

## Il funzionamento del cervello

Con questo scritto intendiamo prospettare una nuova teoria generale sul funzionamento del cervello.

Siamo convinti che partendo da pochi principi è possibile spiegare come avvengono tutti i processi superiori che la mente elabora, quali il linguaggio, la memoria, il pensiero, ecc.

Nella prima parte esporremo questi principi generali, successivamente la loro applicazione al mondo della percezione (analizzeremo in particolare il tatto e la visione), del movimento volontario, della laterizzazione del cervello, del linguaggio.

Si cercherà di dare una plausibile spiegazione a fenomeni quali le agnosie, la sindrome di eminegligenza, le afasie.

Il mondo della percezione del movimento volontario, della laterizzazione del cervello e del linguaggio sarà analizzato nel modo seguente. Per ognuno di essi sarà dapprima esposta in modo sintetico qual è la conoscenza attuale dopo chiariremo il ostro punto di vista, applicando i principi enunciati nella prima parte del saggio.

La conoscenza attuale dei fenomeni studiati è tratta dal testo "Principi di neuroscienze" di Eric Kendel, ottimo per chiarezza e rigore scientifico. Di questo testo saranno riportati interi brani o sintesi di argomenti.

## Parte prima

### I principi

Secondo la concezione corrente nel passaggio da un'area all'altra della corteccia sensitiva si ha una *elaborazione* dell'informazione che dal semplice conduce a gradi sempre più complessi fino ad arrivare all'oggetto stesso con la sua forma, i suoi colori, le sue dimensioni, il suo spostamento nello spazio, ecc. Questa graduale e progressiva complessità è dimostrata dalla risposta dei neuroni delle varie aree che sembrano recepire stimoli sempre più complessi provenienti dall'oggetto..

Il termine "elaborare" viene però usato in modo ambiguo in quanto fa pensare ad una funzione nello stesso tempo attiva e passiva del sistema nervoso.

Chiariamo con un esempio.

Supponiamo che io guardi un oggetto, per esempio una scrivania. Nel momento in cui le onde elettromagnetiche hanno colpito i coni ed i bastoncelli della retina il compito della "realtà esterna" è finito. Da questo microsecondo in poi, tutto avviene all'interno del sistema nervoso.

Si può usare il termine "elaborare" per indicare quel processo che trasforma onde elettromagnetiche, onde sonore, stimoli tattili in tutto ciò che ci circonda? La visione di un artista che suona al pianoforte un preludio di Chopin, la musica che ascoltiamo, le sensazioni e le emozioni che proviamo sono soltanto una "elaborazione" di quei semplici dati iniziali? Non è meglio parlare di un processo costruttivo? Non è più chiaro affermare che il cervello costruisce la realtà interna ed esterna? Riteniamo di sì.

Ciò evita alcune evidenti ambiguità, che si riscontrano qua e là nei testi di neuroanatomia. Si legge, per esempio, che nell'area V5 (o MT) della corteccia visiva viene elaborato il movimento degli oggetti esterni, dando per scontato che è tutto fuori di noi e che in qualche modo il cervello ricopia quello che già c'è.

A mio avviso, tutta la conoscenza che abbiamo sul sistema nervoso ci porta ad una sola conclusione:

### **il cervello costruisce la realtà esterna ed interna.**

Facciamo nostra senza tentennamenti questa idea, che cambia radicalmente l'approccio ad ogni problema legato soprattutto alla percezione. Ci porremo domande da una prospettiva diversa che farà vedere le cose sotto una nuova luce.

Il processo della percezione tattile, per esempio, può essere impostato in tal modo: in che modo il cervello dai recettori presenti sulla mia mano attraverso gli interneuroni, la corteccia somatosensitiva primaria e secondaria *costruisce* l'oggetto che io riconosco come penna?

Per capire come si attua questo processo di costruzione, cominciamo con l'introdurre due concetti: a) **neurostato**, b) **psicostato**

Il **neurostato** è il segnale nervoso che si trasferisce da un neurone all'altro.

Nei sistemi sensoriali, il neurostato, come segnale nervoso che da ciascun recettore sensoriale, attraverso il talamo, giunge alla corteccia, media quattro caratteristiche dello stimolo che sono: la *modalità* o *qualità*, *l'intensità*, *la durata* e *la localizzazione*.

Lo **psicostato** è la trasformazione di queste caratteristiche in **significati**.

Si può anche dire, usando la terminologia di Francis Crick, che con la costruzione degli psicostati, la mente trasforma ciò che è *implicito* (neurostato) in *esplicito* (psicostato).

### **Ogni area del cervello costruisce propri peculiari psicostati.**

Consideriamo, come esempio, quelle aree primarie della corteccia i cui neuroni ricevono afferenze corticipite. Ci riferiamo alle aree 3a e 3b di Brodmann relative al sistema somatosensitivo, all'area V1 relativa alla vista, all'area 41 di Brodmann per l'udito, all'area della corteccia orbitofrontale per la percezione conscia degli odori, alla regione dell'insula e del giro postcentrale per il gusto.

In queste aree, a nostro avviso, si costruiscono gli psicostati, *trasparente, opaco, dolce, salato, duro, molle,...* Questi psicostati, che possiamo chiamare **psicostati primari**, costituiscono il significato di una delle quattro caratteristiche dello stimolo nervoso proveniente dai recettori sensoriali: la *modalità* o *qualità*.

E' necessario che anche le altre caratteristiche siano rese significative con la costruzione dei loro peculiari psicostati. Noi infatti, percepiamo un sapore che può essere *più* o *meno* dolce (intensità), che è proveniente dalla punta della lingua (posizione) e che dura alcuni secondi (durata)

Questi psicostati sono costruiti in aree diverse del cervello. La *localizzazione* o *posizione* viene costruita nel lobo parietale ed è associata non solo agli psicostati primari ma anche agli oggetti fisici. La durata non sappiamo ancora in quale area o aree viene costruita. Per quanto riguarda l'*intensità* relativa agli psicostati primari, essa probabilmente è costruita o nelle stesse aree in cui vengono costruiti i relativi psicostati primari o in aree contigue. Ciò vuol dire che nelle aree 3a e 3b di Brodmann si ha il significato di *pesante/leggero* e di *duro/molle*. Nelle stesse aree o nell'area 2 di Brodmann viene costruita l'*intensità* relativa a questi psicostati. In tal modo noi percepiamo una sensazione di molto (o poco) pesante.

L'intensità è realizzata tramite la coppia di significati opposti *forte/debole*. Questi significati associati ad un odore, un sapore ne caratterizzano l'intensità. Avremo quindi che nelle aree 3a e 3b di Brodmann si costruiscono gli psicostati *duro/molle* e *pesante/leggero*; nelle stesse aree oppure nell'area 2 di Brodmann si costruisce lo psicostato *forte/debole*. Quest'ultimo strutturandosi insieme agli altri ne determina l'intensità.

La differenza fondamentale tra neurostato e psicostato è che **lo psicostato ha un significato** mentre **il neurostato non è significativo e non trasmette informazione significativa**

Gli psicostati costruiti nelle aree corticipite hanno una caratteristica. Essi sono gli unici ad avere una specifica e sola modalità. *Amaro*, per esempio, è soltanto uno psicostato del gusto; analogamente *caldo* è uno psicostato esclusivo del sistema somatosensitivo. Al contrario lo psicostato *liscio* può avere due modalità.

Una parete *liscia* può, infatti, essere toccata, ma anche vista. Perché?

A nostro avviso il motivo va ricercato nel fatto che esso viene costruito in aree della vista e dell'udito successive alla V1 e alle 3a e 3b di Brodmann.

Analogamente gli *psicostati alto, basso, grande, piccolo* (vista, tatto), *vicino, lontano* (vista, tatto, udito) avendo due o più possibili modalità possiamo affermare che non vengono prodotti nelle aree che ricevono afferenze corticipite

Se quanto detto è vero abbiamo un criterio generale per individuare nelle aree che ricevono afferenze corticipite gli psicostati costruiti dal cervello. Inoltre avremo che la *fame* e la *sete* dovranno essere considerati psicostati possedendone tutti i requisiti.

Se è vera l'ipotesi che ogni area costruisce psicostati, la prima conseguenza è che **gli psicostati sono costruiti dalle colonne organizzate in ipercolonne.**

Questo è dovuto all'importante scoperta di Mountcastle. Egli scoprì che i neuroni di tutti e sei gli strati cellulari di una colonna o striscia di corteccia che va dalla superficie corticale alla sostanza bianca vengono attivati da una sola classe di recettori.

Avremo quindi che, se i recettori cutanei a lento adattamento, cioè i corpuscoli di Merkel, possono attivare tutti i neuroni di ciascuna colonna ad essi collegata e se l'eccitamento dei corpuscoli di Merkel ha come conseguenza la costruzione nella corteccia degli psicostati *duro* e *molle*, allora gli psicostati *duro* e *molle* vengono costruiti dalle colonne corrispondenti alla zona del corpo su cui si sono attivati i recettori.

In altre parole avremo che i recettori stimolano le colonne a loro collegate, le quali colonne costruiscono gli psicostati.

Noi sappiamo che le colonne di ogni area somatotopica sono organizzate in ipercolonne. I neuroni che com-

pongono le colonne infatti sono collegati orizzontalmente tra di loro a seconda del recettore che le stimola. Avremo così che un oggetto toccato con alcune dita della mano stimolerà i recettori di Merkel presenti sulle dita interessate. Tutte le colonne collegate con il campo recettivo di queste dita si attiveranno e produrranno lo psicostato *duro*.

Come vengono costruiti gli psicostati?

Supponiamo di costruire nell'area primaria 3a lo psicostato *leggero* corrispondente alla modalità tatto, il luogo (mano destra), l'intensità (0,1 kg), e la durata (10 secondi) sono neurostati non significativi determinati dai singoli neuroni che si attivano all'interno delle colonne. Il *significato di leggero* viene costruito in questo modo. Tutti i neuroni delle colonne attivate scaricano ad una certa frequenza e si vengono così a trovare in una oscillazione di potenziale che raggiunge il massimo prima della scarica ed il minimo dopo di essa. Si può affermare che essi si trovino in uno stato bimodale del tipo attivo/inattivo oppure acceso/spento, oppure sì/no oppure 0/1. Possiamo quindi dire che le colonne i cui neuroni scaricano contemporaneamente producono un flusso di segnali 10101. Ebbene partendo da questo flusso di segnali con l'intervento anche della **memoria strutturante** è possibile costruire tutto il sistema combinatorio di cui probabilmente il cervello fa uso.

Ribadiamo: la *posizione* ed il *numero* delle colonne attivate è funzione della parte del corpo oggetto della sensazione (il *leggero* prodotto dalla mano destra attiverà colonne diverse rispetto al *leggero* prodotto dalla mano sinistra; il *significato* è funzione della frequenza di scarica delle colonne unita alla *memoria strutturante*. Questo è il motivo per cui possiamo sentire qualcosa di *leggero* su qualunque parte del nostro corpo. Il significato di *leggero* infatti non dipende dalle colonne che si attivano, bensì dal sistema combinatorio di scarica delle colonne e dalla *memoria strutturante*.

Più avanti chiariremo il significato di *memoria strutturante* ed alla fine del testo vedremo come il sistema talamo/corteccia/talamo costruisce gli psicostati secondo precise regole.

Qual è allora la funzione delle proiezioni da un'area all'altra del cervello?

**Le cellule piramidali di un'area proiettando su cellule di un'altra area trasmettono le informazioni relative alle quattro caratteristiche dei neurostati: modalità, intensità, durata, posizione.**

Questo tipo di informazione (modalità, intensità, durata, posizione) viaggia quindi da un'area ad un'altra del cervello.

Al contrario l'informazione relativa al significato non viaggia da un'area all'altra

**Il significato rimane là dove è costruito**

Ciò si evince anche dal fatto che le colonne di un'area del cervello non sono collegate con quelle di un'altra area. Lo sono soltanto alcune cellule piramidali che da un'area all'altra trasmettono informazioni sulla modalità, l'intensità, la durata, la posizione.

Avremo quindi che, vagliando le risposte di singoli neuroni della corteccia alla presentazione di uno stimolo, si ottengono soltanto informazioni relative alla modalità, l'intensità, la durata e la posizione del segnale. Cosa c'entra infatti lo psicostato *duro* costruito dall'area 3b con le risposte dei neuroni di quest'area a stimoli puntiformi? La risposta dei singoli neuroni ci fornisce l'informazione che uno stimolo tattile di una certa intensità, durata e proveniente da una parte del corpo eccita il neurone.

Dal momento che i neurostati non trasportano informazione significativa è possibile che un impulso sensitivo viaggi da un'area all'altra del cervello e per esso (ed anche per noi) sia privo di significato. Quando infine giunge nell'area dove la frequenza di scarica delle colonne unita alla memoria strutturante darà un significato a quella serie di impulsi, per il cervello gli impulsi saranno qualcosa di significativo.

Vedremo come in tal modo si spiegano alcune strane patologie come la visione cieca, il neglect, ecc.

Per far capire ciò che avviene in ogni area, quando l'informazione viene trasmessa dai neurostati e per il cervello essa è ancora priva di significato useremo il termine "*indeterminato*".

Chiariamo con un esempio.

Nell'area 3b di Brodmann si costruisce lo psicostato significativo duro/molle, nonché i neurostati "*stimoli tattili puntiformi indeterminati*". Ciò vuol dire che questi stimoli tattili essendo neurostati sono insignificanti per il cervello e per noi. Nell'area 1 di Brodmann i neurostati "*stimoli tattili puntiformi indeterminati*", assieme ai neurostati prodotti in loco dai neuroni che ricevono stimoli dai recettori della cute a rapido adattamento costruiranno lo psicostato *oggetto indeterminato in movimento*. (A questo livello di elaborazione il cervello cos-

truisce il movimento, ma non sa qual è l'oggetto che si muove sulla pelle).

E' bene, a questo punto spiegare il concetto di **memoria strutturante**

La *memoria strutturante* è quella che ci consente di costruire blocchi significativi.

Herbert Simon spiega brillantemente il concetto di blocco con un esempio che riportiamo. Mettete, egli afferma, un grande maestro di scacchi per cinque secondi di fronte ad una scacchiera, che riproduce una partita reale. Se gli chiedete di riprodurla egli farà pochissimi errori. Se si chiede la stessa cosa ad un giocatore occasionale egli rimetterà al proprio posto non più di 5, 6 scacchi, forse 7. Per questa persona ogni scacco è un blocco. Per il maestro, invece, una configurazione di più scacchi forma un unico blocco.

**Il blocco è costituito da più psicostati strutturati insieme**

L'esperienza si sviluppa tramite questa capacità di strutturare insieme più costrutti.

Con alcuni esempi chiariremo meglio questo concetto.

Supponiamo, tenendo gli occhi chiusi, di toccare con ambedue le mani una bottiglia. Essa è costituita essenzialmente da una *forma* e da un certo grado di *durezza*. Lo psicostato duro viene costruito nell'area 3B. Lo psicostato *forte/debole* che determina l'intensità della durezza viene costruito nell'area 2 di Brodmann. Il neurostato *forma tridimensionale indeterminata* costruito nell'area 2 di Brodmann contribuisce alla costruzione dello psicostato *forma tridimensionale* (probabilmente nell'area SII). La *bottiglia* (area SII) nasce come strutturazione degli psicostati *duro* (area 3b), *forte/debole* (area 2) e *forma tridimensionale* (area SII). Il *blocco bottiglia* può essere ampliato strutturandolo con lo psicostato *leggero* (area 3a). Avremo allora il blocco "*bottiglia leggera*". Successivamente posso toccare la bottiglia nella parte inferiore, costruisco in tal modo gli psicostati *base*, *cerchio* (area SII). Il blocco bottiglia sarà in tal modo strutturato nel costrutto: *bottiglia, leggera dalla base a forma di cerchio*. In tal modo il blocco bottiglia è costituito da uno psicostato primario *duro* strutturato con gli psicostati *forte/debole* e *forma tridimensionale* costituenti un blocco; all'interno di questo blocco è strutturato lo psicostato primario *leggero* ed un altro blocco (*base a forma di cerchio*)

In tal modo si costruisce l'esperienza e la memoria individuale, organizzata in blocchi sempre più complessi ed in reciproca connessione.

Ebbene non c'è altro. Come si vede i principi sono pochi e semplici. Vediamo adesso come essi si applicano al tatto, alla vista, al linguaggio, al movimento volontario, alla lateralizzazione del cervello.

## **Il tatto**

### **Le conoscenze attuali**

Il sistema somatosensitivo, come sappiamo, elabora quattro principali modalità:

- 1) il *tatto discriminativo* che ha la funzione di riconoscere le dimensioni, la forma, le caratteristiche della superficie degli oggetti e del loro movimento sulla pelle
- 2) la *propriocezione* che determina il senso di posizione statica ed il senso di movimento degli arti e del corpo
- 3) la *nocicezione* la cui funzione è quella di percepire un danno dei tessuti avvertito come dolore
- 4) la *sensibilità termica* che fa avvertire il caldo ed il freddo.

Le informazioni relative a queste modalità vengono trasmesse al cervello da due importanti sistemi. Le informazioni propriocettive e la maggior parte di quelle tattili vengono trasmesse dal sistema *colonne dorsali latero-mediali*; le informazioni sul dolore e quelle termiche vengono trasmesse dal sistema anterolaterale.

Vedremo adesso come i neuroni del primo sistema danno origine alle percezioni tattili.

Nella cute sono presenti due tipi di recettori:

- a) i corpuscoli di Meissner a rapido adattamento sensibili agli stimoli tattili; essi hanno campi recettivi piccoli e ben delimitati; sembra che siano sensibili alle caratteristiche temporali degli stimoli
- b) i recettori di Merkel a lento adattamento sensibili agli stimoli tattili; essi hanno campi recettivi piccoli e ben delimitati; sembra che codifichino meglio le caratteristiche spaziali degli stimoli

Nel tessuto sottocutaneo troviamo:

- 1) i corpuscoli di Pacini a rapido adattamento che rispondono a stimoli vibratorii; essi hanno campi recettivi grandi
- 2) i corpuscoli di Ruffini a lento adattamento che rispondono a rapidi infossamenti della cute; essi hanno campi recettivi grandi, inoltre a seconda della loro sede vengono eccitati dallo stiramento della cute in

direzioni particolari

Questi quattro tipi di recettori, attraverso il talamo giungono alla corteccia somatosensitiva primaria (S-I) situata nel giro postcentrale del lobo parietale. Quest'area viene suddivisa in quattro aree citoarchitettoniche: le aree 1, 2, 3a, 3b di Brodmann, ciascuna delle quali contiene una propria *mappa somatotopica* ossia una rappresentazione della superficie corporea

La maggior parte delle fibre provenienti dal talamo terminano nelle aree 3a e 3b; a loro volta le cellule delle aree 3a e 3b proiettano alle aree 1 e 2 di Brodmann. I neuroni talamici inviano anche modeste proiezioni alle aree 1 e 2 di Brodmann ed all'adiacente corteccia somatosensitiva secondaria (S-II). Quest'ultima area riceve anche proiezioni dai neuroni delle quattro aree di S-I. Infine alcuni neuroni talamici proiettano alla corteccia parietale posteriore (aree 5 e 7 di Brodmann), che riceve proiezioni anche dalla S-I.

Gli studi sperimentali sulle aree somatiche corticali hanno fornito importanti informazioni sulle funzioni svolte dalle diverse aree di Brodmann implicate nella sensibilità somatica.

L'ablazione dell'intera area S-I produce deficit del *senso di posizione* e della *capacità di discriminare le forme, le caratteristiche della superficie e le dimensioni degli oggetti*, la *sensibilità termica e dolorifica* sono alterate ma non abolite. Piccole lesioni della regione di rappresentazione della mano dell'area 3B di Brodmann causano deficit tanto nella discriminazione delle *caratteristiche della superficie* degli oggetti, che della loro *grandezza* e della loro *forma*. Lesioni dell'area 1 provocano deficit nella capacità di riconoscere le caratteristiche della *superficie* degli oggetti, mentre lesioni dell'area 2 alterano esclusivamente la capacità di discriminare gli oggetti sulla base della loro *forma* e delle loro *dimensioni*.

Da queste informazioni si è formulata l'ipotesi secondo la quale l'area 3b riceve dal talamo informazioni sia sulla *caratteristiche della superficie* degli oggetti che sulle loro *dimensioni* e sulla loro *forma*. L'area 3b proietta alle aree 1 e 2. Le proiezioni all'area 1 concernono principalmente informazioni sulle *caratteristiche della superficie* degli oggetti, mentre quelle dell'area 2 riguardano le *dimensioni* e la *forma* degli oggetti.

Poiché la S-II riceve afferenze da tutte le aree della S-I, la sua ablazione causa gravi deficit sia nella discriminazione delle *caratteristiche della superficie* degli oggetti che della loro *forma* e, pertanto, scimmie con lesioni in quest'area non sono in grado di apprendere ad operare nuove discriminazioni tattili basate sulla *forma* degli oggetti. Infine lesioni della corteccia parietale posteriore) che è la corteccia sensitiva di ordine superiore implicata nelle percezioni tattili) producono complesse anomalie nella capacità di prestare attenzione alle sensazioni provenienti dalla metà controlaterale del corpo

La corteccia somatosensitiva, assieme a tutte le altre, è organizzata in colonne o strisce di corteccia che vanno dalla superficie corticale alla sostanza bianca.

I neuroni di tutti e sei gli strati cellulari di una colonna vengono attivati da una sola classe di recettori. Le cellule di alcune colonne sono attivate da recettori cutanei di Meissner a rapido adattamento, quelle di altre colonne da recettori cutanei di Merkel a lento adattamento, o da recettori sensibili al movimento dei peli, e quelle di altre colonne infine da recettori sottocutanei del Pacini a rapido adattamento.

I neuroni di una colonna costituiscono quindi un modulo funzionale elementare della corteccia.

Sebbene ciascuna delle quattro aree della corteccia somatosensitiva primaria riceva afferenze da tutte le regioni della superficie corporea, a livello di ciascuna area tende a predominare una particolare modalità. Nell'area 3a le afferenze predominanti provengono da recettori da stiramento muscolari; nell'area 3b da recettori cutanei; nell'area 2 da recettori di pressione profondi e nell'area 1 da recettori cutanei a rapido adattamento

Per percepire le caratteristiche della superficie di un oggetto, la sua forma ed il suo movimento il sistema nervoso deve integrare informazioni provenienti da numerosi recettori di tipo diverso, sensibili alla stimolazione tattile superficiale, alla pressione profonda ed alla posizione delle dita e della mano. Come viene effettuata questa integrazione? Sono implicati almeno quattro fattori:

- 1) le proprietà di risposta dei neuroni appartenenti a livelli successivi dell'elaborazione sensitiva diventano via via più complesse;
- 2) le informazioni relative a submodalità diverse convergono su cellule comuni
- 3) le dimensioni dei campi recettivi diventano via via più grandi ad ogni livello di elaborazione
- 4) il profilo di attività della popolazione attivata si modifica

I neuroni che ricevono afferenze corticipite (aree 3b e 3a) rispondono a stimoli puntiformi relativamente semplici mentre neuroni delle stazioni corticali in cui hanno luogo le successive fasi dell'elaborazione corticale (aree 1 e 2) hanno proprietà di risposta complesse. Per esempio nelle aree 1 e 2 esistono almeno tre tipi di neuroni che rispondono a stimoli in movimento sulla cute. I neuroni sensibili al *movimento* rispondono bene al

movimento di uno stimolo in tutte le direzioni. I neuroni sensibili alla direzione rispondono molto meglio al movimento in una particolare *direzione*: I neuroni sensibili all'*orientamento* rispondono molto meglio al movimento lungo uno specifico asse del campo recettivo. I neuroni in grado di rilevare la direzione e l'orientamento di uno stimolo cominciano a comparire nell'area 1 e diventano più numerosi a livello dell'area 2, che sono aree implicate nella *stereognosia* (la percezione della forma tridimensionale degli oggetti) e nella discriminazione del movimento degli oggetti sulla cute. Pertanto queste proprietà di codificare attributi complessi degli stimoli non sono tanto il risultato dei segnali provenienti dal talamo, ma derivano piuttosto dall'elaborazione corticale di segnali afferenti più elementari. Le proiezioni convergenti dalle aree 3a e 3b alle aree 1 e 2 fanno sì che i neuroni di queste due aree siano in grado di rispondere a caratteristiche complesse degli stimoli, come l'orientamento dei margini di un oggetto.

Mentre i neuroni delle aree 3b e 1 rispondono solo a stimoli tattili e quelli dell'area 3a rispondono a stimoli concernenti la posizione dei vari segmenti corporei, alcuni neuroni dell'area 2 ricevono segnali concernenti entrambi i tipi di stimoli. Questi neuroni rispondono in maniera ottimale quando un oggetto viene afferrato con la mano

I neuroni implicati nelle fasi avanzate dell'elaborazione corticale possiedono campi recettivi più grandi. Per esempio i neuroni delle aree 3b e 3a hanno campi recettivi piuttosto piccoli, che in generale comprendono una o due falangi di un dito. Al contrario, i neuroni delle aree 1 e 2 hanno campi recettivi estesi a parecchie dita. Pertanto i campi recettivi e le proprietà di risposta dei neuroni delle aree 1 e 2 derivano dalle afferenze convergenti provenienti da regioni diverse della mano e delle dita che hanno rappresentazioni distinte nelle aree 3a e 3b.

### Applicazione dei principi teorici

Sappiamo che nell'area 3a prevalgono i recettori di stiramento muscolare; nell'area 3b i due tipi di recettori cutanei, nell'area 1 i recettori cutanei a rapido adattamento e nell'area 2 i recettori profondi di Ruffini. Sappiamo inoltre che i recettori cutanei a rapido adattamento (corpuscoli di Meissner) producono una sensazione di *tremolio*, i recettori cutanei a lento adattamento (recettori di Merkel) producono una sensazione di *infossamento stazionario della cute*, i recettori dei tessuti profondi a rapido adattamento (i corpuscoli di Pacini), producono una sensazione di *vibrazione*; infine i recettori profondi a lento adattamento (i corpuscoli di Ruffini) producono una sensazione di *infossamento stazionario della cute*

Dal momento che **ogni area costruisce specifici psicostati**. Avremo:

- 1) area 3a: prevalenza dei recettori a stiramento muscolare; psicostati costruiti: *pesante, leggero*
- 2) area3b: prevalenza dei recettori della cute a rapido e lento adattamento; psicostati costruiti: *duro, molle, soffice, morbido*
- 3) area 1: prevalenza dei recettori cutanei a rapido adattamento; psicostati costruiti: *movimento*
- 4) area2: prevalenza dei recettori dei tessuti profondi a lento adattamento; psicostati costruiti: *forte/debole?*

Vediamo nei dettagli cosa è possibile che accada nell'area 1 di Brodmann dove le colonne costruiscano lo psicostato *movimento* (Ricordiamo che l'informazione che viaggia tra i neuroni non è significativa trattandosi di neurostati)

Per essere più comprensibili diciamo che le colonne dell'area 1 di Brodmann costruiscono il seguente psicostato "*qualcosa di indeterminato che scorre in una direzione indeterminata su una parte indeterminata del corpo*". (A questo livello il cervello non conosce gli oggetti (area SII), né la direzione del movimento (area 5 di Brodmann), né la parte del corpo (per esempio, *mano* che è costruita nell'area SII), né la posizione della parte del corpo (cioè *sinistra* che è costruita nell'area 5 di Brodmann)

Nell'area 3b viene costruito come già detto lo psicostato *duro*

Il cervello integra le due informazioni costruendo lo psicostato "*qualcosa di duro che scorre in una direzione indeterminata su una parte inderminata del corpo*". Ebbene i collegamenti tra le cellule piramidali trasmettono le informazioni *di posizione* dall'area 3b all'area 1 ed attivando le colonne adatte, determinano la seguente informazione aggiuntiva: "la parte del corpo è il palmo della mano e la direzione è dal polso verso le dita". (Questa informazione aggiuntiva è sempre a livello di neurostato. I suoi significati saranno chiariti in altre aree)

Come avviene questa ulteriore informazione?

Il meccanismo potrebbe essere questo: le cellule piramidali dell'area 3B hanno un campo recettivo ristretto;

quelle dell'area 1 hanno un campo recettivo più ampio, tanto che nella stessa zona del corpo più neuroni dell'area 3B proiettano su un solo neurone dell'area 1. A seconda della successione delle scariche provenienti da più neuroni dell'area 3B il neurone dell'area 1 può individuare la direzione e il movimento dell'oggetto che scorre nella mano e può attivarsi o meno. Si attivano in tal modo tutti i neuroni appartenenti a colonne sensibili al movimento in una certa direzione.

Questa informazione a livello di neurostati sarà sfruttata in seguito quando in altre aree si costruiranno i significati di destra, sinistra, sopra, sotto, mano, ed il cervello sarà in grado di costruire il pensiero "una lacrima scende dagli occhi lungo le gote"

Cosa viene costruito nell'area 2 di Brodmann?

E' possibile che quest'area abbia la funzione di costruire, come già detto, lo psicostato *forte/debole*.

A livello di neurostati è comunque possibile che nell'area 2 di Brodmann si costruisca la *forma tridimensionale indeterminata*.

Le cellule piramidali poi proiettando nell'area SII trasmetteranno ai neuroni di quest'area l'informazione "*forma tridimensionale indeterminata*" e contribuiranno alla costruzione dello psicostato *forma*

A mio avviso è proprio nell'area SII che si costruiscono gli oggetti cominciando appunto col dare una forma a quel duro o molle proveniente dall'area 3b. In quest'area si costruiscono pure i blocchi relativi al tatto ed ad oggetti fermi, sull'esempio fatto in precedenza.

Ricordiamo che, quasi certamente, nella corteccia somatosensitiva primaria e forse anche in quella secondaria vengono costruiti anche gli psicostati di *caldo/freddo* e *piacere/dolore*. Probabilmente non si tratta di psicostati primari in quanto le afferenze nocicettive (dolore) e termocettive (caldo/freddo) non hanno una disposizione ordinata nella corteccia cerebrale, simile a quelle delle afferenze di natura tattile, che hanno una disposizione somatotopica. Inoltre, come già detto, ricerche di tipo clinico hanno dimostrato che lesioni di vaste regioni della corteccia somatosensitiva non provocano alcuna alterazione alla risposta di stimoli nocivi e non determinano la perdita della sensibilità dolorifica e termica

Per il momento evitiamo di trattare altri aspetti relativi al tatto. Ritourneremo comunque su questa modalità sensitiva quando la confronteremo con la visione, per chiarire alcuni aspetti delle percezioni sensoriali che tramite i confronti acquisiscono maggiore chiarezza

### **La visione.**

Come già fatto per l'analisi del tatto, anche per l'analisi della visione, tracciamo una sintesi delle attuali conoscenze raccolte dal testo "Principi di neuroscienze".

Essa può tranquillamente essere tralasciata da coloro che conoscono l'argomento.

### **Le conoscenze attuali**

#### **I colori**

La visione dei colori è mediata da tre classi diverse di fotorecettori (i coni), ciascuno dei quali particolarmente sensibile ad uno dei colori primari (blu, verde, rosso).

Ciascun cono infatti possiede uno dei seguenti tre pigmenti.

Il primo è particolarmente sensibile alle lunghezze d'onda *più corte* dello spettro visibile e contribuisce notevolmente alla percezione del *blu*. (cono B) Il secondo pigmento è particolarmente selettivo per le lunghezze d'onda *medie* e contribuisce notevolmente alla percezione del *verde* (cono V). Il terzo pigmento risponde alle lunghezze d'onda *più lunghe* ed è soprattutto responsabile della percezione del *rosso* (cono R) Abbiamo quindi tre tipi di coni la cui attività determina la visione dei colori. (teoria tricromatica)

Questa teoria è in grado di spiegare una grande quantità di osservazioni relative alla percezione dei colori.

Per esempio una combinazione di verde e rosso viene vista come giallo ed una miscela di tutti i tre colori primari viene vista come bianco.

Tuttavia la teoria tricromatica da sola non è in grado di spiegare tre importanti aspetti della percezione dei colori

Il primo di tali aspetti è che in certe combinazioni i colori tendono a cancellarsi l'un l'altro in modo tale che questi abbinamenti non vengono mai percepiti. Per esempio noi non siamo in grado di percepire un colore come verde-rossastro o come giallo-bluastrastro.

Questo fenomeno è spiegato dalla teoria dell'*opponenza cromatica*. Secondo questa teoria, i tre colori primari si distribuiscono in tre coppie di colori mutualmente antagoniste (o opposte): rosso-verde, giallo-blu e bianco-nero.

La spiegazione fisiologica che sta alla base di tale opposizione è che all'interno dei campi recettivi di singoli neuroni i coni R e V sono mutualmente antagonisti e che i coni B antagonizzano sia i coni V che quelli R.

La teoria dell'opponenza cromatica non spiega però il fenomeno del *contrasto cromatico simultaneo* che si osserva a livello dei *margini* della sagoma di un oggetto. Per esempio un oggetto grigio su uno sfondo rosso acquista una sfumatura di verde; visto invece su uno sfondo verde acquista una sfumatura di rosso.

Le cellule della corteccia visiva ad opposizione cromatica doppia, posseggono proprietà che possono spiegare, almeno in parte il contrasto cromatico simultaneo.

Infine bisogna anche spiegare il fenomeno della *costanza dei colori*, cioè il fenomeno per cui i colori degli oggetti che noi percepiamo restano relativamente costanti a dispetto delle enormi variazioni della composizione spettrale dell'illuminazione ambientale

Sappiamo che l'informazione necessaria per la percezione visiva passa dalle cellule gangliari della retina a quelle del corpo genicolato laterale del talamo e da qui giunge ai neuroni della corteccia visiva primaria (Area V1)

Le maggior parte delle cellule gangliari della retina e del corpo genicolato laterale appartengono a due categorie: le cellule *concentriche a largo spettro* e le cellule *cromatiche ad opposizione semplice*.

Le prime hanno campi recettivi concentrici, organizzati sulla base dell'antagonismo fra centro e periferia.

Esse rispondono alla *luminosità* del centro del campo recettivo (rispetto a quella della periferia) e non danno alcun contributo alla percezione dei colori

Le informazioni relative ai colori vengono trasmesse dalle cellule ad *opponenza cromatica semplice*.

Nella maggior parte di queste cellule l'antagonismo si stabilisce tra le afferenze dei coni R e V e si manifesta con campi recettivi strutturati secondo l'antagonismo centro-periferia. Esse trasmettono sia informazioni sui *colori* sia sui *contrasti acromatici* di *luminosità*

Le informazioni provenienti dai coni B vengono trasmesse da una classe particolare di cellule ad *opponenza semplice*, le cosiddette *cellule coestensive ad opposizione semplice*. Tali cellule hanno campi recettivi uniformi (non vi è antagonismo tra centro e periferia) nei quali le afferenze dei coni B vengono antagonizzate da quelle dei coni V ed R combinate insieme.

La maggior parte delle cellule gangliari della retina sono ripartite in due classi principali: le grandi cellule M con velocità di conduzione elevata che proiettano agli strati magnocellulare del corpo genicolato laterale e le cellule P più piccole, che proiettano agli strati parvicellulari.

Le *cellule gangliari a largo spettro* possono essere sia di tipo M che di tipo P, mentre le cellule *gangliari ad opposizione semplice* sono esclusivamente cellule gangliari di tipo P.

Di conseguenza gli strati parvicellulari del corpo genicolato laterale trasmettono alla corteccia sia informazioni relative ai *colori* che informazioni riguardanti i contrasti acromatici di *luminosità*. La funzione degli strati magnocellulare è invece limitata alla trasmissione delle informazioni relative alla visione *acromatica*.

Il sistema parvicellulare e quello magnocellulare vanno a terminare in zone diverse della corteccia striata (area V1). Le cellule degli strati parvicellulari fanno sinapsi nello strato IVC, che proietta, a sua volta negli strati II e III. Le cellule di questi strati, sensibili ai colori, sono concentrate in particolar modo nei cosiddetti *blob*

Queste formazioni vagamente cilindriche, sono localizzate nelle colonne di *dominanza oculare* (si tratta di colonne nelle quali vengono riunite le afferenze provenienti dai due occhi e si ritiene che questo passaggio sia il primo di una serie di trasformazioni necessarie per la fusione delle immagini e per la percezione della profondità).

Si ritiene che siano gli stessi elementi parvicellulari ad opposizione semplice che inviano sia informazioni sui contrasti di colore alle cellule dei *blob*.

Come vedremo in seguito, lo stesso sistema parvicellulare invia informazioni acromatiche sui contrasti di luminosità alle cellule *interblob*.

Nella corteccia striata le afferenze provenienti dalle cellule ad opposizione semplice si accoppiano in modo da dare origine alle così dette cellule ad opposizione doppia, che sono particolarmente numerose nella zona dei *blob*.

Queste cellule spiegano sia l'antagonismo tra i colori che il loro contrasto e la loro costanza.

## Il movimento

Le vie deputate all'analisi del movimento prendono origine da cellule gangliari retiniche di tipo M. I segnali provenienti da queste cellule vengono trasmessi attraverso gli strati magnocellulari del corpo genicolato laterale, allo strato IVC e da qui agli strati IVB e VI, quindi alle strisce spesse di V2, poi a V3 ed infine a MT (V5). I segnali di MT arrivano, infine a MST (V5a) ed all'area visuomotoria del lobo parietale. Sebbene le cellule M della retina non abbiano, in sé, alcuna sensibilità particolare per il movimento esse rispondono bene, tuttavia a stimoli i cui contrasti di luminosità siano variabili nel tempo.

In V1 le informazioni relative al movimento, trasmesse dalle cellule di tipo M, vale a dire i contrasti di luminosità variabili nel tempo, vengono trasformati da neuroni che rispondono bene a particolari direzioni di movimento. Questi dati vengono ulteriormente elaborati in MT dove la frequenza di scarica dei neuroni rispecchia sia la velocità che la direzione del movimento delle immagini visive. Queste informazioni vengono infine perfezionate ulteriormente in MST ed usate per tre diversi tipi di comportamento: per la percezione visiva dei movimenti, per il mantenimento del movimento di inseguimento degli occhi, e per la guida dei movimenti dell'individuo nell'ambiente.

La maggioranza dei neuroni di V1 ha campi recettivi piccoli; essi sono soggetti perciò al problema dell'apertura quando devono giudicare il movimento di un oggetto di grande superficie. Essi possono solo segnalare la direzione della componente del movimento che è perpendicolare al loro asse di orientamento (orizzontale, verticale od obliquo che sia)

Queste cellule sono state chiamate *neuroni selettivi per le componenti della direzione del movimento*. Anche nell'area MT la maggior parte dei neuroni è di tale tipo. Circa un 20% però appartiene ad un'altra categoria quella dei *neuroni selettivi per la direzione globale*. Essi integrano le informazioni relative al movimento, fondendo insieme i segnali relativi al movimento delle singole componenti nelle diverse direzioni. Questi neuroni contengono informazioni sul movimento che sono indipendenti dell'orientamento dei margini degli oggetti. In MT è presente una mappa retinotopica che invia informazioni sulla velocità e la direzione del movimento nel campo visivo controlaterale al sistema connesso con il movimento di inseguimento con gli occhi.

Analogamente alle altre aree corticali anche MT è organizzato in colonne ed i neuroni di ogni colonna posseggono proprietà molto simili tra loro. In ogni singola colonna i neuroni di MT scaricano salve di potenziale d'azione in risposta al movimento in una certa direzione, mentre non rispondono quasi nulla al movimento nella direzione opposta. La direzione preferenziale del movimento varia in maniera sistematica, da una colonna all'altra in modo da creare in MT, per ogni punto del campo visivo, una rappresentazione completa del movimento in ogni direzione possibile

## Il riconoscimento delle fisionomie e di altre forme complesse

Noi siamo in grado di riconoscere un'infinità di forme indipendentemente dalle loro dimensioni e dalla loro posizione nella retina. Le osservazioni cliniche nell'uomo e gli studi sperimentali sulla Scimmia inducono a ritenere che il riconoscimento delle forme sia deputato al sistema parvicellulare interblob ha inizio nell'area V1. In quest'area sono presenti, tra le altre, due tipi di cellule, che Hubel e Wiesel hanno chiamato *cellule semplici* e *cellule complesse*.

I campi recettivi delle cellule semplici, a differenza delle cellule del corpo genicolato laterale, o di quelle gangliari retiniche, non sono circolari, bensì rettangolari. Inoltre possiedono un asse d'orientamento caratteristico. Per esempio il campo recettivo di una cellula può presentare una zona *on* eccitatoria rettangolare (con asse maggiore orientato dalle ore 12 alle ore 6), circondata da entrambi i lati da zone rettangolari *off* inibitorie. Lo stimolo efficace per un campo recettivo come questo deve eccitare una zona particolare della retina ed avere proprietà lineari ben determinate (in questo caso deve essere una sbarretta), nonché un asse d'orientamento specifico (in questo caso verticale e diretto dalle ore 12 alle ore 6).

Esistono poi altre cellule corticali che ricevono impulsi dalla stessa zona della retina e che hanno campi recettivi simili, ma il cui asse di orientamento è orizzontale o obliquo

Di conseguenza esiste una rappresentazione corticale per qualsiasi asse di orientamento e per qualunque localizzazione retinica

Hubel e Wiesel hanno ipotizzato che questi campi recettivi rettilinei, possano prendere origine dalla convergenza di molti campi recettivi circolari di singole cellule stellate dello strato IVC della corteccia visiva. Le cellule stellate, infatti, ricevono direttamente le afferenze provenienti dal corpo genicolato laterale, hanno campi

recettivi circolari e proiettano connessioni eccitatorie sulle cellule semplici.

I campi recettivi delle cellule complesse hanno in generale dimensioni maggiori di quelle delle cellule semplici e posseggono anch'esse un asse d'orientamento specifico. Per queste cellule, tuttavia, la posizione esatta dello stimolo, all'interno del campo recettivo, non appare essenziale, in quanto non esistono zone eccitatorie ed inibitorie ben definite.

L'importanza di queste cellule (semplici e complesse) risiede nel fatto che l'analisi della forma delle immagini visive, dei loro contorni e margini, abbia inizio nella loro scomposizione in brevi segmenti lineari. L'interazione tra cellule semplici e complesse consente la percezione delle immagini anche in presenza di piccoli movimenti del capo e degli occhi.

L'area V1 è organizzata in sottili colonne. Le colonne contengono le cellule dello strato IVC a campi recettivi concentrici e sopra e sotto di queste cellule semplici con campi recettivi ed asse di orientamento pressoché identici. Per questa ragione ci si riferisce a queste strutture in termini di *colonne di orientamento*. Ogni colonna d'orientamento contiene anche cellule complesse.

Il sistema di riconoscimento delle forme da V1 si estende quindi a V2 ed a V4

La facoltà di riconoscere le forme va infine a localizzarsi nella corteccia inferotemporale.

Le prove sperimentali più vistose dell'esistenza di una via nervosa di questo tipo nascono dalle osservazioni di una sindrome clinica, la *prosopagnosia*, che consiste nell'incapacità di riconoscere le fisionomie dei visi a noi familiari. Le lesioni che determinano prosopagnosia sono sempre bilaterali, interessano sempre la superficie inferiore di entrambi i lobi occipitali e si estendono in avanti fino a raggiungere la superficie interna dei lobi temporali. Questa regione come confermano studi sulla Scimmia, rappresenta una zona particolarmente importante della rete nervosa specializzata per il riconoscimento immediato e sicuro delle facce.

La corteccia inferotemporale riceve afferenze da V4 che, come sappiamo, è un'area che possiede un'organizzazione retinotopica e contiene neuroni sensibili alle forme ed ai colori. A sua volta V4 riceve informazioni sia da V3 che da MT.

Il campo recettivo di quasi tutte le cellule di quest'area comprende la regione foveale, dove hanno luogo le discriminazioni visive più fini. A differenza della corteccia striata e della maggior parte di quelle extrastriate, le cellule dell'area inferotemporale non posseggono un'organizzazione retinotopica. Ed ancora, a differenza dei neuroni della corteccia striata ed extrastriata i campi recettivi della maggior parte delle cellule della corteccia inferotemporale sono molto estesi ed arrivano a comprendere l'intero campo visivo (entrambi gli emicampi visivi). Appare particolarmente importante l'osservazione che circa il 10% di queste cellule sono selettive per particolari stimoli complessi, come le mani ed i volti.

### **Una nuova teoria per la visione**

Si sa che l'informazione relativa ai colori proveniente dai coni e quindi dalle cellule gangliari viene convogliata attraverso il sistema parvicellulare nel nucleo genicolato del talamo. Da qui esso giunge all'area V1 della corteccia...

E' abbastanza chiaro il modo in cui attraverso i coni, le cellule gangliari, quelle del nucleo genicolato ed infine le cellule ad opponenza semplice e doppia dell'area V1 della corteccia il cervello percepisca i colori. Non vi sarebbe io credo alcuna obiezione all'affermazione che i colori sono percepiti in quest'area, se non fosse perché altri fattori sembrano escludere che il processo possa concludersi proprio qui. Questi fattori sono soprattutto i seguenti:

- 1) nell'area V4 esistono neuroni che rispondono a stimoli rappresentati da figure o sagome colorate
- 2) lesioni nell'area 18 (Area V2, V3, V3a) provocano varie agnosie per i colori e acromatopsia (incapacità di distinguere le tinte)

Ciò fa supporre che l'elaborazione dei colori si sviluppi in tappe successive, anche se non è stato scoperto alcunché che dia una risposta plausibile di come ciò avvenga.

Consideriamo adesso il movimento

Sappiamo che nella corteccia visiva il movimento viene percepito compiutamente nell'area MT (V5); Qui, come abbiamo già detto, vengono elaborate le informazioni relative al movimento, prodotte nella V1. Ebbene cosa succede nella V2, V3, V4 relativamente al movimento?

Non si sa.

Per quanto riguarda le forme abbiamo un fenomeno analogo. Nell'area V1 le cellule semplici e complesse di cui parlano Hubel e Wiesel sembrano da sole aver esaurito il compito della percezione delle forme. Da qui all'area V4 cos'altro succede?

Sembra come se le funzioni delle aree V2, V3, V3a siano irrilevanti tanto per i colori, quanto per il movimento e per le forme.

Adesso vedremo come, applicando le regole che abbiamo già esposto analizzando la corteccia somatosensitiva, è possibile spiegare il fenomeno della visione.

Cominciamo con un confronto generale tra la corteccia somatosensitiva e quella visiva allo scopo di reperire analogie e differenze che possano aiutarci nell'indagine

Confrontiamo l'organizzazione delle due aree

- 1) Le cellule del genicolato laterale del talamo proiettano quasi esclusivamente sull'area visiva primaria (V1); le cellule del nucleo ventrale e postero-laterale del talamo proiettano su *tutte* le aree della corteccia somatosensitiva primaria 3a, 3b, 1, 2 di Brodmann e sulla corteccia somatosensitiva secondaria SII.
- 2) L'area V1 proietta a tutte le altre aree visive (V2, V3, V3a, V4, V5, V5a); le aree 3a e 3b di Brodmann non sono collegate e proiettano ambedue alle aree 1 e 2 di Brodmann e sulla SII;
- 3) L'area V2 proietta alla V3 e alla V4; l'area V3 proietta alla V3a, V4 e alla V5, l'area V3a proietta sulla V4 e V5 l'area V4 proietta alla V5; le aree 1 e 2 di Brodmann non sono collegate ed ambedue proiettano sulla SII

Perché questa differenza?

Se pensiamo a qual è la differenza fondamentale tra il tatto e la visione possiamo dire che essa consiste nel fatto che il tatto discrimina, la vista integra.

Avviene che, se guardiamo un oggetto in condizioni di normalità, esso ci apparirà con i suoi colori, la sua luminosità, la sua forma. Noi, anche volendo, non potremmo evitare di vedere una delle tante componenti che la visione costruisce. Ciò non accade col tatto. Posso toccare un oggetto per constatarne la morbidezza, escludendo le altre informazioni.

Dal momento che questa è la principale differenza tra i due sensi cerchiamo di capire se la diversità riscontrata nell'organizzazione delle due aree della corteccia, non dipenda proprio da ciò.

Come avviene e cosa è questa integrazione?

Se, guardando un oggetto, non possiamo separare tra di loro le componenti che riguardano i colori, il grado di opacità, e il grado di luminosità, ciò vuol dire che gli *psicostati primari* sono come fusi inscindibilmente insieme. Il cervello in qualche modo nel processo della visione fonde gli *psicostati primari* in quanto evolutivamente è vantaggioso vedere tutto e subito.

Quali sono gli psicostati primari della visione?

Essi sono il *trasparente/opaco*, il *chiaro/scuro* e la *tinta*.

Qualcuno si meraviglierà nel non trovare tra gli *psicostati primari* i colori. In effetti quando si parla di colore spesso si intende proprio la tinta. Il colore è costituito dalla tinta, l'intensità (della tinta) e la luminosità

Perché dobbiamo pensare che gli psicostati primari della visione sono proprio questi?

Semplicemente perché sono gli unici che abbiamo trovato che sono peculiari della vista.

Se questa ipotesi è vera, ciò vuol dire che possiamo dividere le colonne dell'area visiva primaria (V1) in quattro tipologie: le colonne di dominanza oculare che ci informano da quale occhio provengono le immagini e ci danno la visione stereoscopica (percezione degli oggetti solidi), i blob che costruiscono la *tinta*, le colonne d'orientamento che costruiscono il *chiaro/scuro*, le colonne di opacità che costruiscono lo psicostato *trasparente/opaco*

Nelle aree successive avviene la fusione tra questi psicostati nonché la costruzione dello psicostato *forte/debole*

L'area V4 è quella che conserva la memoria dei colori e quindi in quest'area tutti i processi che portano alla loro costruzione devono essere conclusi.

Per avere consapevolezza dei colori è necessario che gli psicostati primari *tinta*, *luminosità* ed *opacità* siano costruiti, che ciascuno venga associato con lo psicostato *forte/debole* che ne determina la relativa intensità e

che infine siano fusi insieme. Un colore, per esempio il giallo, è costituito infatti da *tinta+forte/debole* fuso con *luminosità+forte/debole* fuso con *opacità+forte/debole*. Questo processo si conclude nell'area V4. Qui è lecito supporre che i tre psicostati primari siano fusi insieme.

Nell'area V1 si costruiscono i tre psicostati primari *tinta, luminosità, opacità*.

Nelle aree V2, V3, V3a, avviene la costruzione dello psicostato forte/debole e la fusione tra gli psicostati primari a due a due

Questo spiegherebbe abbastanza bene i dati di cui siamo a conoscenza.

Avremo infatti che lesioni nell'area 18 (V2, V3, V3a) generano incapacità nel denominare, usare e riconoscere gli oggetti, incapacità di distinguere le tinte (acromatopsia). Queste lesioni infatti interessano tutte le aree che fondono gli psicostati primari.

Lesioni nell'area V4 generano acromatopsia in quanto viene distrutta la connessione tra i tre psicostati primari. Ci si può chiedere perché non si perde pure la visione delle forme (luminoso/scuro) e dell'opacità. Probabilmente il cervello utilizza in questo caso la fusione tra questi due psicostati avvenuta nelle aree precedenti. Perché non fa lo stesso con la tinta?

Probabilmente perché non potendo costruire l'oggetto con tutti gli psicostati primari utilizza quelli indispensabili, che sono appunto il grado di opacità e il grado di luminosità.

Vediamo nei dettagli cosa è possibile che accade.

Nell'area V1 si costruiscono in modo indipendente i tre psicostati primari: *tinta, chiaro/scuro, trasparente/opaco*.

I singoli neuroni intanto producono l'informazione *linee indeterminate*, nonché *segni indeterminati in movimento indeterminato*.

Nelle aree V2, V3 e V3a si fondono insieme il *chiaro/scuro* con il *trasparente/opaco*, *tinta* con *trasparente/opaco* e *tinta* con *chiaro/scuro*. Si costruisce inoltre lo psicostato *forte/debole*.

Nell'area V4 si fondono i tre psicostati primari: Si ha anche la costruzione del neurostato "*forma tridimensionale indeterminata*". Esso è costruito tramite l'informazione *linee indeterminate* trasmesse dai neuroni della V1 nonché dall'informazione *contrasto cromatico simultaneo indeterminato* trasmesso sempre dai neuroni della V1

Nell'area MT si costruiscono gli psicostati *oggetto fermo ed oggetto in moto*. Essi si costruiscono con l'apporto dell'informazione *segni indeterminati in movimento indeterminato* prodotti dalla V1 e della *forma tridimensionale indeterminata prodotta nella V4*

Prima di spiegare la funzionalità delle altre aree riportiamo una sintesi delle conoscenze attuali sulle funzionalità dei lobi parietali e temporali. (Come in precedenza questa sintesi è tratta dal testo "Principi di neuroscienze")

### **La corteccia parietale**

Nella Scimmia la corteccia parietale posteriore è costituita dalle aree 5 e 7 di Brodman. Nell'uomo questa regione comprende anche il giro sopramarginale (area 39) ed il giro angolare (area 40), che possiedono una notevole specializzazione emisferica: la corteccia parietale posteriore di sinistra è specializzata per l'elaborazione delle informazioni linguistiche e quella di destra per l'elaborazione delle informazioni spaziali.

I principali segnali afferenti all'area 5 provengono dalla corteccia somatosensitiva, le aree 3a, 3b, 1 e 2 di Brodmann e riguardano la posizione degli arti. L'area 5 riceve anche informazioni sull'orientamento del capo nello spazio dal sistema vestibolare, sul piano dei movimenti dalle aree premotorie e sullo stato motivazionale dalle cortecce limbiche del giro del cingolo. A sua volta l'area 5 proietta sia all'area 7, posteriormente che alle aree premotorie anteriormente. L'area 7 è implicata principalmente nelle informazioni visive concernenti la localizzazione spaziale degli oggetti (che sono informazioni diverse da quelle concernenti le caratteristiche della scena visiva. A livello dell'area 7 le informazioni visive vengono integrate con segnali somatosensitivi provenienti dall'area 5 e con segnali uditivi provenienti dall'area 22. L'area 7 guida il movimento per il tramite delle sue proiezioni alle aree premotorie e alla parte laterale del cervelletto.

Gli studi sulla corteccia parietale condotti sugli animali e sull'Uomo hanno messo in evidenza che le lesioni di questa zona determinano deficit caratteristici nell'apprendimento di compiti che richiedono la consapevolezza della posizione del proprio corpo rispetto allo spazio esterno.

Gli studi dell'attività di singoli neuroni della corteccia parietale di scimmia hanno dimostrato che alcune cellule rispondono a stimoli visivi o scaricano nel corso di movimenti eseguiti sotto guida visiva. A differenza della corteccia visiva, tuttavia, l'intensità della risposta di queste cellule ad una serie di stimoli identici, è molto variabile. In particolare, l'attività di queste cellule è esaltata quando l'animale presta attenzione allo stimolo. Questi risultati sono in buon accordo con la nozione che la corteccia parietale è deputata a guidare processi che richiedono l'analisi degli aspetti spaziali delle afferenze sensoriali e probabilmente anche la manipolazione degli oggetti nello spazio.

I pazienti portatori di lesioni dei lobi parietali spesso presentano deficit peculiari che comportano una raffigurazione anormale della propria immagine corporea e della percezione dei rapporti spaziali. Inoltre, le lesioni del lobo parietale dell'emisfero dominante (in generale il sinistro determinano la comparsa di *afasia* (disturbo del linguaggio) ed *agnosia* (disturbo della percezione degli oggetti in assenza di lesioni delle vie sensoriali afferenti).

Una forma di agnosia particolarmente grave che può comparire in seguito a danni della corteccia parietale, è la *stereoagnosia*, e cioè l'incapacità di riconoscere la forma degli oggetti attraverso il tatto, pur in assenza di apprezzabili deficit somatosensitivi.

Una sindrome che può insorgere in seguito a lesioni della parte inferiore della corteccia parietale sinistra, è nota come *sindrome di Gerstmann*. I pazienti con questa sindrome presentano:

- 1) *confusione destra sinistra*, ovvero incapacità di distinguere tra la destra e la sinistra;
- 2) *agnosia digitale* (difficoltà di denominare le singole dita che vengono toccate, nonostante l'assenza di deficit apprezzabili della loro sensibilità)
- 3) *disgrafia* (disturbi della scrittura in assenza di deficit motori o sensitivi delle estremità superiori)
- 4) *discalculia* (alterazioni nella capacità di eseguire calcoli matematici).

Particolarmente istruttiva per capire la funzione della corteccia parietale posteriore è la *sindrome di Balint*.

Tale sindrome compare in seguito a lesioni bilaterali della regione parieto/occipitale e presenta i seguenti sintomi

- 1) incapacità di dirigere volontariamente lo sguardo verso un punto dello spazio mentre gli analoghi movimenti spontanei non sono alterati;
- 2) deficit nella prensione di oggetti sotto controllo visivo (*atassia ottica*)
- 3) difficoltà nel concentrare l'attenzione verso stimoli visivi.

Le lesioni del lobo parietale non dominante (in generale il destro) non determinano disturbi evidenti del linguaggio. I pazienti con lesioni del lobo parietale destro presentano invece difetti nella valutazione degli aspetti spaziali di tutte le afferenze sensoriali che provengono dal lato sinistro del corpo o dal lato sinistro dello spazio extracorporeo. Sebbene le sensazioni somatiche siano relativamente risparmiate i pazienti ignorano completamente una metà del proprio corpo o del lato sinistro dello spazio extracorporeo (sindrome di eminegligenza o neglect) e possono dimenticarsi di vestire, svestire e lavare il lato affetto del corpo. E' perfino possibile che portando la gamba o il braccio nell'ambito del loro campo visivo essi neghino che gli arti stessi appartengano loro.

Le alterazioni della percezione dello spazio esterno si estrinsecano nella negligenza degli stimoli visivi che provengono da un particolare lato del corpo. Talvolta, questi pazienti presentano anche profonde alterazioni della capacità di copiare figure disegnate (*aprassia costruttiva*). In qualche caso questo tipo di deficit può essere tanto grave che il paziente disegna la figura umana trascurando completamente un'intera metà del corpo.

I pazienti affetti da sindrome di negligenza, insorta in seguito a una lesione del lobo parietale inferiore di destra possono presentare anche disturbi degli elementi non sintattici del linguaggio. I pazienti affetti da lesioni del lobo parietale inferiore destro non riescono ad apprezzare gli aspetti del messaggio verbale contenuti nell'intonazione del discorso, nella sonorità e nella scansione delle parole (per esempio nel tono emotivo), mentre ne percepiscono correttamente il senso. I pazienti hanno anche difficoltà nel modulare l'intonazione dei propri discorsi e trasmettono malamente gli elementi affettivi del linguaggio.

### **I lobi temporali**

Nella Scimmia le lesioni dell'area inferotemporale, che, come sappiamo, è un'area visiva di ordine superiore determinano la comparsa di deficit nella rapidità di compimento di compiti visivi. I deficit, che non sono dovuti a cecità, sono particolarmente evidenti se il compito è complesso. Per esempio le lesioni inferotemporali ridu-

cono la capacità degli animali di migliorare progressivamente le proprie prestazioni (e cioè di sviluppare un programma di apprendimento) quando viene loro presentata una lunga serie di problemi visivi correlati. Oltre a interferire con l'acquisizione di compiti visivi, queste lesioni interferiscono con la loro ritenzione o memorizzazione. Analogamente le lesioni della corteccia temporale superiore non producono sordità ma alterano l'apprendimento di sequenze di suoni.

La stimolazione elettrica dell'area uditiva primaria (area 41 e 42 di Brodmann) in pazienti svegli determina sensazioni acustiche elementari pure. Al contrario la stimolazione del giro temporale superiore (Area 22 di Brodmann, corteccia uditiva di ordine superiore) determina alterazioni della percezione dei suoni e allucinazioni acustiche.

L'asportazione dei lobi temporali destro e sinistro comporta deficit notevoli ed irreversibili della capacità di ritenere alcuni tipi di memoria a lungo termine.

Sono presenti disturbi della memoria anche dopo ablazione unilaterale del lobo temporale anche se, in questi casi, i deficit sono abbastanza modesti in confronto a quelli osservati in seguito a lesioni bilaterali. Inoltre il deficit dipende dal lato del cervello leso e dagli elementi che devono venir memorizzati. I pazienti a cui è stato asportato il lobo temporale sinistro hanno difficoltà a ritenere memorie di tipo verbale, per esempio una lista di nomi. I pazienti sottoposti all'ablazione del lobo destro conservano memorie verbali normali, mentre hanno una capacità ridotta a ricordare certe strutture di tipo percettivo. Per esempio se si fa vedere loro una serie di raffigurazioni di visi umani alcune delle quali presentate più volte, i pazienti sottoposti all'ablazione del lobo temporale destro hanno difficoltà a ricordare se hanno già visto o no una certa fisionomia. Questi pazienti non hanno difficoltà a risolvere compiti riguardanti figure geometriche: I problemi insorgono invece quando il compito riguarda l'analisi di disegni composti da strutture irregolari.

L'esame dei pazienti cerebrolesi ha ripetutamente dimostrato che le lesioni dell'emisfero sinistro alterano l'elaborazione dei materiali verbali, mentre le lesioni dell'emisfero destro rendono difficoltosa l'analisi delle informazioni di tipo non verbale.

La stimolazione o l'asportazione della parte temporale della corteccia associativa limbica dà disturbi dell'emotività. La stimolazione della corteccia temporale anteriore e mediale può produrre stati emozionale ed, in particolare, senso di paura

E' opinione comune che dalla corteccia primaria occipitale partano due vie associative principali deputate al riconoscimento degli oggetti: una che procede dorsalmente verso la regione parietale posteriore ed una che procede ventralmente verso la regione temporale inferiore.

La prima sarebbe prevalentemente dedicata al riconoscimento degli oggetti in base alla loro posizione nello spazio, "la via del dove", mentre la seconda sovrintenderebbe al riconoscimento degli oggetti, sulla base delle loro proprietà intrinseche, indipendentemente dalla loro collocazione spaziale, "la via del che cosa".

Sappiamo che nei lobi temporale e parietale sono presenti molte funzioni legate al linguaggio scritto ed orale. Di ciò discuteremo in seguito

### **Nuove ipotesi sulle aree sensoriali di ordine superiore**

Cominciamo col chiarire la funzionalità dell'area inferotemporale

Supponiamo di guardare un bicchiere. Esso è costituito essenzialmente da una *forma* e da un certo grado di *trasparenza*, di *luminosità* e di *tinta*. La *trasparenza*, la *luminosità* e la *tinta* vengono costruite nell'area V1 e sono fuse insieme nell'area V4. Il neurostato *forma tridimensionale indeterminata* costruito nella V4 contribuisce alla costruzione dello psicostato *forma* nell'area inferotemporale. Lo psicostato *bicchiere* è costituito da un blocco che struttura lo psicostato *forma* (area inferotemporale) con la fusione degli psicostati primari *trasparenza*, *luminosità* e *tinta* (area V4).

Lo psicostato bicchiere attraverso l'esperienza si arricchisce inglobando in sé altri *psicostati*. Noteremo infatti che il bicchiere può essere *pieno* o *vuoto*, può avere una *forma cilindrica*, ha una *base*, è provvisto di un *bordo*, di una *superficie*. *Pieno*, *vuoto*, *forma cilindrica*, *base*, *bordo*, *superficie* sono *psicostati* che si integrano, tramite la memoria strutturante, con lo psicostato *bicchiere* e costituiscono *un blocco*.

Tutti quanti sono costruiti nell'area inferotemporale. A seconda di dove volgiamo l'attenzione e dirigiamo lo sguardo, costruiamo uno *psicostato* che può essere ora il *bordo*, ora la *base*, ecc..

Giorno dopo giorno costruiamo e ricostruiamo *blocchi* significativi.

Consideriamo il caso dei volti e della prosopagnosia.

Il volto è un *blocco* complesso costituito da numerosi *blocchi* quali: bocca, labbra, orecchie, guance, occhi... Nel corso della nostra vita osserviamo i volti delle persone a noi vicine ed impariamo a conoscerli bene. Il blocco orecchio è costituito dall'*oggetto fisico* orecchio (Area inferotemporale), dagli psicostati primari tinta, chiaro/scuro/, opacità, (Area V4) e dagli psicostati *forma, grandezza, spessore*, (area inferotemporale); analogamente il blocco fronte è costituito dall'*oggetto fisico* fronte (area inferotemporale) dagli psicostati primari (Area V4) e dagli psicostati *ampio, basso, prospiciente...*, (area inferotemporale). Questi due blocchi si strutturano insieme con altri (naso, occhi...) all'interno di un blocco che li comprende: la faccia. A sua volta la faccia è un oggetto fisico, con alcune caratteristiche quali la *forma*, la *grandezza*, la *rotondità*, l'*ovalità*,... (area inferotemporale).

Quando dobbiamo riconoscere un volto lo guardiamo in generale e costruiamo l'*oggetto fisico* volto (area inferotemporale) poi ne constatiamo le caratteristiche cioè la forma, la grandezza,... (nell'area inferotemporale). Non sappiamo però ancora di chi è quel volto. Ci soffermiamo su alcuni blocchi che ne fanno parte, costruiamo per esempio gli occhi, dopo averne individuato la *forma*, possiamo tramite l'area V4 vagliarne i colori, ... Ecco che riconosciamo il volto di Giovanna.

Ciò è possibile in quanto ogni volta che guardiamo Giovanna ed osserviamo i dettagli del suo volto alcune zone dell'area retinotopica della V4 si assoceranno, tramite la memoria strutturante, a zone specifiche dell'area inferotemporale. A seconda di cosa guardiamo, per esempio il contorno di una narice, si attiveranno precipue aree della V4 che proietteranno nell'area inferotemporale, che costruirà il significato di forma, grandezza, ecc. Esse saranno proprio di quel volto ed ad una ulteriore visione saranno riconosciute.

C'è un altro aspetto relativo alla prosopagnosia da sottolineare. E' probabile che il riconoscimento dei volti avvenga soprattutto attraverso psicostati quali: sorriso, gioia, tristezza, atteggiamento, ecc.

Perché l'area inferotemporale non ha una organizzazione retinotopica?

Per capire il motivo di questa diversa organizzazione di quest'area dobbiamo chiarire meglio una funzione che l'organizzazione retinotopica esplica nelle numerose aree visive che hanno tale strutturazione.

Supponiamo che il cervello costruisca una penna. L'organizzazione retinotopica ne costruisce la *forma* e le *dimensioni* raccogliendo punto per punto nella retina le varie gradazioni di chiaro/scuro e dei colori. Questa *forma*, queste *dimensioni* non sono significative in quanto a questo livello sono solo neurostati

L'area retinotopica quindi serve anche per costruire specifiche e diverse forme indeterminate in base ai recettori della retina che sono attivati. Quando questa forma indeterminata proietta nell'area inferotemporale, in quest'area basterà attivare la combinazione delle colonne per costruirne il significato.

Ricordiamo che *forma* è uno psicostato significativo ed è prodotto nell'area inferotemporale. La sua costruzione consente la costruzione del *blocco orecchio* costituito appunto nel suo significato più semplice dalla forma + i gli psicostati primari

Nell'area inferotemporale non è quindi necessaria l'organizzazione retinotopica in quanto l'informazione posizionale è già stata acquisita nell'area precedente.

In tal modo tutta l'area può essere sfruttata come memoria permanente degli oggetti. Ogni oggetto fisico della V4 infatti attiverà un certo gruppo di neuroni dell'area inferotemporale; l'azione combinativa delle colonne di questi neuroni costruirà il significato di forma, di altezza, di profondità,...

Come sappiamo l'area inferotemporale è fondamentale per il riconoscimento degli oggetti, delle persone, degli animali.

Il riconoscimento di un oggetto avviene a diversi livelli di generalizzazione. Io posso riconoscere in un animale un gatto, posso osservare che si tratta di un gatto persiano, infine ad una osservazione più attenta constatare che è proprio il mio. Nel primo caso do una occhiata fugace e costruisco il gatto semplicemente tramite le informazioni provenienti da una osservazione del gatto in generale (la sua forma, la sua grandezza). Successivamente mi soffermo sul blocco costituito dalla pelliccia e ne osservo le caratteristiche. Riconosco che si tratta di un gatto persiano. Infine guardo alcune sfumature di colore che mi faranno riconoscere il mio gatto. Ecco perché la distruzione di quest'area produce questa particolare sindrome. Si vedono le forme, le dimensioni, ma manca il luogo dove si proiettano e si costruisce il loro significato; manca appunto la memoria (specifica area di proiezione + significato).

Ovviamente, se quanto andiamo affermando è vero, non esistono gruppi di neuroni che ricordano i volti delle persone a noi noti. Quando alcuni neuroni scaricano alla vista di un volto ciò è dovuto al fatto che in quella

zona vengono costruiti dalle colonne i significati associati alle caratteristiche del volto visto. E' possibile che lo stesso neurone a volte scarica, a volte no. Semplicemente l'animale guarda in quel momento due blocchi diversi, per esempio prima gli occhi e successivamente la bocca.

Cosa succede nelle aree la cui distruzione provoca la sindrome di eminegligenza?

Un fatto molto semplice. **In quelle aree si costruiscono i significati di destra e sinistra**

Il cervello per il controllo dei movimenti ha bisogno di sapere in ogni momento per tutti gli organi sensoriali qual è la destra e qual è la sinistra. Ogni punto del nostro corpo deve essere ripartito secondo questa suddivisione. Per sapere ciò deve costruirne il significato tramite le colonne. L'informazione che riceve dalle immagini costruite nelle varie aree contiene anche quella relativa alla destra e alla sinistra ma soltanto a livello inconsapevole di *neurostati*

In qualche punto questo *neurostato* deve trasformarsi in *psicostato* e rendersi significativo. Se quest'area viene distrutta si perde questa fondamentale informazione e il soggetto non riconosce metà del mondo circostante.

Perché questa patologia è causata da lesioni dell'emisfero destro? E perché provoca a volte inconsapevolezza della metà sinistra del proprio corpo e della metà sinistra dello spazio extracorporeo (nella maggioranza dei casi), mentre a volte l'inconsapevolezza investe la parte destra?

La prima cosa da sottolineare è che gli psicostati destra e sinistra sono speculari. Sono come immagini riflesse in uno specchio. Una volta stabilita qual è la sinistra (o la destra), l'altra parte sarà automaticamente la destra (o la sinistra). In altre parole non ci può essere destra senza sinistra, né sinistra senza destra.

Ciò facilita il compito del cervello, al quale basta costruire un solo psicostato destra o sinistra per avere il significato di ambedue. In tal modo il cervello (nell'area 7 di Brodmann?) riceve nell'emisfero destro afferenze provenienti dai recettori retinici e somatotopici della parte controlaterale del campo visivo e del proprio corpo. Per ogni punto dello spazio visivo controlaterale e della parte controlaterale del corpo egli costruisce lo *psicostato sinistra*.

Questo spiega il primo punto. Non spiega però il secondo e cioè il motivo per cui a volte viene colpita la parte sinistra del corpo e del campo visivo, a volte la parte destra. Probabilmente l'area 7 di Brodmann è programmata a ricevere le afferenze dell'emisfero non dominante. In tale modo se esso è quello di sinistra, il neglect colpirà l'emisfero destro; se l'emisfero dominante è quello di destra, il neglect colpirà l'emisfero di sinistra.

Una patologia frequente che colpisce pazienti con lesioni nella parte inferiore dei lobi temporali sono le *agnosie*.

Si tratta di una sindrome per la quale non si diventa ciechi ma non si riesce a riconoscere più nulla. Si può dire se due cose sono uguali o diverse, ma non si può identificarle né nominarle appropriatamente (afasia). Tanto le afasie quanto le agnosie si spiegano in modo molto semplice.

**L'area colpita non produce gli psicostati significativi;** gli oggetti pur visti perdono di significato.

Sappiamo infatti che proprio nell'area inferotemporale si costruiscono gli oggetti e i loro ricordi.

Io ritengo che siano soprattutto le agnosie e (come vedremo più avanti le afasie) ad avvalorare la nostra tesi fondamentale, che cioè gli psicostati significativi sono costruiti dal cervello tramite le colonne.

In quale altro modo si potrebbe spiegare questo fatto incredibile che si vede un oggetto senza riconoscerlo?

**La seconda parte del saggio verrà pubblicata sul prossimo numero dei WP.**