidance of hand grasping movements in the monkey: A reversible inactivation study. *Brain*, 124(Pt 3), 571-86.
- Fogassi, L., Ferrari, P.F., Gesierich, B., Rozzi, S., Chersi, F. and Rizzolatti, G. (2005). Parietal lobe: from action organization to intention understanding. *Science* 308 5722, 662-667.
- Fonagy, P., Gergely, G., and Target, M. (2007). The parent–infant dyad and the construction of the subjective self. *J. Child Psychol. and Psychiatry* 48, 288–328.
- Frey, S.H., Vintonb, D., Norlundb, R., Grafton, S.T. (2005) Cortical topography of human anterior intraparietal cortex active during visually guided grasping. *Cognitive Brain Research* 23 397–405.
- Fritsch, G. and Hitzig, E. (1870). Über die elektrische Erregbarkeit des Gross-hirns. *Archs. Anat. Physiol. Wiss. Med.* 37, 300-332.
- Galea, M. P., & Darian-Smith, I. (1994). Multiple corticospinal neuron populations in the macaque monkey are specified by their unique cortical origins, spinal terminations, and connections. *Cereb Cortex*, 4(2), 166-94.
- Gallese, V., Murata, A., Kaseda, M., Niki, N., & Sakata, H. (1994). Deficit of hand preshaping after muscimol injection in monkey parietal cortex. *Neuroreport*, 5(12), 1525-9.
- Gallese V., Fadiga L., Fogassi L. and Rizzolatti G. (1996). Action recognition in the premotor cortex. *Brain*: 119, 593-609.
- Gallese, V., Fogassi, L., Fadiga, L., & Rizzolatti, G. (2001). Action representation and the inferior parietal lobule. In W. Prinz & B. Hommel (Eds.), *Attention and Performance XIX*. Oxford: University Press.
- Gallese, V. (2003) The roots of empathy: The shared manifold hypothesis and the neural basis of intersubjectivity. *Psychopathology*, Vol. 36, No. 4, 171-180.
- Gallese, V., Keysers, C., and Rizzolatti, G. (2004). A unifying view of the basis of social cognition. *Trends in Cognitive Sciences*, 8, 396-403.
- Gallese, V. (2005). Embodied simulation: from neurons to phenomenal experience. *Phenomenology and the Cognitive Sciences* 4, 23-48.

- Gallese, V., (2006) La consonanza intenzionale: Una prospettiva neurofisiologica sull'intersoggettività e sulle sue alterazioni nell'autismo infantile. Dedalus,
- Gallese, V., Umiltà, M.A. (2006). Cognitive continuity in primate social cognition. *Biological Theory* 1(1), 25-30.
- Gallese, V., Rochat, M.J., Cossu, G. and Sinigaglia, C. (2008) Motor cognition and its role in the phylogeny and ontogeny of intentional understanding. *Dev. Psychol.* (In press)
- Gall, F..J. and Spurzheim, J.C. (1810). *Anatomie et physiologie du système nerveux en général et du cerveau en particulier, avec des observations intellectuelles et morales de l'homme et des animaux, par la configuration de leur tête.* Ed. Scholl, Paris.
- Gangitano, M., Mottaghy, F.M., Pascual-Leone, A. (2001). Phase specific modulation of cortical motor output during movement observation. *NeuroReport* 12, 1489-1492.
- Gastaut, H. J., Bert, J. (1954). EEG changes during cinematographic presentation. *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.*, 6, 433-444.
- Gentilucci M., Fogassi L., Luppino G., Matelli M., Camarda R., Rizzolatti G. (1988). Functional organization of inferior area 6 in the macaque monkey: I. Somatotopy and the control of proximal movements. *Experimental Brain Research*: 71, 475-490.
- Gergely, G., Nàdasdy, Z., Csibra, G., Birò, S. (1995) Taking the intentional stance at 12 months of age. *Cognition* 56, 165-193.
- Gergely, G. and Csibra, G. (2000). The teleological origins of naive theory of mind in infancy. Paper presented at the Symposium on Origins of Theory of M: Studies with Human Infants and Primates. Twelfth Biennial International Conferenca on Infant Studies (ICIS), Brighton, UK.
- Gergely G., Csibra G. (2003) Teleological reasoning in infancy: the naive theory of rational action. *Trends Cogn. Sci.* 7, 287-292.
- German, T.P. and Johnson, S.C. (2002). Function and the origins of the design stance. *Child Dev.* 3, 275-300.
- Georgopoulos, A.P., Pellizzer, G., Poliakov, A.V., Schieber, M.H. (1999). Neural coding of finger and wrist movements. *J Comput Neurosci.* 6(3), 279-88.
- Geyer S., Matelli M., Luppino G., Zilles K. (1998) A new microstructural map of the macaque monkey lateral premotor cortex based on neurofilament protein distribution, *European Journal of Neuroscience* 10 [Suppl 10]: 83.

- Geyer S., Matelli M., Luppino G. (2000) Functional neuroanatomy of the primate isocortical motor system, *Anat Embryol*, 202:443-447.
- Godschalk, M., Lemon, R.N., Kuypers, H.G.J.M., and Runday, H.K. (1984). Cortical afferents and efferents of monkey postarcuate area: an anatomical and electrophysiological study. *Exp.Brain.Res.* 56, 410-424.
- Goldman, A.I. (1992) "In defense of the simulation theory". *Mind and Language*: 7; 104-119.
- Goldman, A.I. (1993) Consciousness, folk psychology, and cognitive science. *Consciousness and Cognition*, 2, 364-382
- Goldman, A.I. (2000) The mentalizing folk. In *Metarepresentation*, ed. D. Sperber. London: Oxford University Press.
- Gopnik, A., Wellman, H.M. (1994). The „theory theory“. In L. Hirschfeld & S. Gelman (Eds.), *Domain-Specificity in Cognition and Culture* (pp. 257-293). New York: Cambridge university Press.
- Gopnik, A., Meltzoff, A. N. (1997) *Words, thoughts, and theories* Cambridge, Mass.: Bradford, MIT Press.
- Gopnik, A. (2003). The theory theory as an alternative to innates hypothesis. In L. Antony & N. Horstein (Eds.) *Chomsky and his critics* (pp.238-254). New York: Basil Blackwell.
- Gopnik, A., Meltzoff, A.N. (1997). *Words, thoughts, and theories*. Cambridge, MA: MIT Press.
- Graziano, M. S., Yap, G. S., & Gross, C. G. (1994). Coding of visual space by premotor neurons. *Science*, 266, 1054-1057.
- Graziano, M.S., and Gross, C.G. (1998). Spatial maps for the control of movement. *Curr. Opin. Neurobiol.* 8
- Grèzes, J., Costes, N., Decety, J. (2001). Functional anatomy of execution, mental simulation, observation, and verb generation of actions: a meta-analysis. *Hum.Brain.Mapp.* 12, 775-785.
- Grèzes, J., Fonlupt, P., Bertenthal, B., Delon-Martin, C., Segebarth, C., Decety, J. (2001). Does perception of biological motion rely on specific brain regions? *Neuroimage* 13, 775-785.
- Grèzes, J., Armony, J.L., Rowe, J., Passingham, R.E. (2003). Activation related to “mirror” and “canonical” neurones in the human brain: an fMRI study. *Neuroimage* 18, 928-937.
- Grossman, E. & Blake, R. (2001). Brain activity evoked by inverted and imagined motion. *Vision Res.* 41, 1475–1482.
- Hare B, Call J, Tomasello M. (2001). Do chimpanzees know what conspecifics know? *Anim Behav.* 61(1), 139-151.

- Hari, R., & Salmelin, R. (1997). Human cortical oscillations: a neuromagnetic view through the skull. *Trends Neurosci*, 20(1), 44-9.
- Hari, R., Forss, N., Avikainen, S., Kirveskari, S., Salenius, S., Rizzolatti, G. (1998). Activation of human primary motor cortex during action observation: a neuromagnetic study. *Proc.Nat.Acc.Sc.* 95, 15061-15065.
- Harris, P. L. (1989) *Children and emotion*. Cambridge University Press, New York.
- Harris, P.L. (1992). From simulation to folk psychology: the case for development. *Mind and Language*, 7, 120-144.
- Haslinger, B., Erhard, P., Altenmuller, E., Schroeder, U., Boecker, H., & Ceballos-Baumann, A.O. (2005). Transmodal sensori-motor networks during action observation in professional pianists. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 17 (2), 282–293.
- 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, 1569-1579.
- He, S. Q., Dum, R. P., & Strick, P. L. (1993). Topographic organization of corticospinal projections from the frontal lobe: motor areas on the lateral surface of the hemisphere. *J Neurosci*, 13(3), 952-80.
- Hepp-Reymond, M. C., Husler, E. J., Maier, M. A., & Qi, H. X. (1994). Force-related neuronal activity in two regions of the primate ventral premotor cortex. *Can J Physiol Pharmacol*, 72(5), 571-9.
- Heyes, C. (2001). Causes and consequences of imitation. *Trends in Cog. Sci.* 5, 253-261.
- Hirai, M., & Hiraki, K. (2005). An event-related potentials study of biological motion perception in human infants. *Brain Research, Cognitive Brain Research*, 22 (2), 301–304.
- Hommel, B., Müsseler, J., Aschersleben, G., Prinz, W. (2001). The Theory of Event Coding (TEC): a framework for perception and action planning. *Behav Brain Sci.* 24(5), 849-78.
- Hoshi, E., and Tanji, J. (2000). Integration of target and body-part information in the premotor cortex when planning action. *Nature* 408, 466-470.
- Houston-Price, C. and Nakai, S. (2004). Distinguishing novelty and familiarity effects in infant preference procedures. *Inf. Child Dev.* 13, 341-348.
- Humphrey, N.K. (1974). Species and individuals in the perceptual world of monkeys. *Perception*, 3, 105-114.
- Humphrey, N. K. (1976). The social function of intellect. In: Bateson, P. & Hinde, R.A. (eds.) *Growing points in ethology*. Cambridge, Cambridge University Press. pp. 303-321.

- Hurford, J. (2002). Language beyond our grasp: what mirror neurons can, and cannot, do for language evolution. In K. Kimbrough Oller, U. Griebel, & K. Plunkett (Eds.), *Evolution of communication systems: A comparative approach* (pp. 297–313). Cambridge, MA: MIT Press.
- Hyvärinen, J. (1981) Regional distribution of functions in parietal association area 7 of the monkey. *Brain Res* 206:287-303.
- Iacoboni M, Woods RP, Brass M, Bekkering H, Mazziotta JC, Rizzolatti G. (1999) Cortical mechanisms of human imitation. *Science*. Dec 24; 286(5449):2526-8.
- Iacoboni, M., Molnar-Szakacs, I., Gallese, V., Buccino, G., Mazziotta, J., and Rizzolatti, G. (2005). Grasping the intentions of others with one's own mirror neuron system. *PLoS Biology*, 3, 529-535.
- Inoue K., Kawashima R., Sugiura M., Ogawa A., Schormann T., Zilles K., Fukuda H. (2001). Activation in the ipsilateral posterior parietal cortex during tool use: a PET study. *Neuroimage* 14, 1469-1475.
- Iriki, A., Tanaka, M., Iwamura, Y. (1996). Coding of modified body schema during tool use by macaque postcentral neurones. *Neuroreport*. 7(14):2325-30.
- Jacob, P. and Jeannerod, M. (2005). The motor theory of social cognition : a critique. *Trends in Cogn.Sci.* 9(1), 21-25.
- James, W. (1890). *The principles of psychology*. New York: MacMillan.
- Jeannerod M, Arbib MA, Rizzolatti G, Sakata H. (1995) Grasping objects: the cortical mechanisms of visuomotor transformation. *Trends Neurosci.*18(7):314-20.
- Jenkins, J.M., Astington, J.W. (1996). Cognitive factors and family structures associated with theory of mind development in young children. *Developmental Psychology*, 32, 70-78. Trad. it. in O. Liverta Sempio e A. Marchetti, 2001, 107-128.
- Johnson, S.H., Rotte, M., Grafton, S.T., Hinrichs, H., Gazzaniga, M.S., Heinze, H.J. (2002). Selective activation of a parietofrontal circuit during implicitly imagined prehension. *Neuroimage.*17(4),1693-704.
- Johnson, S.H., Grafton, S.T. (2003) Actions or hand-object interactions? Human inferior frontal cortex and action observation. *Prog Brain Res Rev.* 42:127-39.
- Johnson-Frey, S.H. (2004). The neural bases of complex tool use in humans. *Trends Cogn Sci.* 8, 71-78.
- Johnson, S. C., Slaughter, V., & Carey, S. (1998). Whose gaze would infants follow: The elicitation of gaze following in 12-month-olds. *Developmental Science*, 1, 233-238.

- Takei, S., Hoffman, D. S., & Strick, P. L. (1999) Muscle movement representations in the primary motor cortex. *Science*, 285, 2136-2138.
- Takei S, Hoffman DS, Strick PL. (2003) Sensorimotor transformations in cortical motor areas. *Neurosci Res.* 46(1): 1-10.
- Karmiloff-Smith, A. (1988). The child is a theoretician, not an inductivist. *Mind and Language*, 3, 183-195.
- Keil, F.C. (1989). *Concepts, Kinds, and Cognitive Development*, Cambridge, MA: MIT Press.
- Keizer, K., & Kuypers, H. G. (1989). Distribution of corticospinal neurons with collaterals to the lower brain stem reticular formation in monkey (*Macaca fascicularis*). *Exp Brain Res*, 74(2), 311-8.
- Keysers, C., Kohler, E., Umiltà, M.A., Fogassi, L., Rizzolatti, G., and Gallese, V. (2003). Audio-visual mirror neurons and action recognition. *Exp.Brain Res.* 153, 628-636.
- Keysers, C., Wickers, B., Gazzola, V., Anton, J-L., Fogassi, L., and Gallese, V. (2004) A Touching Sight: SII/PV Activation during the Observation and Experience of Touch. *Neuron* 42, 1-20.
- Kimming, H., Greenlee, M.W., Gondan, M., Schira, M., Kassubek, J., Mergner, T. (2001). Relationship between saccadic eye movement and cortical activity as measured by fMRI: quantitative and qualitative aspects. *Exp.Brain Res.* 141, 184-194.
- Király, I., Jovanovic, B., Prinz, W., Aschersleben, G., and Gergely, G. (2003). The early origins of goal attribution in infancy. *Consci. and Cogn.* 12, 752-769.
- Köhler, W. (1927). *The mentality of apes*. Vintage: New-York.
- Kohler, E., Keysers, C., Umiltà, M.A., Fogassi, L., Gallese, V., and Rizzolatti, G. (2002). Hearing sounds, understanding actions: Action representation in mirror neurons. *Science*, 297, 846-848.
- Legerstee, M. (1990) Infants use multimodal information to imitate speech sounds. *Infant Behavior and Development*, 13, 343-354.
- Leinonen, L., & Nyman, G. (1979). II. Functional properties of cells in anterolateral part of area 7 associative face area of awake monkeys. *Exp Brain Res*, 34(2), 321-33.
- Lepage, J.F. and Theoret, H. (2007). The mirror neuron system: grasping other's actions from birth? *Developmental Science*, 10(5), 513-529.
- Leslie, A.M. (1987). Pretence and representation in infancy: the origins of 'theory of mind'. *Psychological Review*, 94, 84-106.

- Leslie, A.M., Roth, D. (1993). What autism teaches us about metarepresentation. In S. Baron-Cohen, H. Tager-Flusberg, D.J. Cohen (Eds.), *Understanding Other Minds: Perspectives from Autism*. Oxford: Oxford University Press.
- Leslie, A.M. (1994). ToMM, ToBY, and agency: core architecture and domain specificity. In L. Hirschfeld e S. Gelman (Eds.), *Mapping the mind: domain specificity in cognition and culture*. New York: Cambridge University Press.
- Leslie, A.M. (1995) A Theory of Agency. In D. Sperber, D. Premack and A. Premack (eds.) *Causal Cognition*. Oxford University Press.
- Leslie, A.M. (2000). 'Theory of mind' as a mechanism of selective attention. In M. Gazzaniga (Ed.) *The cognitive neurosciences*, (pp. 1235-1247). Cambridge, MA: MIT Press.
- Lewis, M., Goldberg, S. and Campbell, H. (1969). A developmental study of information processing within the first three years of life: Response decrement to a redundant signal. *Monographs of the Society for Research in Child Development* 34.
- Lhermitte, F., Pillon, B., & Serdaru, M. (1986). Human autonomy and the frontal lobes. Part I: Imitation and utilization behavior: a neuropsychological study of 75 patients. *Ann Neurol*, 19(4), 326-34.
- Lockman, J.J.(2000). A perception--action perspective on tool use development. *Child Dev.* 71(1),137-44.
- Luppino G, Matelli M, Camarda R, Rizzolatti G. (1993). Corticocortical connections of area F3 (SMA-proper) and area F6 (pre- SMA) in the macaque monkey. *J Comp Neurol* 338:114-140.
- 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). *Exp Brain Res*, 128(1-2), 181-7.
- Luppino G., Rizzolatti G. (2000), *The Organisation of the Frontal Motor Cortex*, *News Physiol. Sci.*, vol.15, October 2000, 219-224.
- Luppino, Murata, Belmalih, Calzavara, Rozzi: (2004). ventral visual stream information to the AIP-F5 circuit for grasping: a tracing study in macaque monkey (abstract). *Soc.Neurosc, Abstract*, 655.5.
- Lyons, D.E., Santos, L.R., and F.C. Keil (2006). Reflections of other minds: how primate social cognition can inform the function of mirror neurons. *Curr. Opin. Neurobiol.* 16 2, 230-234.
- Lyons, D.E., Santos, (2007). Ecology, Domain Specificity, and the Origins of Theory of Mind: Is Competition the Catalyst? *Philosophy Compass*.

- McCarty, M.E. et al. (1999). Problem solving in infancy: the emergence of an action plan. *Dev. Psychol.* 35,1091-1101.
- Maravita, A., Clarke, K., Husain, M., Driver, J. (2002). Active tool use with the contralesional hand can reduce cross-modal extinction of touch on that hand. *Neurocase.*8(6), 411-6.
- Maravita A, Iriki A. (2004). Tools for the body (schema). *Trends Cognitive Science.* 8(2):79-86.
- Marchetti, A. (1995). L'accesso alla mente: panorami e percorsi. In O. Liverta Sempio, A. Marchetti (a cura di), *Il pensiero dell'altro*. Milano: Cortina.
- Matelli M., Luppino G. Rizzolatti (1985) Patterns of Cytochrome Oxidase in the Frontal Agranular Cortex of the Macaque Monkey, *Behavioural Brain Research*, 18: 125-136.
- Matelli, M., Camarda, R., Glickstein, M., & Rizzolatti, G. (1986). Afferent and efferent projections of the inferior area 6 in the macaque monkey. *J Comp Neurol*, 251(3), 281-98.
- Matelli M., Luppino G. (1992) *Anatomo-Functional Parcellation of the Agranular Frontal Cortex*, in R. Caminiti, P. B. Johnson, Y. Burnod (Eds), *Control of arm in space*, *Exp. Brain Res. Series*, 22: 85-101.
- Matsumura, M., & Kubota, K. (1979). Cortical projection to hand-arm motor area from post-arcuate area in macaque monkeys: a histological study of retrograde transport of horseradish peroxidase. *Neurosci Lett*, 11(3), 241-6.
- Meltzoff, A.N., & Moore, M.K. (1977). Imitation of facial and manual gestures by human neonates. *Science*, 198 (4312), 74–78.
- Meltzoff, A.N., & Moore, M.K. (1983). Newborn infants imitate adult facial gestures. *Child Development*, 54 (3), 702–709.
- Meltzoff, A., Moore. M. K. (1994) Imitation, memory, and the representation of persons, *Infant Behavior and Development*, 17, 83-99.
- Meltzoff, A.N., & Decety, J. (2003). What imitation tells us about social cognition: a rapprochement between developmental psychology and cognitive neuroscience. *Philosophical Transactions of the Royal Society London B, Biological Sciences*, 358 (1431), 491–500.
- Meltzoff, A.N. (2007). “Like me”: a foundation for social cognition. *Dev. Sci.* 10 1, 126-134.

- Miklosi, A. (2006). A comparative analysis of animal's understanding of the human pointing gesture. *Anim. Cogn.* 9, 81-93.
- Moses, L.J., Flavell, J.H. (1990). Inferring false beliefs from actions and reactions. *Child Development*, 61, 929-945.
- Muakkassa, K. F., & Strick, P. L. (1979). Frontal lobe inputs to primate motor cortex: evidence for four somatotopically organized 'premotor' areas. *Brain Res*, 177(1), 176-82.
- Murata, A., Fadiga, L., Fogassi, L., Gallese, V., Raos, V., & Rizzolatti, G. (1997). Object representation in the ventral premotor cortex (area F5) of the monkey. *J Neurophysiol*, 78(4), 2226-30.
- Murata, A., Gallese, V., Luppino, G., Kaseda, M., & Sakata, H. (2000). Selectivity for the shape, size, and orientation of objects for grasping in neurons of monkey parietal area AIP. *J Neurophysiol*, 83(5), 2580-601.
- Muthukumaraswamy, S.D., Johnson, B.W., & McNair, N.A. (2004). Mu rhythm modulation during observation of an object-directed grasp. *Brain Research, Cognitive Brain Research*, 19 (2), 195–201.
- Muthukumaraswamy, S.D., Johnson, B.W., Gaetz, W.C., & Cheyne, D.O. (2006). Neural processing of observed oro-facial movements reflects multiple action encoding strategies in the human brain. *Brain Research*, 1071 (1), 105–112.
- Nelissen, K., Luppino, G., Vanduffel, W., Rizzolatti, G., Orban, G. (2005). Observing Others: Multiple action representation in the frontal lobe. *Science* 310; 332-336.
- Neisser, U. (1988) Five kinds of self-knowledge. *Philosophical Psychology*, 1, 35-59.
- Neisser, Ulric, (1995) Criteria for an Ecological Self, in Rochat, P. (ed). Amsterdam: North-Holland., pp. 17-34.
- Obayashi, S., Suhara, T., Kawabe, K., Okauchi, T., Maeda, J., Akine, Y., Onoe, H., Iriki, A. (2001). Functional brain mapping of monkey tool use. *Neuroimage* 14(4), 853-61.
- Onishi, K. H., and Baillargeon, R. (2005) Do 15 months-old understand false beliefs ? *Science*, 308: 255-258.
- Pandya, D. N., & Seltzer, B. (1982). Intrinsic connections and architectonics of posterior parietal cortex in the rhesus monkey. *J Comp Neurol*, 204(2), 196-210.
- Paukner A., Anderson, J.R., Borelli E., Visalberghi E., Ferrari P.F., (2005) Macaques (*Macaca nemestrina*) recognize when they are being imitated. *Biol. Lett.* 1, 219-222.

- Pegna, A.J., Petit, L., Caldara-Schnetzer, A.S., Khateb, A., Annoni, J.M., Sztajzel, R., Landis, T. (2001). So near yet so far: neglect in far or near space depends on tool use. *Ann Neurol.* 50(6), 820-2.
- Penfield, W. and Rasmussen, T. (1952). *The cerebral cortex of man*. Ed. Macmillan, New-York.
- Perner, J., Leekam, S.R., Wimmer, H. (1987). Three-year-olds' difficulty with false belief: the case of conceptual deficit. *British Journal of Developmental Psychology*, 5, 125-137.
- Perner, J. (1991). *Understanding the representational mind*. Cambridge, MA: MIT Press.
- Perner, J., Ruffman, T., Leekam, S.R. (1994). Theory of mind is contagious: you catch it from yours sibs. *Child Development*, 65, 1128-38.
- Perrett, D. I., Harries, M. H., Bevan, R., Thomas, S., Benson, P. J., Mistlin, A. J., Chitty, A. J., Hietanen, J. K., & Ortega, J. E. (1989). Frameworks of analysis for the neural representation of animate objects and actions. *J Exp Biol*, 146, 87-113.
- Pettersen, L., Yonas, A., & Fisch, R. O. (1980) The development of blinking in response to impending collision in pre-term, full-term, and post-term infants. *Infant Behavior and Development*, 3, 155-165.
- Petrides, M., Pandya, D.N. (1994). . In F. B. a. J. Grafman (Ed.), *Handbook of Neuropsychology* (Vol. IX, pp. 17 - 58). Amsterdam: Elsevier.
- Phillips, A.T. and Wellman, H.M. (2005). Infants' understanding of object-directed action. *Cogn.* 98 2, 137-155.
- Piaget J. (1937) *La costruzione del reale nel bambino*. La Nuova Italia, Firenze, 1973.
- Piaget, J. (1952). *The Origins of Intelligence in Children*. New-York: International University Press.
- Porro, C.A., Facchin, P., Fusi, S., Dri, G., Fadiga, L. (2007). Enhancement of force after action observation. *Behavioural and neurophysiological studies. Neuropsych.* 45, 3114 - 3121.
- Povinelli, D.J., Eddy, T.J. (1996). What young chimpanzees know about seeing. *Monographs of the Society for Research in Child Development*, 61, 1-152.
- Povinelli, D., Perilloux, H., Reaux, J. and Bierschwale, D. (1998). Young chimpanzees' reactions to intentional versus accidental and inadvertent actions. *Behavioural Processes* 42, 205-218.
- Povinelli, D.J. (2000). *Folk physics for apes: a chimpanzee's theory of how the world works*. Oxford University Press, Oxford.
- Povinelli, D.J. & Giambrone, S. (2001). Reasoning about beliefs: a human specialization? *Child Development*, 72(3), 691-695.

- Prather, J.F., Peters, S., Nowicki, S., and Mooney, R. (2008). Precise auditory-vocal mirroring in neurons for learned vocal communication. *Nature* 451, 305-310.
- Premack, D. & Woodruff, G. (1978). Does the chimpanzee have a theory of mind? *Behavioral and Brain Sciences*, 1, 515-526.
- Premack, D. (1990). "The infant's theory of self-propelled objects". *Cognition*, 36, 1-16.
- Prinz, W. (1987). Ideo-motor action. In H. Heuer & A. F. Sanders (Eds.). *Perspectives on perception and action*. Hillsdale, NJ: Erlbaum.
- Prinz, W. (1990). A common coding approach to perception and action. In O. Neumann & W. Prinz (Eds.). *Relationships between perception and action: Current approaches*. (pp. 167-201). Berlin, New York: Springer.
- Prinz, W. (2002). Experimental approaches to imitation. In Prinz, W., Meltzoff, A.N. (Eds.). *The imitative mind : development, evolution and brain bases*. Cambridge university
- Pylyshyn, Z. (1984) *Computation and Cognition*. Cambridge, MA: MIT Press.
- Range, F., Viranyi, Z., Huber, L., (2007) Selective imitation in domestic dogs. *Curr. Biol.* 17 10, 868-872.
- Reithler, J., van Mier, H.I., Peters, J.C., and Goebel, R. (2007). Nonvisual motor training influences abstract action observation. *Curr.Biol.* 17, 1201-1207.
- Rizzolatti, G., Camarda, R., Fogassi M., Gentilucci M., Luppino G., Matelli M. (1988). Functional organization of inferior area 6 in the macaque monkey: II. Area F5 and the control of distal movements. *Exp. Brain Res.*: 71, 491-507.
- Rizzolatti, G., Fadiga, L., Gallese, V., & Fogassi, L. (1996). Premotor cortex and the recognition of motor actions. *Brain Res Cogn Brain Res*, 3(2), 131-41.
- Rizzolatti G, Fogassi L, Gallese V. (1997) Parietal cortex: from sight to action. *Curr Opin Neurobiol.* (4):562-7.
- Rizzolatti G., Luppino G., Matelli M. (1998) The organisation of the cortical motor system: new concept, *Electroencephalography and clinical Neurophysiology*, 106: 283-296.
- Rizzolatti, G., & Arbib, M. A. (1998). Language within our grasp. *Trends Neurosci*, 21(5), 188-194.
- Rizzolatti, G., Fadiga, L. (2000) *Controllo corticale del movimento*, Enciclopedia Treccani, Sezione IV, *Sistemi per il controllo del movimento*, 155-176.
- Rizzolatti, G., Luppino, G. (2001) The Cortical Motor System, *Neuron*, vol. 31, 889-901, September 27.

- Rizzolatti, G., Fogassi L, Gallese V. (2002). Motor and cognitive functions of the ventral premotor cortex. *Curr Opin Neurobiol.*12(2):149-54.
- Rizzolatti G, Craighero L. (2004) The mirror-neuron system. *Annual Review Neuroscience*;27:169-92.
- Rizzolatti, G. & Sinigaglia, C. (2006). *So quello che fai. Il cervello che agisce e i neuroni specchio.* Raffaello Cortina Ed.
- Rochat, P. (1995). *The self in infancy. Theory and research.* Advances in psychology (112) Ed. Noth-Holland. Amst.
- Rochat, P, Barry, L. (1998) "Infants reaching for out-of-reach objects" Atlanta, Ga., relazione presentata alla International Conference for Infant Studies.
- Rochat, P. (1999). *Early social cognition. Understanding others in the first months of life.* Ed. Lawrence Erlbaum Associates (LEA publishers).London.
- Rochat, P. (2001). *The infant's world.* Harvard University press.
- Rose, S.A., Gottfried, A.W., Carminar, P.M. and Bridger, W.H. (1982). Familiarity and novelty preference in infant recognition memory: Implications for information processing. *Developmental Psychology* 18, 703–713.
- Russell J. (1997) *Agency: its role in mental development.* Cambridge, Mass, MIT Press.
- Russel, C.L., Bard, K.A., Adamson, L.B. (1997). Social referencing by young chimpanzees (Pan troglodytes) *J. of Comp. Psychol.*111(2), 185-193.
- Santos, L.R., Nissen, A.G., and Ferrugia, J.A. (2006). Rhesus monkeys, Macaca mulatta, know what others can and cannot hear. *Animal Behavior* ,71, 1175-1181.
- Sakata, H., Taira, M., Murata, A., & Mine, S. (1995). Neural mechanisms of visual guidance of hand action in the parietal cortex of the monkey. *Cereb Cortex*, 5(5), 429-38.
- Salmelin, R., & Hari, R. (1994). Spatiotemporal characteristics of sensorimotor neuromagnetic rhythms related to thumb movement. *Neuroscience*, 60(2), 537-50.
- Savage-Rumbaugh, E.S., Rumbaugh, D.M, e Boysen, S.T. (1978). Sarah's problems in comprehension, in *Behavioural and Brain Science*, 1, 555-557.
- Segal, G. (1996). The modularity of theory of mind. In P. Carruhers e P.K. Smith (Eds.), *Theories of theories of mind.* Cambridge: Cambridge university Press. (pp. 141-157).
- Sergio, L.E., Hamel-Pâquet, C., Kalaska, J.F. (2005). Motor cortex neural correlates of output kinematics and kinetics during isometric-force and arm-reaching tasks. *J. Neurophysiol.* 94(4), 2353-78.

- Shimada, S., & Hiraki, K. (2006). Infant's brain responses to live and televised action. *Neuroimage*, 32 (2), 930–939.
- Shimazu, H., Maier, M.A, Cerri, G., Kirkwood, P.A, and Lemon, R.N. (2004). Macaque ventral premotor cortex exerts powerful facilitation of motor cortex output to upper limb motoneurons. *J. Neurosc.* 24(5), 1200-1211.
- Simion, F., Regolin, L., and Bulf, H. (2008, in press). A predisposition for biological displays in the newborn baby.
- Singer, T., Seymour, B., O'Doherty, J., Kaube, H., Dolan, R.J., Frith, C.D. (2004). Empathy for pain involves the affective but not the sensory components of pain". *Science*, 303, 1157-1162.
- Snowdon, C. (1986). Vocal communication. In G. Mitchell & J. Erwin (Eds.), *Comparative primate biology*, vol. 2A: Behaviour, conservation, and ecology (pp.3-38). New York: Alan R. Liss.
- Sommerville, J.A. and Woodward, A. (2005). Pulling out the intentional structure of action: the relation between action processing and action production in infancy. *Cognition*, 95 (1), 1-30.
- Sommerville, J.A., Woodward, A. and Needham A. (2005). Action experience alters 3-month-old perception of other's actions. *Cogn.* 96 1, 1-11.
- Stern, D.N. (1985), *Il mondo interpersonale del bambino*, trad. it. Torino, Bollati Boringhieri, 1987.
- Stone, V., Gerrans, P. (2006) Does the normal brain have a theory of mind? *T. Cogn. Sci.* 10, 3-4.
- Subiaul F., Cantlon J.F, Holloway R.L., Terrace H.S. (2004). Cognitive imitation in Rhesus macaques. *Science* 305, 407-410.
- Taira, M., Mine, S., Georgopoulos, A. P., Murata, A., & Sakata, H. (1990). Parietal cortex neurons of the monkey related to the visual guidance of hand movement. *Exp Brain Res*, 83(1), 29-36.
- Tarquinio, N., Zelazo, P. R. and Weiss, M. J. (1990). Recovery of neonatal headturning to decreased sound pressure level. *Dev. Psychology* 26, 752–758.
- Tomasello, M. & Call, J. (1997). *Primate Cognition*. New-York, Oxford: Oxford University Press.
- Tomasello, M. (1999). *The cultural origins of human cognition*. (Cambridge, MA: Harvard Univ. Press, London).
- Tomasello, M. and Call, J. (2004) The role of humans in the cognitive development of apes revisited. *Anim. Cogn.*7, 213-215.
- Tomasello, M., Carpenter M., Call J., Behne T., and Moll, H. (2005). Understanding and sharing intentions: the origins of cultural cognition. *Behavioral and Brain Sciences*, 28, 675-91.

- Trevarthen, C. (1979) "Communication and cooperation in early infancy: a description of primary intersubjectivity", in Bullowa, M. (ed.), *Before speech – the beginning of interpersonal communication*, Cambridge, University Press.
- Umiltà, M.A., Kohler, E., Gallese, V., Fogassi, L., Fadiga, L., Keysers, C., and Rizzolatti, G. (2001). "I know what you are doing": a neurophysiological study. *Neuron*, 32; 91-101.
- Umiltà, M.A., Escola, L., Intskirveli, I., Grammont, F., Rochat, M., Caruana, F., Jezzini, A., Gallese, V., and Rizzolatti, G. (2008, in press). How pliers become fingers in the monkey motor system. *PNAS*.
- Vallortigara, G., Regolin, L., Marconato, F. (2005). Visually inexperienced chicks exhibit spontaneous preference for biological motion patterns. *PLoS Biol.* 3, 1312-1316.
- Von Bonin, G., Bailey, P. (1947). *The neocortex of macaca mulatta*. Urbana, IL: University of Illinois Press.
- Von Economo, C. (1929). *The cytoarchitectonics of the human cerebral cortex*. London : Oxford University press.
- Wicker, B., Keysers, C., Plailly, J., Royet, J.P., Gallese, V., Rizzolatti, G. (2003), Both of us disgusted in my insula: the common neural basis of seeing and feeling disgust. *Neuron* Vol. 40(3) : 655–664, 2003.
- Willatts, P. (1999), Development of means-end behavior in young infants: Pulling a support to retrieve a distant object. *Developmental Psychology*, 35(3), 651–666.
- Wimmer, H., Perner, J. (1983). Beliefs about beliefs: representation and constraining function of wrong beliefs in young children's understanding of deception. *Cognition*, 13, 103-128.
- Visalberghi, E. & Tomasello, M. (1998). Primates causal understanding in the physical and psychological domains. *Behavioural Process*, 42, 189-203.
- Wohlschlager, A., & Bekkering, H. (2002). Is human imitation based on a mirror-neurone system? Some behavioural evidence. *Experimental Brain Research*, 143 (3), 335–341.
- Wood, J.N., Glynn, D.D., Phillips, B.C., Hauser, M.D (2007). The perception of rational, goal-directed action in nonhuman primates. *Science* 317, 1402-1405.
- Woodruff, G. and premack, D. (1979). Intentional communication in the chimpanzee : The development of deception. *Cognition* 7, 333-362.
- Woodward, A.L. (1998). Infants selectively encode the goal object of an actor's reach. *Cognition*, 69, 1-34.

- Woolsey, C.N., Settleage, P.N, Meyer, D.R, Sencer, W., Hamuy, T.P, and Travis, A.M. (1952). Patterns of localization in precentral and « supplementary » motor areas and their relation to the concept of a premotor region. *Res. Publ. Ass. Nerv. Ment. Dis.* 30, 238-264.
- Yokochi, H., Tanaka, M., Kumashiro, M., Iriki, A. (2003). Inferior parietal somatosensory neurons coding face-hand coordination in Japanese macaques. *Somatosens. Mot. Res.* 20 : 115-125.
- Zoia, S., Blason, L., D'Ottavio ,G., Bulgheroni, M., Pezzetta, E., Scabar, A., Castiello, U. (2007) Evidence of early development of action planning in the human foetus: a kinematic study. *Experimental Brain Research*, 176, 217-226.