



IL SEGRETO DELL'EMPATIA È NEI NEURONI SPECCHIO

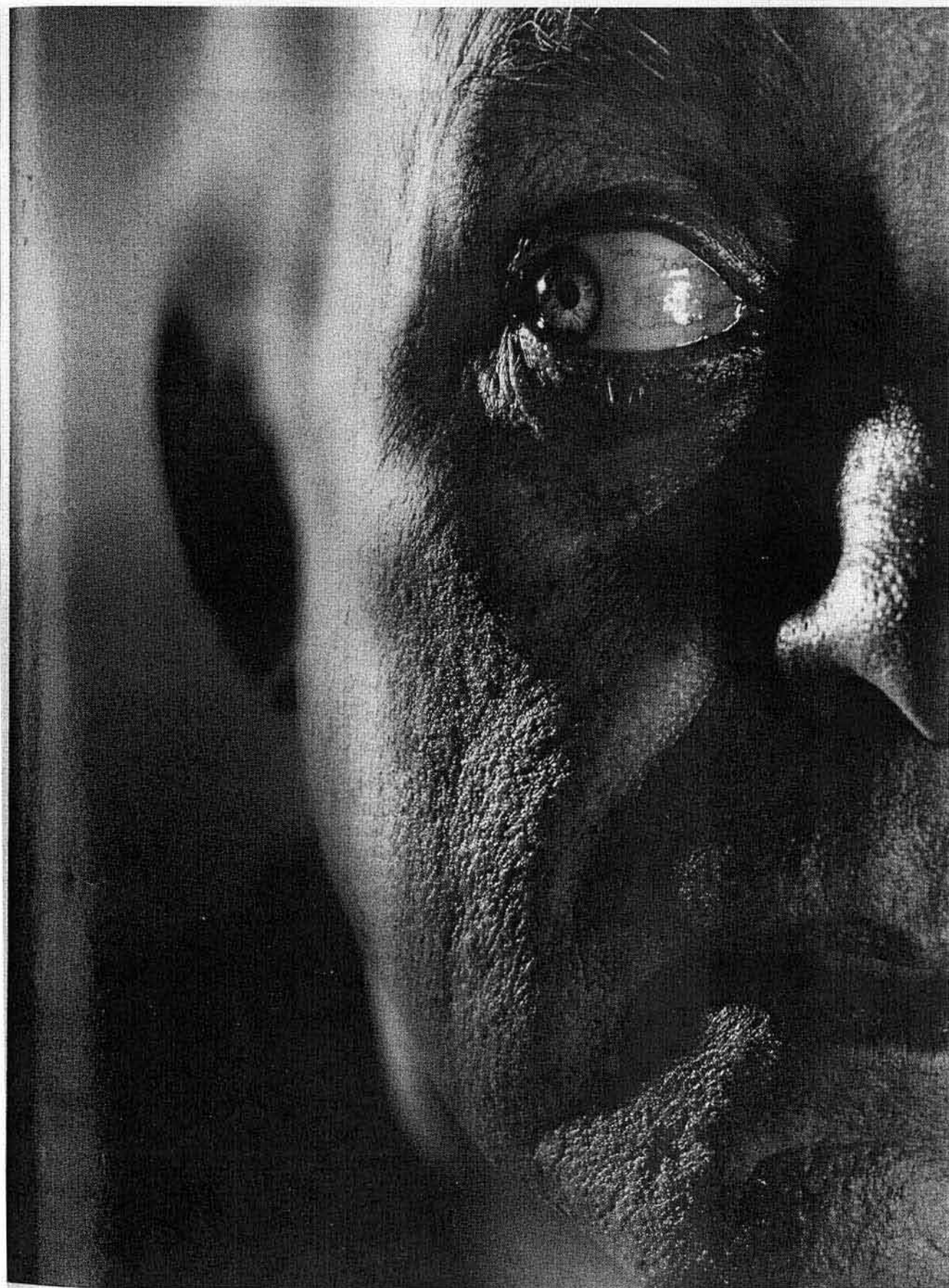
La nostra capacità di relazionarci con gli altri si basa sulla simulazione, lo stesso meccanismo si attiva compiendo un'azione e osservandola

GIOVANNI BUCCINO, VITTORIO GALLESE

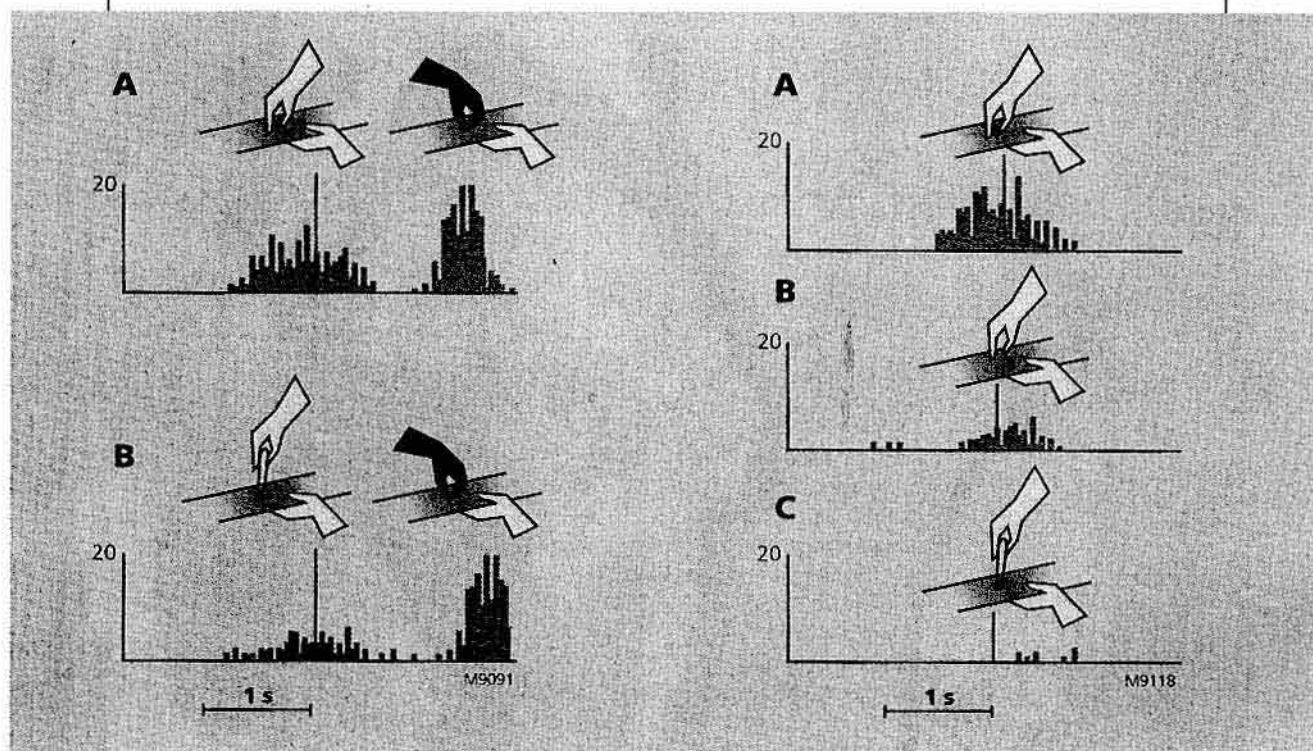
CAPIRE LE AZIONI DEGLI ALTRI e le intenzioni che le muovono è una caratteristica della specie umana, che consente agli uomini di interagire con i propri simili e di entrare in empatia con essi. I meccanismi che ci consentono di condividere le esperienze degli altri ogni volta che entriamo in contatto con loro sono poco conosciuti. La scoperta dei neuroni specchio nel cervello della scimmia e la successiva dimostrazione dell'esistenza di questi neuroni anche nel cervello umano hanno messo in evidenza per la prima volta un meccanismo neurofisiologico capace di spiegare molti aspetti della nostra capacità di relazionarci con gli altri.

I neuroni specchio sono stati scoperti poco più di dieci anni fa da un gruppo di neurofisiologi dell'Università di Parma, diretto dal professor Giacomo Rizzolatti, nella corteccia premotoria del cervello di scimmia (area F5). Si attivano non solo quando la scimmia esegue azioni dirette verso un oggetto (ad esempio prende una nocciolina con la mano), ma anche quando l'animale osserva le stesse azioni eseguite da un altro individuo, uomo o scimmia. Neuroni specchio con proprietà simili sono stati successivamente scoperti anche in un'altra regione della corteccia cerebrale della scimmia, il lobo parietale posteriore. La presenza in regioni diverse del cervello ci consente di parlare più propriamente di un «sistema dei neuroni specchio». Per mezzo di questi neuroni, l'osservazione di un'azione induce nell'osservatore l'attivazione dello stesso circuito nervoso deputato a controllarne l'esecuzione. Questo meccanismo di simulazione automatica da parte dell'osservatore consente una forma implicita di comprensione delle azioni degli altri.

La relazione tra la simulazione interna di un'azione e la sua comprensione emerge chiaramente dai risultati di una serie di recenti esperimenti. Umiltà e collaboratori hanno studiato l'attività dei neuroni specchio dell'area F5 di scimmia in due condizioni sperimentali: nella prima condizione, la scimmia poteva vedere l'intera sequenza di un'azione, ad esempio una mano che afferra un oggetto. Nella seconda condizione, la parte finale dell'azione osservata era oscurata da uno schermo. La scimmia sapeva che l'oggetto era nascosto dietro allo schermo, ma non era in grado di vedere la mano dello sperimentatore nell'atto di afferrarlo. Nonostante questo impedimento, oltre la metà dei neuroni registrati ha continuato a rispondere anche nella condizione oscurata. Questi risultati sperimentali suggeriscono che i neuroni specchio sono in grado di rendere possibile la comprensione dello scopo di un'azione, anche quando essa non è completamente visibile. Mediante la simulazione, la parte nascosta dell'azione può essere ricostruita e il suo scopo inferito.



CORBIS / CONTRASTO

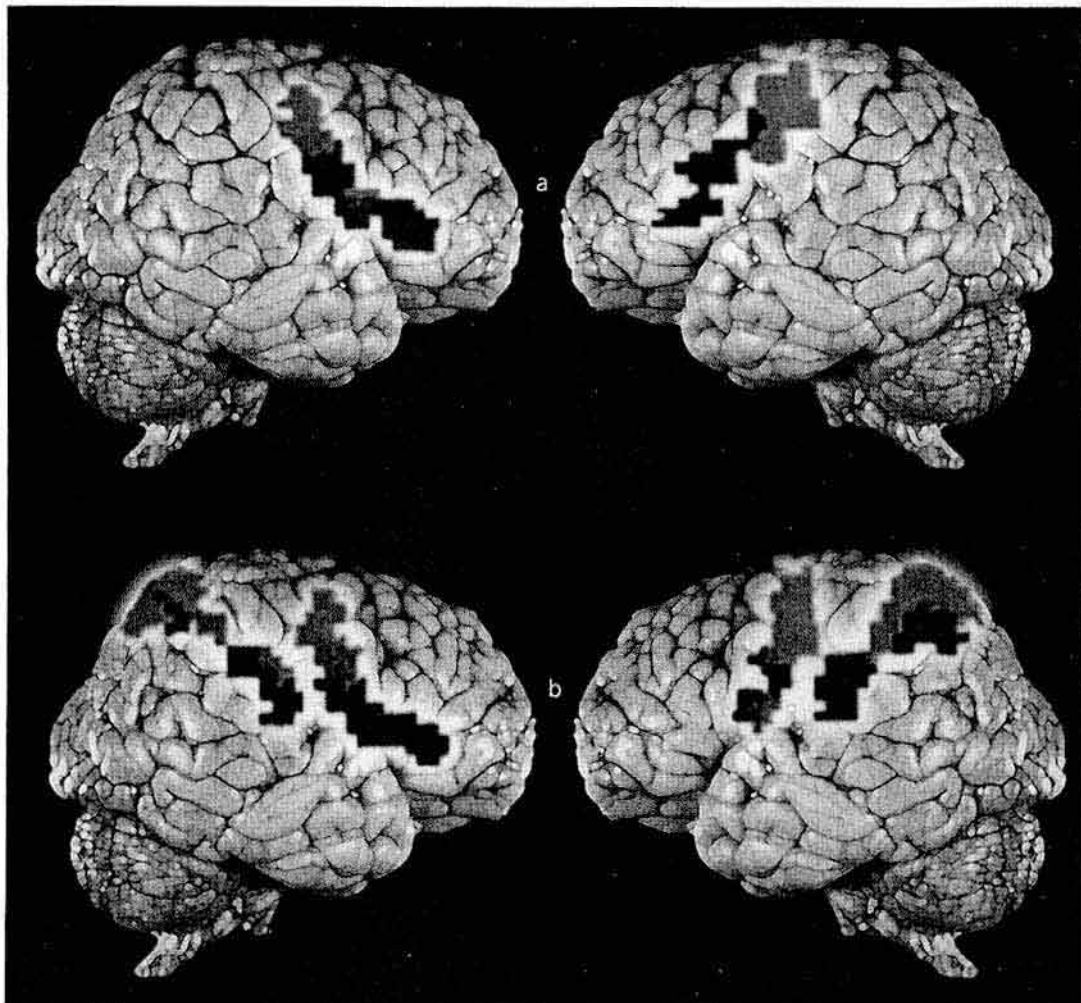


Il comportamento di due neuroni specchio. Il neurone a sinistra (parte alta, A) è attivo quando la scimmia prende un oggetto (un pezzo di cibo) con la propria mano. Lo stesso neurone è attivo anche quando la scimmia osserva uno sperimentatore compiere la stessa azione. Cosa interessante, quando lo sperimentatore esegue la stessa azione con una pinza (parte bassa, B) il neurone non è attivo. Il neurone a destra risponde quando la scimmia osserva uno sperimentatore prendere cibo da un supporto (A). Quando l'azione viene mimata (B) o quando viene eseguita con uno strumento (C) il neurone non si attiva (da Gallese et al 1996).

Alcuni tipi di azioni dirette su oggetti sono generalmente accompagnate da un rumore. Se qualcuno manipola un mazzo di chiavi produce dei suoni caratteristici, dai quali è possibile riconoscere l'azione anche senza vederla. Un recente studio condotto da Kohler e collaboratori ha consentito di indagare i meccanismi nervosi alla base della capacità di riconoscere le azioni dal loro rumore tipico. I neuroni specchio dell'area F5 della scimmia sono stati registrati durante 4 differenti condizioni sperimentali: quando la scimmia eseguiva azioni rumorose (ad esempio rompere una nocciolina); quando la scimmia vedeva e sentiva l'azione eseguita dallo sperimentatore, e infine quando la scimmia vedeva soltanto o udiva soltanto la stessa azione. I risultati hanno dimostrato che una consistente percentuale di neuroni specchio si attivano sia quando la scimmia esegue l'azione, sia quando la scimmia ascolta il rumore prodotto dall'azione o osserva la stessa azione in assenza del rumore caratteristico. Questi neuroni sono stati definiti «neuroni specchio audio-visivi». Questi dati dimostrano che il sistema dei neuroni specchio, mappando le azioni osservate o ascoltate sugli stessi circuiti nervosi che ne

controllano l'esecuzione, mette in essere delle simulazioni di azioni che vengono utilizzate non solo per il controllo esecutivo delle stesse, ma anche per comprenderne il significato, indipendentemente dalla modalità sensoriale (visiva o acustica) con cui ne facciamo esperienza.

Numerosi studi, utilizzando metodiche sperimentali diverse quali la stimolazione magnetica transcranica (TMS) e la Risonanza Magnetica Funzionale (fMRI), hanno dimostrato che anche il cervello umano è dotato di un sistema di neuroni specchio, che mappa le azioni osservate sugli stessi circuiti nervosi che ne controllano l'esecuzione. In particolare, un recente studio fMRI condotto da Buccino e collaboratori su soggetti adulti sani che osservavano sequenze filmate che presentavano azioni eseguite con la mano, la bocca e il piede, ha mostrato come nell'uomo l'attivazione del sistema dei neuroni specchio non sia limitato all'osservazione di azioni eseguite con la mano, ma si estenda anche ad azioni eseguite con altri effettori, come mordere una mela o calciare una palla. Il sistema dei neuroni specchio attivato dall'osservazione di azioni eseguite da altri con la



Uno studio effettuato con la risonanza magnetica funzionale (fMRI) ha dimostrato che nell'uomo l'osservazione di azioni eseguite con la mano (prendere una pallina) con la bocca (mangiare un pezzo di cibo) o con il piede (calciare un pallone) da un altro individuo determina l'attivazione di settori diversi dell'area premotoria e del lobo parietale (parte bassa, b), corrispondenti a quelli dove classicamente sono state descritte le rappresentazioni motorie degli stessi effettori. Quando si osservano azioni mimate, nelle quali non è fisicamente presente un oggetto, le attivazioni del lobo parietale non sono presenti o si riducono significativamente (parte alta, a). In rosso le aree cerebrali attive durante l'osservazione di azioni di bocca, in verde quelle attive durante le osservazioni di azioni di mano ed in blu quelle attive durante l'osservazione di azioni eseguite con il piede (da Buccino et al 2001).

mano o il piede è lo stesso che si attiva quando l'osservatore esegue quelle stesse azioni.

Abbaire non è come mordere

Nell'area F5 della scimmia in cui sono stati scoperti i neuroni specchio per le azioni eseguite con la mano, più recentemente Ferrari e collaboratori hanno identificato neuroni specchio che sono attivi durante l'esecuzione e l'osservazione di azioni eseguite con la bocca. La maggior parte di questi neuroni sono attivi quando la scimmia esegue e osserva azioni di tipo ingestivo, come afferrare oggetti con la bocca, morderli o masticarli. Una percentuale minore di questi

neuroni si attiva durante l'osservazione di azioni in cui la bocca ha una funzione comunicativa, eseguite dallo sperimentatore di fronte all'animale.

Questi dati sono stati recentemente confermati ed estesi nell'uomo da un recente studio fMRI di Buccino e collaboratori. Durante l'esperimento i partecipanti osservavano sequenze filmate di azioni eseguite con la bocca rispettivamente da un uomo, una scimmia e un cane. Le azioni osservate erano dirette a oggetti (un uomo, una scimmia o un cane mordono del cibo) e comunicative (un uomo muove le labbra per parlare, una scimmia esegue un gesto di affiliazione protrudendo le labbra, un cane abbaia).

I risultati hanno mostrato che l'osservazione di azioni di tipo ingestivo attiva il sistema dei neuroni specchio, indipendentemente dalla specie di appartenenza dell'individuo che esegue l'azione. Invece l'osservazione delle azioni comunicative attiva il sistema dei neuroni specchio solo se l'attore osservato è un uomo. Questi dati suggeriscono che il sistema dei neuroni specchio è coinvolto anche nella comprensione delle azioni eseguite da individui appartenenti ad altre specie, ma solo se queste azioni fanno parte del nostro repertorio motorio (come mordere del cibo), garantendoci quindi la possibilità di simularle internamente e dividerne lo scopo. Quando le azioni osservate (il gesto affiliativo della scimmia o l'abbaiare del cane) non sono parte del nostro repertorio motorio e quindi non possiamo dividerne lo scopo, la simulazione lascia il posto a una descrizione puramente visiva delle stesse.

Due scopi per la stessa azione

Una stessa azione può essere eseguita in contesti diversi per raggiungere scopi diversi. Mentre facciamo colazione possiamo afferrare una tazzina per bere il caffè. Alla fine della colazione, la stessa azione avrà lo

scopo di rimuovere la tazzina dal tavolo per lavarla. Un osservatore esterno è in grado di comprendere i diversi scopi finali della stessa azione, eseguita in due contesti diversi. Due studi molto recenti, condotti rispettivamente sull'uomo e sulla scimmia, ci consentono di affermare che il sistema dei neuroni specchio non si limita a codificare quale tipo di azione viene osservata, ma anche perché l'attore sta eseguendo quella determinata azione, cioè l'intenzione che ha promosso l'esecuzione dell'azione. In uno studio fMRI condotto sull'uomo, Iacoboni e collaboratori hanno utilizzato sequenze filmate di azioni simili all'esempio prima riportato per studiare i meccanismi nervosi alla base della capacità di comprendere le intenzioni altrui. La stessa azione (afferrare la tazza) veniva presentata in due contesti diversi (prima e dopo la colazione). I partecipanti allo studio sono stati divisi in due gruppi: un gruppo doveva semplicemente osservare le sequenze filmate delle azioni, il secondo gruppo doveva indicare in modo esplicito le diverse intenzioni della stessa azione eseguita dall'attore nei due diversi contesti. I risultati hanno mostrato che non vi erano aree cerebrali attivate in modo differenziale nei due gruppi di partecipanti, fatto che sugge-

NEUROSCIENZE

La comprensione delle intenzioni altrui

I neuroni specchio sono un meccanismo neurale che permette ad un individuo di capire le azioni altrui, cioè di capire il significato dell'azione osservata (il «che cosa»). Tuttavia, non era ancora chiaro se questi neuroni permettessero anche di capire il «perché» di quell'azione, cioè l'intenzione da essa sottesa. Un recente studio condotto dal gruppo di Parma, sembra aver chiarito quale sia uno dei possibili meccanismi neurofisiologici alla base di questa capacità. Lo studio, pubblicato recentemente sulla rivista *Science*, ha dimostrato la presenza di neuroni nella corteccia parietale della scimmia che si attivano in modo diverso durante l'esecuzione di differenti sequenze di azioni. In una sequenza la scimmia doveva afferrare del cibo e portarlo alla bocca. In un'altra sequenza doveva afferrare un oggetto e riporlo in un contenitore. Quindi nelle due sequenze l'obiettivo finale era diverso (mangiare nel primo e riporre nel secondo) nonostante l'atto di afferrare fosse identico nelle due sequenze.

Lo studio ha mostrato che i neuroni della corteccia parietale si attivano in maniera diversa durante l'atto di afferrare, a seconda dello scopo finale dell'azione. Ma come fanno i neuroni a «sapere» qual è lo scopo finale dell'azione? Secondo gli autori dell'articolo ogni sequenza è composta da diversi atti motori (afferrare il cibo, portarlo alla bocca, mordere il cibo etc.), ognuno dei quali è codificato da un neurone. Tutti questi neuroni sarebbero collegati tra di loro in una catena che conduce al raggiungimento di un obiettivo (mangiare o riporre). Quindi, un neurone per l'afferramento può attivarsi o no a seconda di quale catena di neuroni è richiesta per raggiungere un determinato scopo.

L'aspetto ancora più sorprendente dello studio è che alcuni neuroni si attivavano, ad esempio, anche quando la scimmia osservava lo sperimentatore afferrare del cibo per portarlo alla bocca e mangiarlo e non quando lo afferrava per metterlo in un contenitore. Quindi, sembrava che i neuroni della scimmia «sapessero» quale era l'intenzione dello sperimentatore codificando non solo il «che cosa» di un'azione, ma anche il «perché».

Anche qui sorge la domanda: come fa la scimmia (e i suoi neuroni) a capire l'intenzione dello sperimentatore? Dopo una serie di controlli sperimentali i ricercatori hanno compreso che il contesto dà alla scimmia delle indicazioni sull'intenzione dello sperimentatore. Se ad esempio la scimmia osserva lo sperimentatore afferrare un oggetto vicino a un contenitore, è verosimile che lo scopo di quell'azione sia di porre l'oggetto nel contenitore.

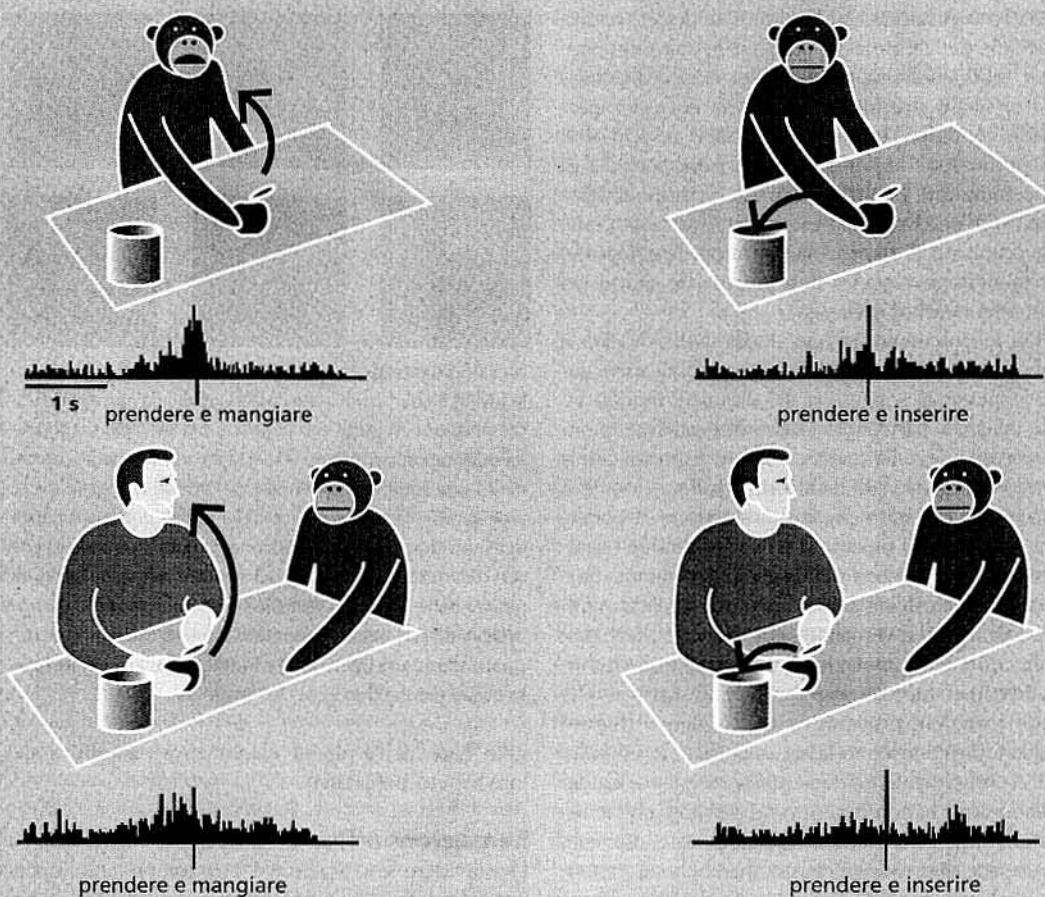
L'osservazione dello sperimentatore che afferra l'oggetto attiverebbe quindi quel neurone appartenente alla stessa catena di neuroni che si attiva anche quando è la scimmia a prendere l'oggetto per riporre. I risultati di questo studio fanno ipotizzare che nel corso dell'evoluzione un meccanismo motorio adibito alla codifica delle azioni sia stato utilizzato anche per comprendere le intenzioni altrui. L'importanza di tale meccanismo consiste nel fatto che esso potrebbe essere uno dei processi di base su cui si costruisce la capacità di «leggere» la mente altrui, capacità che viene normalmente utilizzata nelle interazioni sociali e che in alcuni individui risulta deficitaria, come nel caso dell'autismo.

Pier Francesco Ferrari e Leonardo Fogassi, Università di Parma

risce che non vi siano aree nel cervello specificamente deputate a codificare le intenzioni altrui, ma che questa attribuzione avviene in modo automatico con il processamento degli aspetti motori dell'azione stessa e del contesto in cui essa avviene. A conferma di questa interpretazione, lo studio ha dimostrato che in entrambi i gruppi erano attivate proprio le regioni della corteccia cerebrale che fanno parte del sistema dei neuroni specchio.

In uno studio appena pubblicato, Fogassi e collaboratori hanno chiarito i meccanismi neurofisiologici mediante i quali il sistema dei neuroni specchio può contribuire a comprendere le intenzioni altrui. Lo studio ha mostrato che i neuroni specchio parie-

tali della scimmia si attivano selettivamente durante l'esecuzione e l'osservazione di una stessa azione eseguita con la mano (prendere un oggetto) solo ed esclusivamente in relazione al tipo di azione che segue. Ad esempio, sono stati descritti neuroni specchio che rispondono al prendere o veder prendere un oggetto solo se poi quell'oggetto verrà portato alla bocca, mentre altri neuroni rispondono al prendere o veder prendere un oggetto solo se questo poi verrà messo in un contenitore. Gli autori dello studio hanno proposto che i neuroni specchio contribuiscano alla capacità di identificare le intenzioni altrui, in quanto questa capacità consisterebbe nella attivazione di catene di neuroni che codificano azioni



La figura si riferisce al compito della scimmia nella condizione sperimentale. La scimmia prende un oggetto per mangiarlo (sinistra) o per inserirlo in un contenitore (destra). Alla base di ognuna figura è rappresentata la scarica media del neurone registrato dalla corteccia parietale della scimmia nel corso di dieci prove. La scarica del neurone è allineata al momento in cui la scimmia ha preso contatto con l'oggetto. Il neurone si attiva maggiormente quando lo scopo finale dell'azione di afferramento è il mangiare l'oggetto. Le figure in basso si riferiscono alla scarica dello stesso neurone nelle due condizioni in cui la scimmia osserva lo sperimentatore afferrare l'oggetto per mangiarlo (sinistra) o per inserirlo in un contenitore (destra). La scarica del neurone è allineata al momento in cui lo sperimentatore ha preso contatto con l'oggetto. Anche in questa condizione il neurone si attiva maggiormente durante l'osservazione dello sperimentatore che afferra l'oggetto quando lo scopo finale dell'azione di afferramento è il mangiare. (La figura è modificata da Nakahara, K. & Miyashita, Y. (2005). Science 308, 644-645).

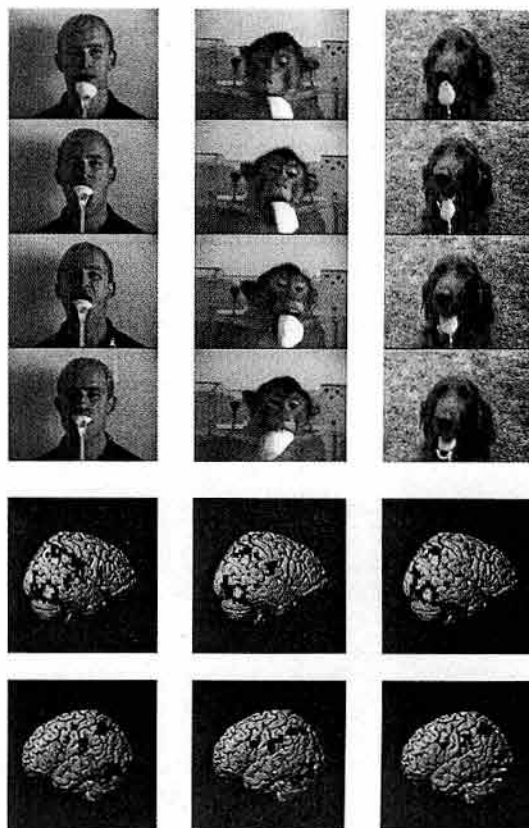
sequenziali. I risultati di entrambi questi studi sembrano confermare quanto ipotizzato nel 1998 da Gallese e Goldman circa la relazione tra neuroni specchio, simulazione mentale e capacità di comprendere le intenzioni altrui.

Uno specchio per le emozioni

Come facciamo a comprendere che qualcuno è arrabbiato, felice, oppure triste? Recentemente anche per la comprensione degli stati emotivi è stato proposto un meccanismo non diverso da quello espresso dai neuroni specchio per la comprensione delle azioni. Secondo questo approccio, la comprensione delle emozioni altrui passerebbe attraverso la capacità che gli individui hanno di simularle. Uno studio fMRI di Carr e collaboratori ha dimostrato che sia l'osservazione che l'imitazione dell'espressione facciale delle emozioni universalmente condivise (paura, rabbia, felicità, disgusto, sorpresa e tristezza) attiva le stesse strutture cerebrali (la corteccia premotoria ventrale, l'insula e l'amigdala) responsabili della produzione attiva dell'espressione facciale di queste emozioni. In altri termini, la funzione di queste strutture cerebrali può essere caratterizzata come un meccanismo di rispecchiamento per le emozioni, in tutto analogo a quello descritto per le azioni nel sistema dei neuroni specchio.

Più recentemente in uno studio fMRI, Wicker e collaboratori hanno studiato le aree cerebrali attive durante l'esperienza soggettiva del disgusto, indotta facendo inalare ai partecipanti odori disgustosi, e durante l'osservazione della stessa emozione espressa con la propria mimica facciale da attori. I risultati di questo studio hanno mostrato che la stessa regione cerebrale, l'insula anteriore di sinistra, si attiva sia durante l'esperienza in prima persona del disgusto, sia durante l'osservazione della stessa emozione espressa dalla mimica facciale altrui. È verosimile che questo settore dell'insula contenga popolazioni di neuroni visceromotori che con un meccanismo «specchio» si attivano sia quando i soggetti provano soggettivamente disgusto che quando riconoscono la stessa emozione sul volto altrui. A completamento degli studi precedenti, Calder e collaboratori hanno descritto un paziente che in seguito a lesione selettiva dell'insula anteriore, non solo era incapace di provare disgusto, ma anche di riconoscere quella stessa emozione sul volto di altri.

Riassumendo, possiamo affermare che il riconoscimento dell'espressione delle emozioni altrui passa attraverso l'attivazione delle strutture cerebrali coinvolte nell'esperienza soggettiva di quelle stesse emozioni. In altre parole, come per le azioni, comprendere le emozioni altrui significa simularle. Ovviamente la simulazione non è l'unico meccanismo che sottende la comprensione delle emozioni. Gli stimoli sociali possono essere compresi anche



Uno studio effettuato con la risonanza magnetica funzionale (fMRI) ha dimostrato che l'osservazione da parte di un uomo di azioni eseguite con la bocca, per esempio mangiare, da individui appartenenti a specie diverse (un uomo, un cane ed una scimmia) determinano l'attivazione delle stesse aree cerebrali, a prescindere dalla specie di appartenenza dell'individuo che esegue l'azione. Queste aree sono quelle che costituiscono il sistema dei neuroni specchio. La figura mostra delle immagini statiche tratte dalle sequenze filmate delle diverse azioni presentate a coloro che hanno partecipato allo studio (parte alta) e le aree cerebrali attivate (parte bassa) (da Buccino et al, 2004).

sulla base dell'esplicita elaborazione cognitiva dei loro aspetti percettivi.

Sensazioni a fior di pelle

Condividere le sensazioni è una componente fondamentale delle relazioni interpersonali. Le sensazioni tattili, per esempio, hanno uno status privilegiato nel conferire la qualità di persone agli attori che popolano il nostro mondo sociale. «Rimaniamo in contatto» è una comune espressione del linguaggio quotidiano che esprime metaforicamente il desiderio di rimanere legati a qualcuno. Uno studio recentemente pubblicato dal gruppo di Parma mostra che l'esperienza soggettiva di essere toccati in una parte del proprio corpo determina l'attivazione della stessa regione corticale atti-

vata dall'osservazione del corpo di qualcun altro che viene toccato in una parte corporea equivalente. La stessa regione corticale viene quindi attivata sia quando esperiamo in prima persona una sensazione tattile localizzata in una parte del nostro corpo, che quando vediamo qualcun altro avere la stessa esperienza sensoriale. Anche la percezione del dolore altrui sembra essere sostenuta da un meccanismo di simulazione. Hutchison e collaboratori hanno registrato l'attività di neuroni nella corteccia cingolata anteriore, una porzione del lobo frontale coinvolta nell'analisi degli stimoli dolorosi e nel controllo delle reazioni visceromotorie collegate al dolore, in un paziente neurochirurgico anestetizzato localmente. In questo studio gli stessi neuroni si sono attivati sia quando venivano somministrati degli stimoli dolorosi al paziente che quando quest'ultimo osservava l'applicazione degli stessi stimoli al corpo del neurochirurgo.

Un ulteriore sostegno a una teoria simulativa della comprensione delle sensazioni altrui viene da uno studio fMRI in cui Singer e collaboratori hanno studiato i meccanismi nervosi per l'empatia del dolore. In questo studio le stesse strutture corticali, l'insula anteriore e la corteccia cingolata anteriore, risultavano attivate sia durante la somministrazione ai soggetti di stimoli dolorosi sia durante la loro percezione – mediata dalla comparsa di uno stimolo simbolico sullo schermo di un computer posto di fronte a loro – dell'applica-

zione degli stessi stimoli dolorosi al corpo del proprio partner che giaceva a loro fianco, ma fuori dalla loro portata visiva. Anche la percezione simbolica e indiretta di una sensazione dolorosa esperita da altri determina l'attivazione delle stesse strutture corticali coinvolte nell'esperienza in prima persona. In conclusione, la nostra capacità di riconoscere e comprendere direttamente le esperienze sensoriali altrui sembra essere mediata da un meccanismo di simulazione. I dati neuroscientifici qui riassunti suggeriscono che la nostra capacità di dare un senso e comprendere le azioni altrui, le intenzioni che le hanno generate, le emozioni e le sensazioni provate dai nostri simili non si basa esclusivamente su strategie cognitive che prevedono l'applicazione di processi logico-deduttivi, ma anche su meccanismi di simulazione di cui il sistema dei neuroni specchio e analoghi sistemi di rispecchiamento costituiscono le basi neurali. Secondo queste evidenze, la nostra capacità di empatizzare con gli altri, cioè di entrare nel mondo delle esperienze altrui, attribuendo un senso condiviso a queste stesse esperienze, è il risultato dell'attivazione di meccanismi nervosi di rispecchiamento. È solo grazie a questi meccanismi condivisi che ci è permesso di fare nostre le esperienze altrui, e quindi di comprenderle dall'interno.

Giovanni Buccino, Vittorio Gallese, Dipartimento di Neuroscienze, Università degli Studi di Parma

Bibliografia

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. *European Journal of Neuroscience*, 13, 400-404.

Buccino, G., Lui, F., Canessa, N., Patteri, I., Lagravinese, G., Benussi, E., Porro, C.A., and Rizzolatti, G. (2004) Neural circuits involved in the recognition of actions performed by non-conspecifics: An fMRI study. *J Cogn. Neurosci.* 16: 114-126.

Ferrari P.F., Gallese V., Rizzolatti G., and Fogassi L. (2003) Specchio neurons responding to the observation of ingestive and communicative mouth actions in the monkey ventral premotor cortex. *European Journal of Neuroscience* 17: 1703-1714.

Fogassi, L., Ferrari, P.F., Gesierich, B., Rozzi, S., Chersi, F. and Rizzolatti, G. (2005) Parietal lobe: From action organization to intention understanding. *Science* 302: 662-667.

Gallese, V. (2001) The «Shared Manifold» Hypothesis: from mirror neurons to empathy. *Journal of Consciousness Studies*; 8, N° 5-7; 33-50.

Gallese, V. and Goldman, A. (1998) Mirror neurons and the simulation theory of mind-reading. *Trends in Cognitive Sciences*; 12, 493-501.

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

Hutchison, W.D., Davis, K.D., Lozano, A.M., Tasker, R.R., and Dostrovsky, J.O. (1999) Pain related neurons in the

human cingulate cortex. *Nature Neuroscience*, 2, 403-405.

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.

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*. Vol. 42, April 22, 1-20.

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.

Rizzolatti, G. and Craighero, L. (2004) The mirror neuron system. *Ann. Rev. Neurosci.* 27: 169-192.

Rizzolatti, G., Fadiga, L., Gallese, V. and Fogassi, L. (1996) Premotor cortex and the recognition of motor actions. *Cog. Brain Res.*, 3: 131-141.

Singer, T., Seymour, B., O'Doherty, J., Kaube, H., Dolan, R.J., and Frith, C.F. (2004) Empathy for pain involves the affective but not the sensory components of pain. *Science* 303, 1157-1162.

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.

Wicker, B., Keysers, C., Plailly, J., Royet, J.-P., Gallese, V., and Rizzolatti, G. (2003) Both of us disgusted in my insula: The common neural basis of seeing and feeling disgust. *Neuron*, 40: 655-664.