

QUANDO IL *MIRROR* NON BASTA. IL CASO DELLE AZIONI COMPLEMENTARI

LUISA SARTORI

Università di Padova

Riassunto. L'essere umano è per definizione un essere sociale e la sua sopravvivenza dipende dalla capacità di comprendere le azioni degli altri e rispondervi adeguatamente. Come ciò avvenga rimane però una questione dibattuta. Il sistema d'elezione per spiegare le interazioni di tipo imitativo, in cui la postura degli agenti è identica (come quando avviciniamo due calici per brindare), è il sistema *mirror*. Ma non è chiaro il coinvolgimento di questo sistema laddove il contesto nel quale siamo immersi ci richieda di agire in modo opposto o complementare a quanto osservato. L'idea discussa nel presente articolo è che questo tipo di interazioni non sia gestito esclusivamente dal sistema *mirror*, ma da altri e più complessi meccanismi e sistemi per l'integrazione dei propri e degli altrui movimenti in grado di rispondere in modo adattivo alle diverse richieste dell'ambiente in cui viviamo.

1. INTRODUZIONE

Uno dei più grandi errori dei nostri giorni consiste nel pensare al movimento di per sé come qualcosa di separato dalle funzioni superiori.

(M. Montessori, 1952)

L'idea che percezione, azione e cognizione siano strettamente interconnesse si è affermata stabilmente nel corso degli ultimi decenni. In ambito motorio, la scoperta di neuroni specchio con proprietà visuo-motorie nell'area premotoria ventrale della scimmia (di Pellegrino, Fadiga, Fogassi, Gallese e Rizzolatti, 1992; Gallese, Fadiga, Fogassi e Rizzolatti, 1996) ha aperto la strada ad una consistente serie di ricerche volte all'individuazione di un sistema analogo nell'uomo (Chong, Cunnington, Williams, Kanwisher e Mattingley, 2008; Gazzola e Keysers, 2009; Kilner, Neal, Weiskopf, Friston e Frith, 2009; Mukamel, Ekstrom, Kaplan, Iacoboni e Fried, 2010). Di fatto, sebbene l'evidenza sperimentale diretta a favore dell'esistenza di cellule bimodali visuo-motorie nell'uomo sia ancora abbastanza ridotta (Mukamel *et al.*, 2010), il dato più rilevante emerso da una crescente mole di studi neuroanatomici è che le aree classicamente associate con la preparazione, esecuzione e simulazione del movimento sono attive altresì

quando si osserva l'azione di un'altra persona (per una rassegna, si veda Grèzes e Decety, 2001). A livello neurofisiologico, inoltre, numerose evidenze attestano che l'osservazione dell'azione altrui attiva nello spettatore una codifica motoria *corrispondente al gesto osservato* (Borroni, Montagna, Cerri e Baldissera, 2005; Fadiga, Fogassi, Pavesi e Rizzolatti, 1995; Gangitano, Mottaghy e Pascual-Leone, 2001; Lepage, Tremblay e Théoret, 2010; Montagna, Cerri, Borroni e Baldissera, 2005; Strafella e Paus, 2000; Urgesi, Candidi, Fabbro, Romani e Aglioti, 2006). Questo meccanismo, detto *direct matching*, spiega elegantemente alcuni fenomeni quali il *priming* motorio (Liepelt, von Cramon e Brass, 2008) e visuomotorio (Craighero, Fadiga, Umiltà e Rizzolatti, 1996), il contagio motorio (Bouquet, Shipley, Capa e Marshall, 2011) e l'imitazione automatica (Heyes, 2011).

Il *direct matching*, però, presenta un aspetto paradossale: se da un lato la corrispondenza diretta fra azioni proprie e altrui può renderne immediata la percezione e comprensione, dall'altra si scontra con la necessità di gestire forme di interazione che non richiedono agli agenti di replicare l'uno le azioni dell'altro, ma di eseguire azioni diverse da quelle osservate. Come Sebanz, Bekkering e Knoblich (2006) suggeriscono, affinché un'interazione tra più agenti vada a buon fine, si richiede a volte che gli agenti effettuino un movimento complementare diverso dall'altro, non imitativo. Complementare (dal latino, *complementum*) si dice di una parte che, aggiunta ad un'altra, forma un tutto. Le *azioni complementari* richiedono per definizione che la rappresentazione motoria dell'azione osservata coesista con una rappresentazione in grado di abbinare le azioni percepite con il loro complementare motorio. Il valore aggiunto di un meccanismo come il *direct matching*, ovvero il suo essere automatico e immediato, diverrebbe quindi un ostacolo nella gestione delle forme complesse di interazione sociale. A livello neurale, quali network mediano l'abilità degli individui di coordinare le loro azioni in modo congruente o meno a quelle dell'altro agente? Alcune recenti evidenze neurali supportano l'idea che un unico sistema – il *mirror* – sia alla base delle interazioni sia di tipo imitativo che complementare (Newman-Nordlund, van Schie, van Zuijlen e Bekkering, 2007). Secondo altri, invece, la capacità di coordinare i propri e gli altrui movimenti andrebbe oltre le competenze di questo sistema e sarebbe mediata da un altro network anatomicamente e funzionalmente distinto (Kokal, Gazzola e Keysers, 2009; Kokal e Keysers, 2010). Non è chiaro, quindi, il ruolo giocato dal sistema *mirror* laddove il contesto nel quale siamo immersi ci richieda di agire in modo opposto o complementare a quanto osservato.

Nel presente articolo farò il punto della situazione su cosa si intende per interazioni sociali, illustrerò le evidenze scientifiche relative alla simulazione motoria di tipo congruente e incongruente rispetto

all'azione osservata, e sosterrò l'ipotesi che due processi temporalmente sincronizzati siano alla base di questo meccanismo. Infine, discuterò le evidenze circa il ruolo del sistema *mirror* nelle interazioni sociali di tipo complementare e ipotizzerò che possa fungere da «working memory» per permettere all'individuo di gestire adattivamente le molteplici richieste del mondo esterno.

2. LE INTERAZIONI SOCIALI

Si definisce *interazione sociale* una situazione in cui due o più agenti agiscono uno sull'altro: se afferro una penna e la porgo a qualcuno, la sua risposta motoria sarà immediata, opportunamente sincronizzata e calibrata per adattarsi efficacemente al mio gesto, e a sua volta modificherà l'esecuzione del mio successivo movimento. Il successo di uno scambio tra persone dipende quindi sia dalla capacità di comprendere il significato dei gesti altrui che di monitorarne l'esecuzione, prevederne l'andamento e rispondere in modo adattivo. Una sinfonia complessa richiede un direttore d'orchestra all'altezza. Le evidenze a favore del coinvolgimento del sistema *mirror* in questi processi si accumulano (Gallese e Goldman, 1998; Rizzolatti, Fogassi e Gallese, 2001), ma i meccanismi grazie ai quali siamo in grado di rispondere adattivamente alle azioni altrui sono ancora dibattuti.

Un aspetto che rimane insoluto riguarda se il *direct matching* che abbina osservazione dell'azione e corrispondente codifica motoria sia inflessibile, o più sofisticato e mediato da rappresentazioni motorie anche di tipo complementare. Nel primo caso, all'osservazione di un'azione dovrebbe seguire l'attivazione speculare dei muscoli corrispondenti. Nel secondo caso, invece, sarebbe possibile ipotizzare una modulazione delle attivazioni muscolari convergente o divergente rispetto a quelle osservate, a seconda del contesto. Un meccanismo più flessibile, quindi, in grado di rispondere alle sollecitazioni ambientali della vita di tutti i giorni che prevedono interazioni fra più agenti e richiedono azioni complementari oltre che imitative (Sebanz *et al.*, 2006). Nonostante studi recenti abbiano largamente esteso le nostre conoscenze sul funzionamento del sistema motorio e i suoi aspetti cognitivi all'interno delle interazioni dinamiche fra più agenti, molto rimane ancora da studiare.

3. L'IPOTESI DELLA DOPPIA VIA

L'esistenza di un legame diretto tra osservazione dell'azione e attivazione selettiva dei muscoli deputati all'esecuzione del movimento

osservato è stata confermata da numerosi studi neurofisiologici che si sono avvalsi della tecnica combinata di stimolazione magnetica transcranica a singolo impulso (spTMS) e registrazione elettromiografica (per una rassegna, si veda Fadiga, Craighero e Olivier, 2005). Il razionale di questa tecnica sta nel concetto, ben descritto da Jannerod (2006), che un *continuum* temporale lega aspetti *covert* e *overt* dell'azione. E mentre un'azione *overt* è sempre preceduta da uno stadio *covert* (la rappresentazione dell'azione), lo stadio *covert* non è necessariamente seguito da quello *overt* (l'esecuzione dell'azione). Ne deriva che la semplice intenzione di muovere un muscolo può produrre una pre-attivazione motoria sotto soglia, pur in assenza di movimento. Applicando la spTMS sulla corteccia motoria primaria (M1) e facendo raggiungere la soglia del potenziale d'azione ai neuroni preattivi sotto il coil elettromagnetico, si innescano dei potenziali evocati motori (MEP) che consentono di rivelare il flusso di informazioni proiettate da M1 al sistema corticospinale (Borroni e Baldissera, 2008; Koch, Versace, Bonni, Lupo, Gerfo, Oliveri e Caltagirone, 2010). Maggiore è l'attivazione a livello di rappresentazione motoria, maggiore è l'eccitabilità corticospinale, e quindi l'ampiezza del MEP. Se, ad esempio, riceviamo un impulso di TMS mentre osserviamo passivamente un movimento di contrazione dell'indice, l'elettromiografo registrerà un MEP nel muscolo adduttore dell'indice della nostra mano. Questo effetto è temporalmente sincronizzato col gesto osservato (Gangitano *et al.*, 2001) e rivela una interdipendenza tra azione osservata e corrispettiva rappresentazione motoria, che sembra prescindere da fattori cognitivi quali l'adeguatezza del gesto rispetto all'obiettivo preposto e lo scopo dell'azione (Cavallo, Becchio, Sartori, Bucchioni e Castiello, 2012; Cavallo, Sartori e Castiello, 2011). Ciò che conta ai fini del *direct matching* sarebbero solo la natura biologica dell'effettore e le caratteristiche visive estrinseche dell'azione osservata, come ad esempio l'essere o meno in ombra (Sartori e Castiello, 2013d), mediate da rappresentazioni ai livelli gerarchicamente più bassi del sistema motorio. È interessante notare che anche laddove i partecipanti non notino alcuna differenza tra movimenti di prensione verso un oggetto caratterizzati da leggere discrepanze cinematiche, a livello di eccitabilità corticospinale si riscontrano delle differenze significative in linea con quanto osservato (Sartori, Bucchioni e Castiello, 2012a). A testimonianza del fatto che il *direct matching* avviene a prescindere da ciò di cui siamo consapevoli.

Numerosi studi attestano l'esistenza, nell'uomo, di uno specifico substrato neuronale implicato nella riproduzione interna del piano motorio di un'azione, anche in assenza di esecuzione (Gerardin, Sirigu, Lehericy, Poline, Gaymard, Marsault Agid e Le Bihan, 2000; Johnson, Rotte, Grafton, Hinrichs, Gazzaniga e Heinze, 2002). Se il

meccanismo di *simulazione motoria* che utilizziamo per controllare le nostre azioni è lo stesso che usiamo quando osserviamo un'azione altrui, possiamo ipotizzare che percezione ed esecuzione dell'azione siano due facce dello stesso processo e che la simulazione non ci dica solo che tipo di azione stiamo osservando, ma anche quale sarà il suo decorso futuro (Jeannerod, 2006; Oztop, Wolpert e Kawato, 2005). Osservare le fasi che precedono la fine di un'azione, com'è noto, comporta una maggior attivazione motoria che non osservarne la fine (Gangitano *et al.*, 2001; Urgesi, Maieron, Avenanti, Tidoni Fabbro e Aglioti, 2010; Urgesi, Moro, Candidi e Aglioti, 2006). E l'accuratezza nel riconoscere un'azione è maggiore se essa appartiene al proprio repertorio motorio (Calvo-Merino, Ehrenberg, Leung e Haggard, 2010). Risulta quindi evidente che l'abilità di estrarre informazioni rilevanti dalla cinematica dei movimenti osservati si fonda sulle proprie esperienze motorie e gioca un ruolo chiave nella codifica predittiva dell'azione altrui (Aglioti, Cesari, Romani e Urgesi, 2008; Kilner, Friston e Frith, 2007; Knoblich e Flach, 2001; Sacheli, Candidi, Pavone, Tidoni e Aglioti, 2012; Sacheli, Tidoni, Pavone, Aglioti e Candidi, 2013; Sartori, Xompero, Bucchioni e Castiello, 2012c).

La simulazione motoria è un meccanismo chiave per comprendere e interagire con gli altri. Non è ben chiaro, tuttavia, come questo meccanismo di simulazione diretta possa conciliarsi con la necessità di interagire con gli altri anche in modo diverso rispetto a quanto si osserva. Nella vita di tutti i giorni non sempre imitare è vantaggioso. Il contesto sociale nel quale siamo immersi ci richiede a volte di agire in modo opposto o *complementare* a quanto osservato. Se ad esempio qualcuno ci lancia una moneta, la tendenza automatica ad imitarne il gesto deve lasciare il posto alla necessità di eseguire un movimento diverso, ovvero aprire la mano. In questo caso, imitare sarebbe controproducente.

Come emerso da alcuni recenti studi, azioni che veicolano richieste complementari hanno l'abilità di innescare processi di simulazione non-congruenti, laddove il contesto lo richieda (per una rassegna: Sartori, Betti e Castiello, 2013b). Il paradigma adottato in uno di questi studi prevedeva che i partecipanti osservassero una persona seduta frontalmente nell'atto di versare qualcosa nella sua tazza per poi pretendersi verso una tazza situata fuori dalla sua portata, ma strategicamente posta vicino alla mano destra del partecipante. In questo caso, il contesto richiedeva implicitamente che l'osservatore afferrasse e porgesse la tazza per completare l'azione. Il punto cruciale del paradigma è che il movimento richiesto al partecipante (ad esempio, una presa di precisione) aveva caratteristiche muscolari diverse da quello osservato (ad esempio, una presa a tutta mano). Le attivazioni muscolari registrate nella mano dell'osservatore hanno quindi permesso

di evidenziare una simulazione motoria di tipo complementare, non-congruente a quella osservata (Sartori, Cavallo, Bucchioni e Castiello, 2012b). Il dato più interessante è però emerso in uno studio successivo che, riprendendo il medesimo paradigma, ne ha testato specificamente l'aspetto temporale: i partecipanti mostravano un coinvolgimento dei muscoli deputati all'azione complementare estremamente *precoce*, ancor prima che l'azione di richiesta a loro diretta fosse espressa (Sartori, Bucchioni e Castiello, 2012c). Alla luce dei dati sull'eccitabilità corticospinale del sistema motorio si è quindi ipotizzata l'esistenza di un meccanismo in grado di gestire simultaneamente due processi (*Doppia Via*): il primo atto ad analizzare l'informazione motoria contenuta nella scena e a mantenerne attiva una traccia funzionale. Il secondo in grado di sfruttare questa traccia per stabilire in tempo reale delle connessioni con rappresentazioni motorie congruenti o meno a quanto osservato, al fine di favorire un'interazione appropriata tra gli agenti (Sartori *et al.*, 2013b). In linea con questa ipotesi, è interessante notare come alcuni ricercatori avessero precedentemente osservato una distinzione tra meccanismi di risonanza motoria *low-* e *high-level* (van Schie, Koelewijn, Jensen, Oostenveld, Maris e Bekkering, 2008; Rizzolatti, Fadiga, Fogassi e Gallese, 2002). Laddove per risonanza *low-level* si faceva riferimento a un processo di *direct matching* veloce e automatico, mentre ad un livello cognitivo più alto e più lento venivano ascritte la capacità di riconoscere e anticipare le azioni altrui. Parzialmente in linea con questa distinzione, alcuni autori hanno mostrato risposte di tipo «mirror» e «non-mirror» con tempistiche leggermente sfasate ma molto veloci, rispettivamente nell'ordine dei 150 e 300 ms (Barchiesi e Cattaneo, 2013; Ubaldi, Barchiesi e Cattaneo, 2013).

Il meccanismo della «Doppia Via» qui proposto si differenzia dai precedenti nell'ipotizzare due processi *temporalmente sincronizzati* e parimenti *low-level* che non richiederebbero un coinvolgimento cognitivo di alto livello. Come confermano i dati di cinematica del movimento, un gesto di richiesta inaspettato indirizzato al partecipante (ad esempio, una mano aperta col palmo rivolto verso l'alto) è in grado di attivare in quest'ultimo una risposta di tipo complementare (passare all'altro l'oggetto richiesto) pressoché immediata (Sartori, Becchio, Bulgheroni e Castiello, 2009). È interessante notare che anche laddove si istruiscano i partecipanti ad eseguire il loro movimento ignorando il gesto di richiesta, l'algoritmo di *break-detection* che computa la deviazione delle traiettorie continua a rivelare la presenza latente del piano motorio corrispondente al gesto complementare, anche dopo soli 165 ms dall'inizio del movimento. Il che fa supporre che più meccanismi di simulazione *low-level* possano essere gestiti in simultanea. Questo meccanismo permetterebbe all'individuo di rispon-

dere tempestivamente ad eventuali imprevisti presenti nell'ambiente (Sartori *et al.*, in revisione). Si auspica che studi futuri possano chiarire il grado di simultaneità e il livello gerarchico di questi processi all'interno di un contesto sociale interattivo.

A livello neurale, è stata avanzata l'ipotesi che le aree chiave del sistema *mirror* (giro frontale inferiore destro e lobi parietali inferiori) siano attivate sia durante la preparazione di movimenti complementari che imitativi, con differenti gradi di attivazione nell'uno o nell'altro caso (Newman-Nordlund *et al.*, 2007). Secondo altri, occorrerebbe introdurre il concetto di «emulator neurons» (Csibra, 2007, p. 454) per spiegare la simulazione motoria relativa alle azioni congiunte, il rimappaggio delle azioni osservate incongruenti alle proprie e la coordinazione motoria in contesti interattivi.

Un'altra ipotesi sostiene invece che il sistema *mirror* sarebbe reclutato durante le interazioni sociali solo per trasformare le proprie e altrui azioni in un unico codice motorio. Queste informazioni sarebbero poi inviate ad un altro network – costituito da regioni dei lobi prefrontale, parietale posteriore e temporale – che le integrerebbe per permettere agli individui di coordinarsi e raggiungere il loro comune obiettivo (Kokal *et al.*, 2009; Kokal e Keysers, 2010). Oltre ai nodi fronto-parietali classicamente coinvolti nel sistema *mirror*, questo sistema recluterebbe altre aree – come ad esempio la corteccia prefrontale mediale e la giunzione temporo-parietale – che si attivano in modo differenziato durante l'osservazione di interazioni di tipo cooperativo e competitivo (Becchio, Cavallo, Begliomini, Sartori, Feltrin e Castiello, 2012). Questi dati suggeriscono che il rimappaggio delle proprie e altrui azioni durante le interazioni sociali venga svolto al di fuori del sistema *mirror* e in un secondo tempo. Ma data la bassa risoluzione temporale delle tecniche di neuroimmagine, l'aspetto temporale di questi processi resta da chiarire.

4. OLTRE IL MIRROR

I risultati relativi all'attivazione corticospinale in contesti interattivi pongono quindi alcuni interessanti interrogativi. Da dove origina l'attivazione di tipo complementare? Dove vengono selezionate le risposte adeguate e pertinenti agli stimoli? La simulazione motoria di tipo congruente avviene in parallelo rispetto a quella di tipo incongruente?

Nel 2001, Rizzolatti e Luppino hanno suggerito l'esistenza di una sorta di *vocabolario* nell'area F5 dei primati (parte rostrale della corteccia premotoria ventrale) costituito da rappresentazioni motorie che fornirebbero indicazioni precise riguardo a come un'azione debba essere programmata e quali effettori debbano essere selezionati per

eseguirlo. Quando tali rappresentazioni vengono attivate durante la semplice osservazione di un'azione altrui, anche il significato ad esse relato si attiva, rendendo possibile la comprensione delle azioni osservate. La mia ipotesi è che accanto a questo vocabolario dei significati sia generato anche un *vocabolario dei sinonimi e dei contrari*. Ovvero un meccanismo in grado di abbinare le azioni osservate al loro complementare motorio, sia esso congruente o meno con quello altrui. Il fatto che la risposta di tipo complementare sia elicitata in modo rapido ed spontaneo, come evidenziato sia dai dati di cinematica (Sartori *et al.*, 2009) che da quelli neurofisiologici (Sartori *et al.*, 2011b, 2012b, 2013c), sembra indicare che questo meccanismo sociale non sia di tipo inferenziale, ma altrettanto *low-level* quanto quello del *direct matching*. La presenza di azioni sociali, e non semplici riflessi, anche in feti gemelli a pochi mesi di gestazione (Castiello, Becchio, Zoia, Nelini, Sartori, Blason, D'Ottavio, Bulgheroni e Gallese, 2010) sembra suggerire che il lato sociale del sistema motorio sia innato e non mediato da abilità cognitive di alto livello.

Tornando alle ipotesi iniziali, resta allora una cosa da chiarire: se la risposta automatica del sistema motorio quando si osserva un'azione altrui è per definizione congruente allo stimolo osservato (*direct matching*), non ci sarebbe spazio per l'emergere di associazioni non congruenti. A meno che non esistano due vie. Una strettamente legata all'omologia tra ciò che viene osservato e ciò che risuona a livello motorio. E una parallela, svincolata dalle caratteristiche specifiche dello stimolo e in grado di associare risposte motorie diverse da ciò che si osserva.

L'ipotesi della «Doppia Via» permetterebbe inoltre di risolvere una diatriba apparentemente inconciliabile sorta nell'ambito degli studi sull'osservazione dell'azione inerenti il livello di codificazione motoria in M1. Ovvero se la simulazione motoria codifichi lo scopo di un'azione, o se fornisca una replica letterale dell'azione osservata. A fronte di crescenti evidenze che attestano la presenza di un *direct matching* specifico tra effettori coinvolti nell'azione osservata ed attivazione muscolare nell'osservatore (Alaerts, Heremans, Swinnen e Wenderoth, 2009; Cavallo *et al.*, 2012; Gangitano *et al.*, 2001; Noy, Rumiati e Flash, 2009), altri studi sottolineano come questa corrispondenza sia invece modulata dallo scopo dell'azione: «the goal over the mean» (Cattaneo, Maule, Barchiesi e Rizzolatti, 2013). Questa apparente inconciliabilità potrebbe spiegarsi ipotizzando la compresenza in M1 di due processi diversi e complementari, non mutualmente escludenti (Barchiesi, Wache e Cattaneo, 2012; Cavallo, Bucchioni, Castiello e Becchio, 2013; van Elk, van Schie e Bekkering, 2008).

Un altro dato interessante che si potrebbe ascrivere alla «Doppia Via» è la differente attivazione motoria riscontrata per le azioni os-

servate in prospettiva egocentrica e allocentrica (Maeda, Kleiner-Fisman e Pascual-Leone, 2002). Nel tentativo di spiegare questo fenomeno, Maeda e colleghi hanno supposto l'esistenza di neuroni nelle aree premotorie e motorie primarie specializzati per la prospettiva egocentrica (Maeda *et al.*, 2002). A mio avviso, questo dato è riconducibile all'esistenza di una via specializzata per il *direct matching* in prospettiva egocentrica, e di un'altra in grado di tradurre l'informazione visiva da un sistema di coordinate allocentriche ad un sistema egocentrico per processare risposte motorie adeguate. Una potenziale conferma a questa ipotesi viene da un recente studio che ha manipolato la corrispondenza tra la mano che esegue un gesto e la mano dominante dell'osservatore (Sartori, Begliomini e Castiello, 2013a). Laddove un attore è visto frontalmente nell'atto di raggiungere e afferrare un oggetto con la mano destra, il *direct matching* si traduce nel classico effetto di attivazione motoria nella mano destra dell'osservatore. Ma se l'azione osservata viene eseguita con la mano sinistra, l'attivazione motoria si riscontra nell'arto abitualmente preposto ad eseguire quella stessa azione (nei destrimani, la mano destra). L'inverso avviene nei mancini. In poche parole, l'attivazione motoria durante l'osservazione di azioni in prospettiva allocentrica sembra svincolarsi dalla via della corrispondenza diretta tra quanto osservato e quanto eseguito.

A vent'anni dalla scoperta dei neuroni *mirror*, si sostiene fermamente che il sistema *mirror* si sia evoluto per *comprendere* il significato delle azioni altrui (Gallese e Goldman, 1998). Questa teoria si basa sull'assunto che il nostro repertorio motorio sia la chiave per riconoscere direttamente quello dell'altro e accedere alle sue intenzioni in maniera del tutto non-consapevole e non-mediata. Un'affermazione estremamente affascinante, ma che non spiega, ad esempio, le attivazioni del sistema *mirror* nel caso di azioni nuove, non appartenenti al nostro pattern motorio, artificiali o biologicamente impossibili (Candidi, Urgesi, Ionta e Aglioti, 2008; Engel, Burke, Fiehler, Bien e Rosler, 2008). Questi dati avrebbero invece un senso inquadrando il sistema *mirror* nella cornice teorica della codifica predittiva (Kilner *et al.*, 2007). Ragionare in termini di sistema *mirror* predittivo spiegherebbe perché le attivazioni corticospinali maggiori si riscontrano *prima* che un'azione osservata sia portata a compimento (Gangitano *et al.*, 2001; Urgesi *et al.*, 2006, 2010). E perché i neuroni *mirror* della scimmia rispondono anche quando la parte finale di un gesto risulta nascosta (Umiltà, Kohler, Gallese, Fogassi, Fadiga, Keysers e Rizzolatti, 2001). La funzione base del cervello, sviluppatasi sotto la spinta della pressione evolutiva, è la capacità di formulare previsioni. Solo un cervello proattivo è in grado di pianificare risposte funzionali e adattive, sia individuali che sociali. Come dimostrano gli studi di cinematica sulla capacità degli osservatori di estrarre informazioni

rilevanti per predire l'esito di un'azione sociale (cooperativa o competitiva) già dopo pochi secondi dall'inizio (Sartori, Becchio e Castiello, 2011a) e quelli neurofisiologici sulle attivazioni corticospinali precoci durante l'osservazione di una richiesta complementare (Sartori *et al.*, 2013c). Saper prevedere l'esito delle azioni altrui è *conditio sine qua non* per la pianificazione delle azioni complementari (Csibra, 2007; Sebanz *et al.*, 2006).

È allora possibile ipotizzare che il ruolo chiave del sistema *mirror* sia analogo a quello di una *working memory*, ma in ambito motorio. Dove per «working memory» si intende un meccanismo in grado di tenere attivi elementi distinti al fine di estrarne la struttura di ordine gerarchico superiore (Gibson, 2000). Il sistema *mirror* è in effetti in grado di mantenere attive le attivazioni neuronali legate agli aspetti multisensoriali di un'azione: il suono generato da un atto – come strappare un foglio – è sufficiente ad innescarne la sua rappresentazione motoria (Kohler, Keysers, Umiltà, Fogassi, Gallese e Rizzolatti, 2002). Durante le interazioni sociali, i partecipanti devono tenere contemporaneamente attive le rappresentazioni motorie sia di tipo congruente che incongruente al fine di elaborare sia l'azione osservata, sia la risposta più adeguata al raggiungimento di uno scopo comune. Le interazioni di tipo complementare costituiranno quindi un utile strumento per testare questa analogia.

5. CONCLUSIONE

Avanzare una nuova ipotesi sui processi che mediano la coesistenza di rappresentazioni motorie congruenti e incongruenti all'azione osservata apre una nuova strada per la comprensione delle interazioni sociali non imitative.

Le evidenze raccolte nell'ambito delle azioni complementari prospettano l'esistenza di un meccanismo a due vie in grado di ri-mappare flessibilmente i propri movimenti con quelli altrui oltre la corrispondenza diretta, per permettere all'individuo di prevedere, pianificare e rispondere tempestivamente alle richieste del mondo esterno.

BIBLIOGRAFIA

- AGLIOTI S.M., CESARI P., ROMANI M., URGESI C. (2008). Action anticipation and motor resonance in elite basketball players. *Nature Neuroscience*, 11, 1109-1116.
- ALAERTS K., HEREMANS E., SWINNEN S.P., WENDEROTH N. (2009). How are observed actions mapped to the observer's motor system? Influence of posture and perspective. *Neuropsychologia*, 47, 415-422.

- BARCHIESI G., WACHE S., CATTANEO L. (2012). The frames of reference of the motor-visual aftereffect. *PLoS One*, 7, e40892.
- BARCHIESI G., CATTANEO L. (2013). Early and late motor responses to action observation. *Social Cognitive and Affective Neuroscience*, 8, 711-719.
- BECCIO C., CAVALLO A., BEGLIOMINI C., SARTORI L., FELTRIN G., CASTIELLO U. (2012). Social grasping: From mirroring to mentalizing. *Neuroimage*, 61, 240-248.
- BORRONI P., BALDISSERA F. (2008). Activation of motor pathways during observation and execution of hand movements. *Social Neuroscience*, 3, 276-288.
- BORRONI P., MONTAGNA M., CERRI G., BALDISSERA F. (2005). Cyclic time course of motor excitability modulation during observation of hand actions in humans. *European Journal of Neuroscience*, 13, 190-194.
- BOUQUET C.A., SHIPLEY T.F., CAPA R.L., MARSHALL P.J. (2011). Motor contagion: Goal-directed actions are more contagious than non-goal-directed actions. *Experimental Psychology*, 58, 71-78.
- CALVO-MERINO B., EHRENBERG S., LEUNG D., HAGGARD P. (2010). Experts see it all: Configural effects in action observation. *Psychological Research*, 74, 400-406.
- CANDIDI M., URGESI C., IONTA S., AGLIOTTI S.M. (2008). Virtual lesion of ventral premotor cortex impairs visual perception of biomechanically possible but not impossible actions. *Social Neuroscience*, 3, 388-400.
- CASTIELLO U., BECCIO C., ZOIA S., NELINI C., SARTORI L., BLASON L., D'OTTAVIO G., BULGHERONI M., GALLESE V. (2010). Wired to be social: The Ontogeny of Human Interaction. *PLoS One*, 5, e13199.
- CATTANEO L., MAULE F., BARCHIESI G., RIZZOLATTI G. (2013). The motor system resonates to the distal goal of observed actions: Testing the inverse pliers paradigm in an ecological setting. *Experimental Brain Research*, 231, 37-49.
- CAVALLO A., SARTORI L., CASTIELLO U. (2011). Corticospinal excitability modulation to hand muscles during the observation of appropriate vs. inappropriate actions. *Cognitive Neuroscience*, 2, 83-90.
- CAVALLO A., BECCIO C., SARTORI L., BUCCHIONI G., CASTIELLO U. (2012). Grasping with tools: Corticospinal excitability reflects observed hand movements. *Cerebral Cortex*, 22, 710-716.
- CAVALLO A., BUCCHIONI G., CASTIELLO U., BECCIO C. (2013). Goal or movement? Action representation within the primary motor cortex. *European Journal of Neuroscience*, 38, 3507-3512.
- CHONG T.T., CUNNINGTON R., WILLIAMS M.A., KANWISHER N., MATTINGLEY J.B. (2008). fMRI adaptation reveals mirror neurons in human inferior parietal cortex. *Current Biology*, 18, 1576-1580.
- CRAIGHERO L., FADIGA L., UMILTÀ C., RIZZOLATTI G. (1996). Evidence for visuomotor priming effect. *Neuroreport*, 20, 347-349.
- CSIBRA G. (2007). Action mirroring and action understanding: An alternative account. In P. Haggard, Y. Rossetti, M. Kawato (eds.), *Sensorimotor foundations of higher cognition*. Attention and performance XXII. Oxford: Oxford University Press.
- DI PELLEGRINO G., FADIGA L., FOGASSI L., GALLESE V., RIZZOLATTI G. (1992). Understanding motor events: A neurophysiological study. *Experimental Brain Research*, 9, 176-180.
- ENGEL A., BURKE M., FIEHLER K., BIEN S., RÖSLER F. (2008). What activates the human mirror neuron system during observation of artificial movements: Bottom-up visual features or top-down intentions? *Neuropsychologia*, 46, 2033-2042.

- FADIGA L., CRAIGHERO L., OLIVIER E. (2005). Human motor cortex excitability during the perception of others' action. *Current Opinion in Neurobiology*, 15, 213-218.
- FADIGA L., FOGASSI L., PAVESI G., RIZZOLATTI G. (1995). Motor facilitation during action observation: A magnetic stimulation study. *Journal of Neurophysiology*, 73, 2608-2611.
- GALLESE V., FADIGA L., FOGASSI L., RIZZOLATTI G. (1996). Action recognition in the premotor cortex. *Brain*, 119, 593-609.
- GALLESE V., GOLDMAN A. (1998). Mirror neurons and the simulation theory of mind-reading. *Trends in Cognitive Science*, 2, 493-501.
- GANGITANO M., MOTTAGHY F.M., PASCUAL-LEONE A. (2001). Phase-specific modulation of cortical motor output during movement observation. *Neuroreport*, 12, 1489-1492.
- GAZZOLA V., KEYSERS C. (2009). The observation and execution of actions share motor and somatosensory voxels in all tested subjects: Single-subject analyses of unsmoothed fMRI data. *Cerebral Cortex*, 19, 1239-1255.
- GERARDIN E., SIRIGU A., LEHÉRICY S., POLINE J.B., GAYMARD B., MARSAULT C., AGID Y., LE BIHAN D. (2000). Partially overlapping neural networks for real and imagined hand movements. *Cereb Cortex*, 10, 1093-1104.
- GIBSON E. (2000). The dependency locality theory: A distance-based theory of linguistic complexity. In Y. Miyashita, A. Marantz, W. O'Neil (eds.), *Image, language, brain*. Cambridge, MA: MIT Press, pp. 95-126.
- GRÈZES J., DECETY J. (2001). Functional anatomy of execution, mental simulation, observation, and verb generation of actions: A meta-analysis. *Human Brain Mapping*, 12, 1-19.
- HEYES C. (2011). Automatic imitation. *Psychological Bulletin*, 137, 463-483.
- JEANNEROD M. (2006). *Motor cognition: What actions tell the self*. Oxford: Oxford University Press.
- 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, 1693-1704.
- KILNER J.M., FRISTON K.J., FRITH C.D. (2007). Predictive coding: An account of the mirror neuron system. *Cognitive Processes*, 8, 159-166.
- KILNER J.M., NEAL A., WEISKOPF N., FRISTON K.J., FRITH C.D. (2009). Evidence of mirror neurons in human inferior frontal gyrus. *Journal of Neuroscience*, 29, 10153-10159.
- KNOBLICH G., FLACH R. (2001). Predicting the effects of actions: Interactions of perception and action. *Psychological Science*, 2, 467-472.
- KOCH G., VERSACE V., BONNI S., LUPO F., GERFO E., OLIVERI M., CALTAGIRONE C. (2010). Resonance of cortico-cortical connections of the motor system with the observation of goal directed grasping movements. *Neuropsychologia*, 48, 3513-3520.
- KOHLER E., KEYSERS C., UMITÀ M.A., FOGASSI L., GALLESE V., RIZZOLATTI G. (2002). Hearing sounds, understanding actions: Action representation in mirror neurons. *Science*, 297, 846-848.
- KOKAL I., GAZZOLA V., KEYSERS C. (2009). Acting together in and beyond the mirror neuron system. *Neuroimage*, 47, 2046-2056.
- KOKAL I., KEYSERS C. (2010). Granger causality mapping during joint actions reveals evidence for forward models that could overcome sensory-motor delays. *PLoS One*, 5, e13507.
- LEPAGE J.F., TREMBLAY S., THÉORET H. (2010). Early non-specific modulation of corticospinal excitability during action observation. *European Journal of Neuroscience*, 31, 931-937.

- LIEPELT R., VON CRAMON D.Y., BRASS M. (2008). How do we infer others' goals from non-stereotypic actions? The outcome of context-sensitive inferential processing in right inferior parietal and posterior temporal cortex. *Neuroimage*, 43, 784-792.
- MAEDA F., KLEINER-FISMAN G., PASCUAL-LEONE A. (2002). Motor facilitation while observing hand actions: Specificity of the effect and role of observer's orientation. *Journal of Neurophysiology*, 87, 1329-1335.
- MONTAGNA M., CERRI G., BORRONI P., BALDISSERA F. (2005). Excitability changes in human corticospinal projections to muscles moving hand and fingers while viewing a reaching and grasping action. *European Journal of Neuroscience*, 22, 1513-1520.
- MONTESORI M. (1952). *La mente del bambino. Mente assorbente*. Milano: Garzanti.
- MUKAMEL R., EKSTROM A.D., KAPLAN J., IACOBONI M., FRIED I. (2010). Single-neuron responses in humans during execution and observation of actions. *Current Biology*, 20, 750-756.
- NEWMAN-NORDLUND R.D., VAN SCHIE H.T., VAN ZUIJLEN A.M., BEKKERING H. (2007). The mirror neuron system is more activated during complementary compared with imitative action. *Nature Neuroscience*, 10, 817-818.
- NOY L., RUMIATI R.I., FLASH T. (2009). Simple movement imitation: Are kinematic features sufficient to map perceptions into actions? *Brain and Cognition*, 69, 360-368.
- OZTOP E., WOLPERT D., KAWATO M. (2005). Mental state inference using visual control parameters. *Brain Research. Cognitive Brain Research*, 22, 129-151.
- RIZZOLATTI G., FOGASSI L., GALLESE V. (2001). Neurophysiological mechanisms underlying the understanding and imitation of action. *Nature Review Neuroscience*, 2, 661-670.
- RIZZOLATTI G., LUPPINO G. (2001). The cortical motor system. *Neuron*, 31, 889-901.
- RIZZOLATTI G., FADIGA L., FOGASSI L., GALLESE V. (2002). Goal or movement? Action representation within the primary motor cortex. From mirror neurons to imitation, facts, and speculations. In A.N. Meltzoff, W. Prinz (eds.), *The imitative mind: development, evolution, and brain bases*. Cambridge: Cambridge University Press, pp. 247-266.
- SACHELI L.M., CANDIDI M., PAVONE E.F., TIDONI E., AGLIOTI S.M. (2012). And yet they act together: Interpersonal perception modulates visuo-motor interference and mutual adjustments during a joint-grasping task. *PLoS One*, 7, e50223.
- SACHELI L.M., TIDONI E., PAVONE E.F., AGLIOTI S.M., CANDIDI M. (2013). Kinematics fingerprints of leader and follower role-taking during cooperative joint actions. *Experimental Brain Research*, 226, 473-486.
- SARTORI L., BECCHIO C., BULGHERONI M., CASTIELLO U. (2009). Modulation of the action control system by social intention: Unexpected social requests override pre-planned action. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 35, 1490-1500.
- SARTORI L., BECCHIO C., CASTIELLO U. (2011a). Cues to intention: The role of movement information. *Cognition*, 119, 242-252.
- SARTORI L., BEGLIOMINI C., CASTIELLO U. (2013a). Motor resonance in left- and right-handers: Evidence for effector-independent motor representations. *Frontiers in Human Neuroscience*, 7 (33), doi: 10.3389/fnhum.2013.00033.
- SARTORI L., BETTI S., CASTIELLO U. (2013b). When mirroring is not enough: That is, when only a complementary action will do (the trick). *Neuroreport*, 24, 601-604.

- SARTORI L., BETTI S., PERRONE C., CASTIELLO U. (in revisione). Temporal coupling of congruent and non-congruent motor responses during action observation.
- SARTORI L., BUCCHIONI G., CASTIELLO U. (2012a). Motor cortex excitability is tightly coupled to observed movements. *Neuropsychologia*, 50, 2341-2347.
- SARTORI L., BUCCHIONI G., CASTIELLO U. (2013c). When emulation becomes reciprocity. *Social Cognitive and Affective Neuroscience*, 8, 662-669.
- SARTORI L., CASTIELLO U. (2013d). Shadows in the mirror. *Neuroreport*, 24, 63-67.
- SARTORI L., CAVALLO A., BUCCHIONI G., CASTIELLO U. (2011b). Corticospinal excitability is specifically modulated by the social dimension of observed actions. *Experimental Brain Research*, 211, 557-568.
- SARTORI L., CAVALLO A., BUCCHIONI G., CASTIELLO U. (2012b). From simulation to reciprocity: The case of complementary actions. *Social Neuroscience*, 7, 146-158.
- SARTORI L., XOMPERO F., BUCCHIONI G., CASTIELLO U. (2012c). The transfer of motor functional strategies via action observation. *Biology Letters*, 8, 193-196.
- SEBANZ N., BEKKERING H., KNOBLICH G. (2006). Joint action: Bodies and minds moving together. *Trends in Cognitive Sciences*, 10, 70-76.
- STRAFELLA A.P., PAUS T. (2000). Modulation of cortical excitability during action observation: A transcranial magnetic stimulation study. *Neuroreport*, 11, 2289-2292.
- UBALDI S., BARCHIESI G., CATTANEO L. (2013). Bottom-up and top-down visuomotor responses to action observation. *Cerebral Cortex*, 13 [Epub ahead of print].
- UMILTÀ M.A., KOHLER E., GALLESE V., FOGASSI L., FADIGA L., KEYSERS C., RIZZOLATTI G. (2001). I know what you are doing. A neurophysiological study. *Neuron*, 31, 155-165.
- URGESI C., CANDIDI M., FABBRO F., ROMANI M., AGLIOTTI S.M. (2006). Motor facilitation during action observation: Topographic mapping of the target muscle and influence of the onlooker's posture. *European Journal of Neuroscience*, 23, 2522-2530.
- URGESI C., MAIERON M., AVENANTI A., TIDONI E., FABBRO F., AGLIOTTI S.M. (2010). Simulating the future of actions in the human corticospinal system. *Cerebral Cortex*, 20, 2511-2521.
- URGESI C., MORO V., CANDIDI M., AGLIOTTI S.M. (2006). Mapping implied body actions in the human motor system. *Journal of Neuroscience*, 26, 7942-7949.
- VAN ELK M., VAN SCHIE H.T., BEKKERING, H. (2008). Conceptual knowledge for understanding other's actions is organized primarily around action goals. *Experimental Brain Research*, 189, 99-107.
- VAN SCHIE H.T., KOELEWIJN T., JENSEN O., OOSTENVELD R., MARIS E., BEKKERING H. (2008). Evidence for fast, low-level motor resonance to action observation: An MEG study. *Social Neuroscience*, 3, 213-228.

[Ricevuto il 16 maggio 2013]

[Accettato il 28 marzo 2014]

The mirror is not enough: The case of complementary actions

Summary. Human beings come into the world wired for social interaction. As has been observed in mimicry, priming, and automatic imitation, indeed, humans are remarkably efficient at resonating with one another. In specific contexts that require incongruent, complementary (from Latin *complementum*; i.e., that fills up) rather than imitative forms of interaction, nevertheless, motor resonance with the observed action can be an unsuitable response. In the case, for example, that someone hands us a mug by its handle with a precision grip, we will automatically, without thinking, grab the mug using a whole-hand-grasp (the most suitable grasping gesture in this particular situation). The types of grasps adopted by the two interacting agents are incongruent, but functionally appropriate. This example illustrates the importance of complementary actions in the context of the action–perception domain, and it encourages us to take a look at what is taking place behind the scenes and to question the mechanisms classically thought to be involved in motor resonant responses (e.g., the mirror system). In this article I shall review recent data unveiling this aspect, which have increased our knowledge on the flexibility of the human motor system in social contexts.

Keywords: mirror system, motor resonance, imitation, complementary actions, social interaction.

La corrispondenza va inviata a Luisa Sartori, Dipartimento di Psicologia Generale, Università di Padova, Via Venezia 8, 35131 Padova. E-mail: luisa.sartori@unipd.it

