

Antonino Bucca

**NEURONI SPECCHIO, COMUNICAZIONE GESTUALE E
ARTICOLAZIONE VOCALE**

Le funzioni dell'area di Broca e l'evoluzione del linguaggio

Introduzione

Nonostante i numerosi tentativi di spiegazione, ancora oggi manca un contributo decisivo al problema dello sviluppo filogenetico del linguaggio verbale. Tale problema è particolarmente avvertito in seno alle scienze cognitive – filosofia, psicologia, neuroscienze ecc. – dove da tempo si dibatte tra le ipotesi più o meno continuiste. La scoperta dei neuroni specchio da un lato ha alimentato la discussione scientifica e, dall'altro, probabilmente ha consentito di rintracciare i correlati morfologici cerebrali che sarebbero alla base dell'evoluzione del linguaggio umano. In questo articolo cercheremo di fare il punto delle ricerche che sembrano provare, sulla base delle specifiche funzioni dei neuroni specchio, la possibilità dell'evoluzione del linguaggio verbale da forme arcaiche di comunicazione gestuale.

1. Sistemi di neuroni specchio

Le prime evidenze sperimentali della presenza dei sistemi di neuroni specchio (MNS) si sono avute nella *corteccia premotoria* delle scimmie e,

come sappiamo, risalgono agli anni Novanta. Questi circuiti neurali localizzati inizialmente nelle *aree motorie supplementari* (F5) e nell'*area intraparietale anteriore* (AIP) dei macachi sembrano coinvolti non soltanto nelle risposte motorie a uno stimolo sensoriale, ma anche nel riconoscimento – cioè nella rappresentazione – dell'atto motorio potenziale e complessivo (Rizzolatti *et al.* 1996a). Rispetto alle caratteristiche funzionali essi sono perciò diversi dai *neuroni canonici* con 'analoghe' proprietà visive e motorie (Gallese *et al.* 1996). Gli studi sulle scimmie hanno dimostrato infatti la presenza di sistemi di neuroni con caratteristiche *bimodali* (somatosensoriali e visive) o *trimodali*, che si attivano cioè in presenza di elementi percettivi somatosensoriali, visivi e uditivi (Fogassi *et al.* 1996; Graziano *et al.* 1999). Nel contesto sperimentale questi neuroni entravano in azione sia nel momento in cui l'animale osservava compiere un'azione rumorosa, sia nel momento in cui ne percepiva solo il rumore (Kohler *et al.* 2002).

La caratteristica specifica dei sistemi neuronali specchio consiste nelle funzioni sensoriali e motorie che si attivano in relazione a uno *specifico* atto o sequenza comportamentale: essi, dunque, sono stati indicati come 'neuroni-afferrare-soltanto-con-la-mano', 'neuroni-afferrare-con-la-mano-e-con-la-bocca', 'neuroni-strappare', 'neuroni-tenere' ecc. (Fogassi *et al.*

2005; Iacoboni *et al.* 2005). Durante l'osservazione o ancor prima dell'esecuzione degli atti motori, le informazioni senso-motorie attivano i circuiti neurali specchio che anticipano l'*intenzione*, ossia lo *scopo dell'azione* e assumono il controllo della realizzazione della stessa. In altri termini, i neuroni specchio permettono di stabilire una relazione tra l'informazione visiva e il riconoscimento dello schema motorio: ciò richiede l'intervento di precisi meccanismi di anticipazione e di controllo che implicano una *relazione causale* tra l'attivazione neurale e gli effetti che essa determina. Questa relazione causale, e la relativa *convalida* degli effetti motori, genera una conoscenza di base del significato degli atti codificati che permette sia la comprensione (ovvero il riconoscimento) sia l'esecuzione dell'azione (Rizzolatti *et al.* 1996a). L'osservazione, quindi, la comprensione e il riconoscimento delle intenzioni delle azioni degli altri attiva sistemi neurali comuni e, di conseguenza, modelli motori simili. Gli schemi motori sono compresi e riconosciuti dall'osservatore perché fanno parte del suo bagaglio di conoscenze; infatti la presenza dei neuroni specchio costituisce una sorta di substrato neurale primario che, ancor prima di essere funzionale ai comportamenti imitativi o riproduttivi, consente di comprenderli e di riconoscerli. In tali casi, tuttavia, per comprensione non si intende una modalità cognitiva *riflessiva* o

consapevole, ma un processo di *riconoscimento immediato* degli schemi motori osservati. Queste strutture neuronali, dunque, sono state definite ‘specchio’ per la loro capacità di attivarsi automaticamente sia quando si osserva compiere sia quando si compie un’azione. Più precisamente, lo scopo dell’azione ne determinerebbe l’attivazione e la differenza rispetto ai circuiti con funzioni esclusivamente percettive o motorie: dal momento che essi entrano in gioco nel caso del riconoscimento, della rappresentazione mentale delle azioni e delle intenzioni degli altri (Umiltà *et al.* 2001).

Dopo i primi esperimenti sulle scimmie, i circuiti specchio sono stati localizzati anche nelle aree motorie umane (Rizzolatti *et al.* 1996b). In particolare, secondo uno studio le funzioni dell’area F5 dei macachi sembrano corrispondere a quelle dell’area 44 di Brodmann (Binkofski, Buccino 2006). Altre indagini sperimentali – condotte attraverso la registrazione dei potenziali motori evocati (MEP) e l’ausilio della risonanza magnetica funzionale (fMRI) – hanno evidenziato che durante l’osservazione di un determinato contesto, oppure nel caso dell’articolazione manuale e oro-facciale, nell’uomo si attivano i sistemi specchio delle *aree del lobo parietale inferiore* (specie l’area 40 di Brodmann), del *lobo frontale posteriore* e quelli della *corteccia premotoria dorsale* (Fadiga *et al.* 1995). Nel momento in cui alcuni soggetti

comprendevano l'intenzione 'afferrare la tazzina per bere il caffè' (anziché 'per metterla a posto') si determinava il picco di attivazione maggiore dei neuroni specchio del *giro frontale inferiore posteriore destro*. Tale attivazione evidenzerebbe la relazione tra l'osservazione di un atto motorio e la specifica intenzione di bere: in questi casi sarebbero coinvolti più sistemi neurali nella codifica dell'atto 'afferrare-portate-alla-bocca' rispetto a quelli richiesti per altri comportamenti motori. L'osservazione permetterebbe cioè di cogliere le *relazioni* rappresentate dal *contesto* e di anticipare le intenzioni e le azioni successive (Iacoboni *et al.* 2005).

Come si è visto, attraverso i sistemi di neuroni specchio – sfruttando modalità sensoriali differenti – sono possibili la *codifica* e il riconoscimento degli schemi motori. Nell'uomo essi appaiono più ampi ed estesi di quelli trovati negli altri animali e, ovviamente, anche le proprietà funzionali assumono caratteristiche diverse: soprattutto per il fatto di poter agire in relazione alla presenza di oggetti (*azioni transitive*), in loro assenza (vale a dire senza una finalità motoria immediata) o, come nei *gesti intransitivi*, di rispondere ad azioni solo mimate (pantomime oro-facciali e manuali) o simboliche (Buccino *et al.* 2001; Ferrari *et al.* 2003).

2. Dalla comunicazione gestuale all'articolazione vocale

Le proprietà percettive e la ricchezza delle capacità motorie dei neuroni specchio umani sembrano meglio che nelle scimmie – o negli altri animali, dove ci sarebbero solo fenomeni di ripetizione involontarie, ossia comportamenti di *facilitazione della risposta* – funzionali ai processi di imitazione e di apprendimento (Oztop *et al.* 2006). I comportamenti di *imitazione* veri e propri riguardano infatti la *riproduzione volontaria* di un'azione *finalizzata* a un *processo di apprendimento* (Del Giudice *et al.* 2009). Ciò sembra confermato da alcuni studi secondo cui i comportamenti osservati vengono prima scomposti in una serie di azioni semplici (riconosciuti perché appartenenti al *vocabolario d'atti* del soggetto) e poi ricomposti nella nuova modalità motoria da imitare e da apprendere (Iacoboni *et al.* 2001; Byrne 2003). Un esperimento, ad esempio, prevedeva che alcuni soggetti osservassero l'esecuzione di accordi con la chitarra e, in seguito, provassero a riprodurre gli stessi schemi motori manuali. Le immagini ottenute con la fMRI hanno documentato l'attivazione delle aree specchio dei lobi parietale inferiore e frontale (nel caso della semplice osservazione del musicista che suona), nonché dell'area 46 di Brodmann e della corteccia mesiale anteriore (nel caso della memorizzazione finalizzata alla riproduzione degli accordi e,

successivamente, durante l'attuazione degli schemi motori). I meccanismi di imitazione e di apprendimento descritti sarebbero permessi dalla possibilità di sfruttare i fenomeni di riconoscimento e di comprensione degli schemi motori, di valutazione degli effetti delle azioni osservate, ma soprattutto dalla specifica modalità dei circuiti specchio di codificare le informazioni senso-motorie in un *formato neurale comune e condiviso*. Naturalmente, in tali casi, entrano in gioco anche processi cognitivi complessi – con l'intervento di diverse regioni corticali – che riguardano funzioni come l'attenzione, la memoria e specifici meccanismi di controllo (dei neuroni specchio) che possono facilitarli o inibirli. Dunque, i sistemi neurali specchio sembrano coinvolti nell'imitazione, nella codifica mnemonica e nell'apprendimento delle nuove risposte motorie (Buccino *et al.* 2004c).

Secondo alcuni studiosi, la specie *Homo* ha progressivamente sviluppato diverse modalità comunicative a partire dai comportamenti di imitazione e di apprendimento consentiti dalle caratteristiche funzionali dei neuroni specchio e, soprattutto, dal loro controllo cognitivo (Molnar-Szakacs *et al.* 2006). Tali forme di comunicazione sarebbero state dapprima di tipo gestuale, ovvero *brachio-manuale*, da cui però nel corso dell'evoluzione filogenetica, *gradualmente*, si sarebbero originate le articolazioni del

linguaggio verbale (Gentilucci, Corballis 2006). Ma, rispetto alle ipotesi che vorrebbero l'origine del linguaggio dai vocalizzi animali, in questo caso l'attenzione è posta al progressivo passaggio dai gesti manuali ai gesti orali (Corballis 2009; Zlatev 2008). I richiami animali apparentemente possono sembrare più 'vicini' alle vocalizzazioni umane, tuttavia esistono notevoli differenze di natura sia strutturale sia funzionale. Infatti, dal punto di vista morfologico cerebrale i vocalizzi dei primati coinvolgono prevalentemente le aree sottocorticali (giro del cingolo, diencefalo, tronco encefalico), nell'uomo l'articolazione vocale interessa invece le aree corticali, specie quelle dell'emisfero sinistro e, in particolare, dei lobi frontale (area di Broca) e temporale (Jürgens 2002). Nei primati, inoltre, mancano le tipiche strutture morfologiche del *tratto vocale sopralaringeo* che consentono l'articolazione dei suoni linguistici (Lieberman *et al.* 1972). Dal punto di vista funzionale, d'altro canto, le 'produzioni' vocali animali sono legate esclusivamente a scopi emotivi connessi alla sopravvivenza: segnalare pericoli (paura), indicare la presenza di propri simili (gioia), di cibo (sorpresa), nei rituali di accoppiamento ecc. (Hauser *et al.* 2002). Le articolazioni vocali umane implicano – oltre, ovviamente, alle esigenze comunicative-emotive di questo tipo – anche comportamenti cognitivi e linguistici molto più complessi, ad esempio gli scambi

relazionali soggettivi e intersoggettivi o l'uso computazionale e referenziale di simboli sonori (fonemi) e grafici (grafemi).

Nel corso dell'evoluzione, la specie di ominidi *Homo habilis* probabilmente iniziava a comunicare attraverso una rudimentale forma di proto-linguaggio gestuale, la specie *Homo erectus* era forse in grado di produrre atti motori mimico-gestuali, mentre – come dimostrerebbero i calchi della calotta cranica ottenuti dai resti fossili – la specie *Homo sapiens* presentava già strutture cerebrali (specie delle aree dell'emisfero sinistro e verosimilmente circuiti specchio) che avrebbero consentito di sviluppare, assieme alle modalità di comunicazione gestuale, anche le prime articolazioni vocali (Corballis 2009). L'evoluzione umana successiva, dall'*Homo sapiens-sapiens* in poi, sarà caratterizzata dall'*uso intenzionale e cognitivo* delle capacità di comunicazione gestuale e vocale. Alla base di questo lento passaggio evolutivo pare ipotizzabile un meccanismo istintivo di atti comunicativi *condivisi* che avrebbero permesso di accostare e, dunque, di *associare* il significato del gesto a quello della parola (Arbib 2005; Gentilucci, Corballis 2006).

Dopotutto, le radici delle parole di lingue storico-naturali anche lontane (polinesiane, cinesi, indoeuropee ecc.) evidenzerebbero stretti rapporti tra l'originario movimento manuale e l'articolazione vocale. Ci sarebbe cioè

una sorta di relazione tra i gesti e i suoni linguistici, ed essa emergerebbe, per esempio, nel caso delle vocali /a/ e /i/ o delle consonanti /m/ e /r/ che riprodurrebbero rispettivamente movimenti ampi (la vocale /a/ e la consonante /m/) o stretti (Paget 1930). L'attenzione alla funzione linguistica dei sei *articolatori* del tratto vocale sopralaringeo che permettono la produzione dei *gesti sonori* è poi alla base della cosiddetta *teoria motoria della percezione del linguaggio*. Questa ipotesi avrebbe il vantaggio di recuperare all'originario gesto manuale la componente percettiva e, con essa, la sinergia udito-voce (Corballis 2009; Lotto *et al.* 2008). Ovviamente, assieme al ruolo della percezione uditiva bisogna considerare anche l'importanza dei processi mnemonici e delle caratteristiche ricorsive della lingua (Aboitiz *et al.* 2006). Sembra naturale inoltre il riferimento alle configurazioni manuali delle *lingue dei segni* (LS) alla primordiale comunicazione gestuale: è già nota, infatti, la funzione dei lobi frontale e parietale per la comprensione e la produzione della LS, così come probabilmente lo è quella dei sistemi specchio (Corina, Knapp 2006). Durante l'evoluzione filogenetica, quindi, il linguaggio verbale pare avere sfruttato le possibilità consentite dall'area di Broca e dai circuiti specchio (in particolare dai sistemi di *neuroni specchio-eco*), sia per quanto riguarda

il riconoscimento degli schemi motori fonetici sia nel momento dell'articolazione vocale (Rizzolatti *et al.* 2006).

3. Evidenze sperimentali: le funzioni dell'area di Broca

Come abbiamo visto, l'area 44 di Brodmann è coinvolta nella rappresentazione dei movimenti della bocca e della mano, i sistemi neuronali specchio più importanti sono localizzati a livello dei lobi frontale (soprattutto dell'area di Broca e della corteccia premotoria) e parietale (inferiore e anteriore) dell'emisfero sinistro. Le indagini di *brain imaging* – utilizzando la fMRI e la stimolazione magnetica transcranica (TMS) – hanno evidenziato che i circuiti specchio sono responsabili oltre che della rappresentazione dei movimenti della bocca e della mano, anche degli atti mimati e dei movimenti del piede (Aziz-Zadeh *et al.* 2004; Buccino *et al.* 2004a; Binkofski, Buccino 2006). Inoltre, diversi esperimenti hanno dimostrato che negli uomini si attivano importanti aree specchio di entrambi gli emisferi (in particolare il giro frontale inferiore dell'area di Broca) nel momento in cui essi osservavano comportamenti motori orofacciali (ad esempio masticare) di individui della propria specie anziché di altri animali (scimmie, cani ecc.): risultati simili si sono avuti nel momento in cui il repertorio motorio piuttosto che il mangiare riguardava i

comportamenti comunicativi orali. Guardare mangiare un'altra persona, osservare un uomo che parla o ascoltare frasi evidentemente evoca un repertorio d'atti maggiore rispetto a quello richiesto, per comportamenti analoghi, dalle altre specie animali. La modalità comunicativa del cane (l'abbaiare) infatti è molto più lontana dal corrispettivo comportamento motorio umano, quindi necessita di un minore coinvolgimento dell'attività neurale (Buccino *et al.* 2004b).

Alcuni ricercatori (utilizzando sempre la fMRI) hanno studiato la funzione neurale dell'area di Broca durante l'esecuzione di un compito in cui bisognava associare il riconoscimento di uno schema motorio o accompagnare l'espressione gestuale (manuale) alla produzione di un predicato verbale. In questo caso, è stata osservata l'attivazione dei circuiti specchio del giro frontale inferiore, del giro precentrale, della corteccia parietale inferiore e superiore e del solco intraparietale dell'emisfero sinistro che costituirebbero i correlati morfologici e funzionali dell'articolazione vocale (Hamzei *et al.* 2003; Skipper *et al.* 2007; Sato *et al.* 2008; Borghi, Scorolli 2009). Gli studi sulle funzioni cognitive superiori, tuttavia, richiedono lo sviluppo di metodologie d'indagine più precise di quelle già in uso per l'esame morfologico (citologico e biomolecolare). Tale necessità è evidente da circa un decennio, da quando cioè

sono al vaglio nuove tecniche di visualizzazione cerebrale come ad esempio la *Synthetic Brain Imaging* applicata alla tomografia ad emissione di positroni (PET): questa tecnica sfrutta le possibilità dei modelli computazionali correlati al metabolismo neurale e all'attività sinaptica localizzata in una specifica area del cervello (Arbib *et al.* 2000).

Considerando nel complesso gli aspetti produttivi e percettivi, il linguaggio umano presenta una rilevante componente motoria evidente nell'articolazione vocale, nella gestualità non verbale, nella struttura delle lingue segnate e nella scrittura. I comportamenti linguistici chiamano in causa prevalentemente le funzioni corticali dell'emisfero sinistro nelle stesse parti in cui i sistemi neuronali specchio sembrano più diffusi e in stretta sinergia con le aree motorie (Corballis 2009). Le recenti ipotesi sulla progressiva e parallela evoluzione sia dei sistemi specchio sia (di conseguenza) delle funzioni comunicative gestuali e verbali poggiano quindi sulla straordinaria importanza cognitiva e linguistica dell'area 'motoria' di Broca, responsabile dei movimenti laringei, oro-facciali, braccio-manuali e sede, appunto, delle più importanti strutture neurali specchio (Rizzolatti, Arbib 1998; Iacoboni, Wilson 2006).

Conclusioni

Probabilmente, l'evoluzione del tratto vocale sopralaringeo della specie *Homo sapiens-sapiens* ha sfruttato appieno le possibilità delle strutture corticali specchio (naturalmente assieme alle altre funzioni cognitive) e consentito lo sviluppo della facoltà del linguaggio verbale e della corrispettiva funzione linguistica (Corballis 2009). L'evoluzione del linguaggio sembra perciò passata attraverso una serie di tappe in cui l'importanza dei sistemi neurali specchio coinvolti nei processi di comprensione-riconoscimento immediato di specifici atti motori, l'imitazione, l'apprendimento, la riproduzione e l'uso intenzionale degli stessi appaiono necessari e determinanti. Dunque, essi non solo costituirebbero il prerequisito (preconcettuale e prelinguistico) neurale e motorio dell'articolazione del linguaggio gestuale e verbale umano, ma – come sembrano dimostrare altre ricerche – avrebbero un ruolo determinante pure nel riconoscimento degli stati emotivi che sono alla base delle esperienze soggettive e sociali (Rizzolatti, Arbib 1998).

RIFERIMENTI BIBLIOGRAFICI

Aboitiz F., García R.R., Bosman C., Brunetti E. (2006) *Cortical memory mechanisms and language origins*, in «Brain and Language», 98, pp. 40-56.

Arbib M.A. (2005) *From monkey-like action recognition to human language: an evolutionary framework for neurolinguistics*, in «Behavioral and Brain Sciences», 28, pp. 105-67.

Arbib M.A., Billard A., Iacoboni M., Oztop E. (2000) *Synthetic brain imaging: grasping, mirror neurons and imitation*, in «Neural Networks», 13, pp. 975-97.

Aziz-Zadeh L., Iacoboni M., Zaidel E., Wilson S., Mazziotta J.C. (2004) *Short communication. Left hemisphere motor facilitation in response to manual action sounds*, in «European Journal of Neuroscience», 19, pp. 2609-12.

Binkofski F., Buccino G. (2006) *The role of ventral premotor cortex in action execution and action understanding*, in «Journal of Physiology», 99, pp. 396-405.

Borghetti A.M., Scorolli C. (2009) *Language comprehension and dominant hand motion simulation*, in «Human Movement Science», 28, pp. 12-27.

Buccino G., Binkofski F., Fink G.R., Fadiga L., Fogassi L., Gallese V., Seitz R.J., Zilles K., Rizzolatti G., Freund H.-J. (2001) *Action observation activates premotor and parietal areas in a somatotopic manner: an fMRI study*, in «European Journal of Neuroscience», 13, pp. 400-4.

Buccino G., Binkofski F., Riggio L. (2004a) *The mirror neuron system and action recognition*, in «Brain and Language», 89, pp. 370-6.

Buccino G., Lui F., Canessa N., Patteri I., Lagravinese G., Benuzzi F.,

Porro C.A., Rizzolatti G. (2004b) *Neural circuits involved in the recognition of actions performed by non con-specifics: an fMRI study*, in «Journal of Cognitive Neuroscience», 16, pp. 114-26.

Buccino G., Vogt S., Ritzl A., Fink G.R., Zilles K., Freund H.-J., Rizzolatti G. (2004c) *Neural circuits underlying imitation learning of hand actions: an event-related fMRI study*, in «Neuron», 42, pp. 323-34.

Byrne R.W. (2003) *Imitation as behaviour parsing*, in «Philosophical Transactions of the Royal Society of London», 358, pp. 529-36.

Corballis M.C. (2009) *Language as gesture*, in «Human Movement Science», 28, pp. 556-65.

Corina D.P., Knapp H. (2006) *Sign language processing and the mirror neuron system*, in «Cortex», 42, pp. 529-39.

Del Giudice M., Manera V., Keysers C. (2009) *Programmed to learn? The ontogeny of mirror neurons*, in «Developmental Science», 12, 2, pp. 350-63.

Fadiga L., Fogassi L., Pavesi G. Rizzolatti G. (1995) *Motor facilitation during action observation: a magnetic stimulation study*, in «Journal of Neurophysiology», 73, pp. 2608-11.

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*, in «European Journal of Neuroscience», 17, pp. 1703-14.

Fogassi L., Ferrari P.F., Gesierich B., Rozzi S., Chersi F., Rizzolatti G. (2005) *Parietal lobe: from action organization to intention understanding*, in «Science», 308, pp. 662-7.

Fogassi L., Gallese V., Fadiga L., Luppino G., Matelli M., Rizzolatti G. (1996) *Coding of peripersonal space in inferior premotor cortex (F4)*, in «Journal of Neurophysiology», 76, pp. 141-57.

Gallese V., Fadiga L., Fogassi L., Rizzolatti G. (1996) *Action recognition in the premotor cortex*, in «Brain», 119, pp. 593-609.

Gentilucci M., Corballis M.C. (2006) *From manual gesture to speech: A gradual transition*, in «Neuroscience and Biobehavioral Reviews», 30, pp. 949-60.

Graziano M.S.A., Reiss L.A.J., Gross C.G. (1999) *A neural representation of the location of nearby sounds*, in «Nature», 397, pp. 428-30.

Hamzei F., Rijntjes M., Dettmers C., Glauche V., Weiller C., Büchel C. (2003) *The human action recognition system and its relationship to Broca's area: an fMRI study*, in «NeuroImage», 19, pp. 637-44.

Hauser M.D., Chomsky N., Fitch W.T. (2002) *The faculty of language: what is it, who has it, and how did it evolve?*, in «Science», 286, pp. 2526-8.

Iacoboni M., Koski L.M., Brass M., Bekkering H., Woods R.P., Dubeau M.C., Mazziotta J.C., Rizzolatti G. (2001) *Reafferent copies of imitated actions in the right superior temporal cortex*, in «Proceedings of National Academy of Sciences of USA», 98, 24, pp. 13995-9.

Iacoboni M., Molnar-Szakacs I., Gallese V., Buccino G., Mazziotta J.C., Rizzolatti G. (2005) *Grasping the intentions of others with one's own mirror neuron system*, in «PLoS Biology», 3, pp. 529-35.

Iacoboni M., Wilson S.M. (2006) *Beyond a single area: motor control and language within a neural architecture encompassing Broca's area*, in «Cortex», 42, pp. 503-6.

Jürgens U. (2002) *Neural pathways underlying vocal control*, in «Neuroscience & Biobehavioral Reviews», 26, pp. 235-58.

Kohler E., Keysers C., Umiltà M.A., Fogassi L., Gallese V., Rizzolatti G. (2002) *Hearing sounds, understanding actions: action representation in mirror neurons*, in «Science», 297, pp. 846-8.

Lieberman Ph., Crelin E.S., Klatt D.H. (1972) *Phonetic ability and related anatomy of the new-born, adult human, Neanderthal man, and the chimpanzee*, in «American Anthropologist», 74, pp. 287-307.

Lotto A.J., Hickok G.S., Holt L.L. (2008) *Reflections on mirror neurons and speech perception*, in «Trends in Cognitive Sciences», 13, 3, pp. 110-4.

Molnar-Szakacs I., Kaplan J., Greenfield P.M., Iacoboni M. (2006) *Observing complex action sequences: The role of the fronto-parietal mirror neuron system*, in «NeuroImage», 33, pp. 923-35.

Oztop E., Kawato M., Arbib M. (2006) *Mirror neurons and imitation: A computationally guided review*, in «Neural Networks», 19, pp. 254-71.

Paget R. (1930) *Human Speech*, London, Keegan Paul.

Rizzolatti G., Arbib M.A. (1998) *Language within our grasp*, in «Trends in Neurosciences», 21, pp. 188-94.

Rizzolatti G., Fadiga L., Gallese V., Fogassi L. (1996a) *Premotor cortex and the recognition of motor actions*, in «Cognitive Brain Research», 3, 2, pp. 131-41.

Rizzolatti G., Fogassi L., Gallese V., (2006) *Specchi nella mente*, in «Le Scienze», 460, pp. 51-61.

Rizzolatti G., Fogassi L., Matelli M., Bettinardi V., Paulesu E., Perani D., Fazio F. (1996b) *Localization of grasp representations in humans by PET: I. Observation versus execution*, in «Experimental Brain Research», 111, pp. 246-52.

Sato M., Mengarelli M., Riggio L., Gallese V., Buccino G. (2008) *Task related modulation of the motor system during language processing*, in «Brain and Language», 105, pp. 83-90.

Skipper J.I., Goldin-Meadow S., Nusbaum H.C., Small S.L. (2007) *Speech-associated gestures, Broca's area, and the human mirror system*, in «Brain and Language», 101, pp. 260-77.

Umiltà M.A., Kohler E., Gallese V., Fogassi L., Fadiga L., Keysers C., Rizzolatti G. (2001) *I Know What You Are Doing: A Neurophysiological Study*, in «Neuron», 31, pp. 155-65.

Zlatev J. (2008) *From proto-mimesis to language: Evidence from primatology and social neuroscience*, in «Journal of Physiology Paris», 102, pp. 137-51.