

# LA MACCHINA DELLA MENTE

## Parte III. Strutture cerebrali e processi neurodinamici

*Autore: Renato Nobili*

*Dipartimento di Fisica "G. Galilei" – Università di Padova.*

**3.0. Sommario.** In questa parte saranno discussi alcuni aspetti strutturali e funzionali comuni ai cervelli dei mammiferi e illustrati i modelli più rappresentativi del *paradigma neurodinamico*. Con ciò s'intende rivolgere l'attenzione in primo luogo alla complessità delle funzioni cerebrali, in secondo luogo ad alcune fenomenologie nervose caratterizzate da proprietà non riconducibili ai modelli descritti nella parte seconda.

L'interesse per i fenomeni e i modelli neurodinamici nasce dall'osservazione che i cervelli delle specie superiori sono sedi d'attività elettriche oscillatorie di natura e di funzioni non ancora ben capite. Il paradigma neurodinamico comprende quei comportamenti delle reti neuronali che si presentano all'osservazione microscopica intracellulare come oscillazioni delle frequenze di scarica dei neuroni e all'osservazione macroscopica extracellulare come attività elettroencefalografica (EEG).

Questo paradigma non è in contrasto con gli assunti principali di quello connessionista, in particolare con la teoria del rinforzo sinaptico ipotizzata da Hebb nel 1949 e confermata sperimentalmente nel 1973 da Bliss and Lømo con la scoperta del *potenziamento a lungo termine (long-term potentiation)*. Al contrario, esso richiede un ampliamento del modello connessionista, poiché si conoscono anche fenomeni di depotenziamento a lungo termine (*long-term depression*) e di rinforzo o indebolimento delle connessioni sinaptiche (*short-term potentiation, depression* ecc.) di varia durata temporale (Artola *et. al*, 1990). Esso impone semmai il trasferimento dei concetti connessionisti ad un livello descrittivo più complesso, di cui manca tuttavia una completa comprensione. Secondo il paradigma neurodinamico il reclutamento di un ricordo da parte d'un messaggio evocatore dovrebbe spiegarsi non tanto come un processo innescato da un insieme di stimoli esterni e rapidamente convergente verso un attrattore stabile d'una rete nervosa multistabile, quanto piuttosto come un processo oscillatorio con più componenti, di una rete nervosa capace di oscillare in molti modi diversi, che converge verso un modo oscillatorio di frequenza determinata. I fenomeni neurodinamici non riguardano solo il funzionamento della memoria, ma anche, ad esempio, l'integrazione e la selezione di *pattern* sensoriali mediante la sincronizzazione delle scariche neuronali, la selezione di *pattern* d'informazione sensoriale, la formazione temporanea di reti di comunicazione temporanea tra le diverse parti del sistema nervoso centrale e probabilmente altri importanti processi non ancora individuati.

### 3.1. Vie brevi e circuiti del *come se*

Nella prima parte di quest'articolo abbiamo rilevato che il cervello, in quanto sistema capace di processare informazione, è una macchina massimamente parallela e nello stesso tempo ricorsiva. Abbiamo anche caratterizzato la ricorsività come capacità di produrre ciclicamente dati per mezzo di dati. Un insieme di dati è prelevato da un archivio esterno, quindi memorizzato totalmente o in parte nella macchina stessa e processato in modo generalmente complesso. A loro volta, i dati prodotti da questo processo sono memorizzati totalmente o in parte nella memoria interna della macchina e immessi nello stesso archivio esterno, la cui composizione viene così a mutare incessantemente.

Il processo ricorsivo principale effettuato dal sistema nervoso di un individuo, inteso come unione di un sistema nervoso e di un organismo formato da cellule non nervose, o *soma*, consiste nel fatto che il sistema nervoso acquisisce dati dal mondo esterno ad esso, li memorizza parzialmente, li elabora, e i risultati di quest'attività sono inviati allo stesso mondo

esterno attraverso le fibre nervose centrifughe. Si noti che qui per “mondo esterno” s’intende non solo quello formato dall’ambiente naturale che circonda l’individuo, ma anche dallo stesso soma in cui il sistema nervoso è inserito. Pertanto, il mondo esterno al sistema nervoso si ripresenta incessantemente al sistema nervoso stesso come un insieme di dati continuamente modificati dalla sua stessa attività (e, naturalmente, anche da altri fattori).

Il processo ricorsivo è dunque duplice: da un lato il sistema nervoso forma un circuito chiuso col mondo esterno al soma, dal quale preleva dati attraverso l’apparato sensoriale e al quale esso immette dati attraverso l’apparato muscolare; dall’altro esso forma un circuito chiuso con tutti gli organi del soma, acquisendo da questi informazioni sul loro stato interno e inviando a questi segnali che vanno a modificare lo stato del soma secondo criteri e modi necessari o utili all’individuo. Chiaramente, il circuito ricorsivo somatico è tanto essenziale per la vita dell’individuo quanto quello senso-motorio.

Naturalmente i due processi devono interagire attraverso strutture specializzate per questo scopo. Ed è ovvio che questa interazione deve coinvolgere direttamente i meccanismi della memoria cognitiva, dato che, al fine della sopravvivenza, di tutto ciò che accade nel mondo esterno al soma merita d’essere ricordato in primo luogo ciò che riguarda lo stato del soma.

Nei mammiferi, specialmente nell’uomo, ciascun circuito coinvolge le funzioni cognitive in modo essenziale. Infatti, il flusso d’informazione di ciascun circuito da un lato si chiude ad anello sul mondo esterno e dall’altro coinvolge aree specifiche della corteccia cerebrale, che è la sede principale della memoria cognitiva. Dobbiamo inoltre ritenere che i processi di circolazione ricorsiva avvengano anche attraverso scorciatoie, o *vie brevi*, che *bypassano* le sedi corticali della memoria cognitiva.

Non c’è bisogno di ricorrere alle descrizioni anatomiche per ammetterne l’esistenza. Un ingegnere che cercasse di costruire un robot capace di simulare, anche solo in modo rudimentale, il comportamento di un topolino non esiterebbe un solo istante a progettare dei sottosistemi capaci d’ eseguire automaticamente e più semplicemente i processi ricorsivi quando questi non hanno bisogno della memoria cognitiva per svolgere con successo le funzioni attese. Questo vale sia per il circuito senso-motorio sia per quello somatico. D’altronde sappiamo che ogni attività senso-motoria si avvale d’automatismi procedurali che esulano dal controllo cognitivo. Si pensi ad esempio agli automatismi comportamentali che sono attivati durante la guida di una bicicletta o di un’automobile. In modo simile, un improvviso cambiamento di stato somatico, quale può essere causato ad esempio da una ferita o una scottatura, produce reazioni motorie e somatiche immediate che anticipano la cognizione del dolore. Anche un improvviso segnale sensoriale di pericolo attiva una reazione somatica (trasalimento, aumento della frequenza cardiaca e del respiro, scarica d’adrenalina ecc.) che precede la cognizione di ciò che sta accadendo. In entrambi i casi, i segnali esterni agiscono direttamente sul circuito somatico attraverso una via più breve di quella che passa per la corteccia cerebrale. Queste vie brevi non passano per le aree corticali ma per nuclei specializzati del tronco encefalico o altre strutture subcorticali.

Possiamo inferire l’esistenza di vie brevi anche sulla base di considerazioni sulla filogenesi cerebrale. Nelle specie superiori, l’evoluzione naturale ha implementato le funzioni cognitive non già rimpiazzando con nuove strutture le strutture più primitive, che in origine permettevano ai processi ricorsivi di svolgersi in modo automatico o semiautomatico, ma subordinando le vecchie strutture alle nuove. Naturalmente nel corso di queste trasformazioni le strutture primitive hanno dovuto cambiare i loro ruoli iniziali diventando strutture accessorie di un sistema più complesso. La formazione della corteccia cerebrale dei mammiferi è dovuta a questo processo evolutivo (Lynch, 1986).

Si può inoltre immaginare che i due processi ricorsivi possiedano non solo vie lunghe e vie brevi ma anche circuiti ricorsivi secondari capaci di simulare il comportamento del mondo esterno, in particolare le relazioni tra dati entranti e uscenti che si presentano con maggiore

frequenza nei processi ricorsivi primari. Ci sarebbe un gran spreco di tempo e altre risorse se il cervello dovesse costantemente reclutare dal mondo esterno al soma e dal soma stesso dati che in circostanze determinate si mantengono invariati nel tempo. Similmente, se è possibile prevedere, sulla base dell'esperienza, le conseguenze delle azioni che si possono compiere, non è necessario che le azioni siano effettivamente compiute. Basta che le loro possibili conseguenze siano calcolate da circuiti ricorsivi secondari specializzati per questa funzione. È perciò assai verosimile che i circuiti ricorsivi primari, chiusi in parallelo sul mondo esterno, siano assistiti da processi ricorsivi secondari chiusi in parallelo sulle sedi della memoria cognitiva.

Tutte queste considerazioni aprioristiche suggerite dall'immaginazione ingegneristica e avvalorate dalla psicologia sperimentale trovano conferma in sede neurologica. Diversi neurologi hanno confermato alcune intuizioni avanzate nella seconda metà dell'800 dal filosofo-psicologo americano William James circa l'importanza dei segnali inviati dal soma al cervello. Le loro indagini neurologiche, condotte su animali superiori e pazienti cerebrolesi di varia patologia, hanno permesso di comprendere come le vie brevi e i processi ricorsivi secondari siano implementati nei sistemi nervosi dei mammiferi, in particolare nell'uomo. Recentemente i neurologi Antonio Damasio (1995, 200, 2003) e Joseph LeDoux (2003) hanno reso questi argomenti accessibili al grande pubblico.

Damasio ha spiegato in modo convincente come il circuito somatico sia il fattore diretto dell'esperienza emotiva. Per un verso, i segnali che il sistema nervoso invia al soma modificano lo stato del soma stesso al fine di mantenere gli organi in condizioni di funzionamento ottimale o per adeguarli ad affrontare nuove situazioni. Per l'altro, i dati che il soma invia al cervello sono recepiti e spesso memorizzati dai livelli superiori del cervello come reazioni emotive. In accordo con queste spiegazioni possiamo assegnare il nome d'*informazione somatica* ai dati inviati dal soma al cervello e d'*informazione emotiva* a quelli inviati dal cervello al soma.

Damasio ha argomentato in modo convincente anche l'esistenza di un circuito ricorsivo secondario associato al circuito somatico primario e lo ha definito circuito del *come se (as if)*. Questo circuito secondario, che coinvolge la memoria dell'esperienza emotiva e delle reazioni associate all'esperienza emotiva, funziona come centro generatore d'emozioni fittizie o immaginarie che intervengono in modo importante nella comunicazione parentale e nel gioco. In realtà altri autori, come ad esempio James Papez (1937), erano già arrivati a concepire l'esistenza di una struttura capace di svolgere queste funzioni sulla base d'indagini anatomiche e neurologiche, sebbene l'identificazione di questa struttura col circuito che porta il nome di Papez fosse errata (LeDoux, 2003).

Naturalmente, dobbiamo aspettarci che esista anche un circuito secondario capace di simulare l'esperienza senso-motoria e quindi di generare l'immaginazione senso-motoria. Generalizzando l'efficace definizione di Damasio lo chiameremo circuito del *come se* senso-motorio.

### 3.2. L'amigdala

I neurologi concordano nell'indicare il centro organizzativo principale del circuito somatico nel *complesso amigdaloideo*. Questo comprende (in ciascun emisfero) l'amigdala, l'ipotalamo, vari nuclei del tronco encefalico, alcune aree prefrontali, ventromediali e limbiche della corteccia cerebrale e altro. Il ruolo centrale è svolto dall'amigdala, un gruppo di giacimenti neuronali riuniti a forma di mandorla, che funziona come stazione centrale di smistamento di tutti i segnali del circuito somatico. Tutti i segnali del flusso somatosensoriale, come pure quelli sensoriali di rilevanza emotiva, convergono direttamente o indirettamente verso l'amigdala. Tutti i segnali del flusso emotivo, prima di essere smistati ai centri di controllo specifico degli effettori, provengono direttamente o indirettamente dall'amigdala.

In entrata, l'amigdala riceve segnali somatosensoriali da: *a)* alcuni nuclei talamici che ricevono direttamente segnali viscerali, muscoloscheletrici, tattili ecc.; *b)* dalla corteccia somatosensoriale che interagisce coi nuclei talamici ora menzionati; *c)* dai nuclei talamici che accolgono direttamente componenti emotivamente significative dell'informazione sensoriale; *d)* da alcune aree della corteccia temporale specializzate per il riconoscimento di pattern sensoriali emotivamente significativi; *e)* da alcune regioni sistema limbico specializzato per le funzioni di memoria; in retroazione, dai nuclei dell'ipotalamo; ecc.

In uscita l'amigdala usa: *a)* l'ipotalamo per trasmettere informazione emotiva attraverso segnali chimici; *b)* alcuni nuclei del tronco encefalico per trasmettere segnali ai muscoli lisci delle viscere; *c)* il nucleo mediale del talamo per controllare i flussi d'informazione sensoriale; *d)* alcune aree della corteccia prefrontale e mediale per attivare la motilità facciale e gestuale; *e)* il sistema limbico per attivare le funzioni di memoria; alcuni nuclei del tronco encefalico per attivare o disattivare la diffusione lungo fibre nervose di vari agenti neuroregolatori (dopamina, serotonina, noradrenalina), ecc.

Per quando riguarda il flusso *stimolo sensoriale* → *talamo sensoriale* → *amigdala*, e quello più complesso *stimolo sensoriale* → *talamo sensoriale* → *corteccia sensoriale* → *amigdala*, LeDoux (2003) ha messo in evidenza come il primo costituisca la via breve del secondo, una scorciatoia attraverso la quale uno stimolo sensoriale emotivamente significativo riesce ad attivare la reazione emotiva più velocemente, sebbene con minore impatto cognitivo. Questo spiega perché spesso le reazioni emotive suscitate da fatti allarmanti possono essere esagerate rispetto alla reale pericolosità dei fatti.

Seguendo le indicazioni di Damasio siamo portati a riconoscere un'analogia scorciatoia anche per il circuito somatico. Per la via breve l'informazione somatosensoriale attiva la reazione emotiva come per arco riflesso. Per la via lunga la stessa informazione recluta dati dalla memoria cognitiva per regolare la reazione emotiva in modo più efficace ed appropriato alle circostanze. Dato che nelle specie inferiori le funzioni cognitive sono limitate, la reazione emotiva passa principalmente per la via breve. Dobbiamo pertanto attribuire il ruolo di processo ricorsivo primario alla via breve e quello secondario alla via lunga.

Damasio fa notare che grazie all'interazione *amigdala* ↔ *corteccia* il processo ricorsivo somatico attiva le aree corticali limbica e prefrontale-ventromediale, che governano la mimica facciale e gestuale, e riceve informazione dalle aree corticali infero-temporali, che presiedono al riconoscimento delle espressioni mimiche. Si può così comprendere come il processo ricorsivo somatico stabilisca una stretta correlazione tra gli stati emotivi e i loro correlati mimici. In questo modo si genera nell'individuo la capacità di comunicare i propri stati emotivi ad individui simili e nello stesso tempo di riconoscere e interpretare gli stati emotivi di questi. Attraverso questa comunicazione empatica, i correlati mimici degli stati emotivi acquistano un valore simbolico anche per l'individuo che gli ha espressi. È chiaro che la formazione di queste capacità equivale alla formazione di un linguaggio primitivo che svolge un ruolo fondamentale nella comunicazione anche nelle specie animali meno sviluppate. Queste considerazioni ci fanno intravedere quanto sia importante il ruolo svolto dal circuito del *come se* somatico per lo sviluppo delle attività cognitive nei cervelli superiori, specialmente riguardo alla capacità di simulare, immaginare e comunicare gli stati emotivi propri e altrui. Secondo Damasio, questo circuito del *come se* irradia un flusso di segnali che nelle specie superiori è percepito come "sentimento" o "stato d'animo" (*feeling*).

Per Damasio, il processo ricorsivo secondario svolgerebbe un ruolo importante anche nella generazione della coscienza. Il celebre neurologo sostiene che non si può parlare di coscienza come di un'attività superiore unica e che bisogna riconoscere l'esistenza di una gerarchia di livelli di coscienza. Nell'uomo questa gerarchia culminerebbe nel livello cognitivo autobiografico e in quello linguistico, entrambi poco sviluppati o assenti in altre specie. Damasio afferma che alla base di questa gerarchia si pone un processo fondamentale, che egli chiama *nucleo-coscienza* (*core-consciousness*), la cui centrale generatrice

coinvolgerebbe proprio il circuito del *come se* somatico. La sua funzione principale sarebbe quella di fornire al livello cognitivo la rappresentazione simbolica integrata dello stato somatico, delle modalità sensoriali e delle potenzialità operative ed espressive dell'individuo (Damasio, 2000). Egli descrive la nucleo-coscienza come un processo che si alimenta dei flussi d'informazione somatica e propriocettiva trasformandoli in espressioni visuali e gestuali coerenti. Dai suoi studi clinici egli trae solidi argomenti a favore della tesi che gli eventi essenziali per la manifestazione della capacità decisionale di un soggetto, presumibilmente quelli che presiedono alla formazione del suo senso di libero arbitrio, siano reclutati dall'intero organismo e promossi alle funzioni superiori proprio da questa basilare struttura. Tuttavia, sulla base di quanto è stato detto nella prima parte, non si vede dove si possa riconoscere, in questa rappresentazione, il processo ricorsivo che genera le capacità autoriflessive tipiche della coscienza.

Queste brevi note, basate sulle idee d'alcuni importanti autori contemporanei, compendiano i risultati di vari decenni di studi clinici su funzioni e disfunzioni cerebrali e, naturalmente, una buona quota di sapere neurologico consolidatosi nel corso di più di un secolo di ricerche e riflessioni. Questo significa che con ogni probabilità la visione che se ne può trarre è sostanzialmente corretta. Naturalmente le idee degli autori qui citati dovrebbero essere integrate e armonizzate con quelle di molti altri autori che hanno contribuito a chiarire i meccanismi del processo cerebrale. Compito peraltro assai difficile, dato che la letteratura su questi argomenti è immensa.

### **3.3. I centri promotori dell'intenzionalità animale**

Donald Hebb (1949, 1966) ha argomentato in modo persuasivo l'esistenza di un altro importante processo ricorsivo, senza il quale non sarebbe possibile spiegare il comportamento animale. Gli animali, osserva Hebb, non sono meccanicamente indotti a comportarsi in certi modi da segnali esterni, ma possiedono al proprio interno i fattori che motivano o inducono le tendenze a generare i loro tipici comportamenti. Hebb indica quali tendenze biologicamente primitive la fame, il dolore, il sesso, la protezione della prole e l'esplorazione. A ciascuna di queste corrisponde un particolare stato di vigilanza ed eccitazione del cervello. Hebb ha anche indicato nei nuclei della parte inferiore del tronco encefalico, dove risiedono anche i nuclei regolatori della veglia e del sonno, i centri regolatori di questi stati d'attivazione.

Gli animali superiori, in pratica i mammiferi, agiscono inoltre sulla base di piani d'azione che vengono elaborati nelle aree prefrontali e frontali della corteccia cerebrale. Quest'attività richiama i piani d'azione memorizzati in precedenza e li aggiornano sulla base di nuove esperienze. L'esercizio di questa funzione richiede uno o più circuiti interni al cervello, che abbracciano, per così dire, alcune sedi della memoria cognitiva elaborando ricorsivamente l'informazione necessaria per la pianificazione del comportamento.

Più recentemente, Walter Freeman (2000a) ha fatto notare che già nel cervello privo di neocorteccia della salamandra è presente quella struttura generatrice del comportamento "intenzionale" che evolverà verso la formazione del *sistema limbico* degli animali superiori. Il sistema limbico dei mammiferi comprende un complesso d'aree corticali (sistema cingolato) che innervano l'ippocampo attraverso un fascio di fibre detto cingolo. Esse interagiscono radialmente con un sistema di circuiti che le chiudono a tenaglia. Nel loro complesso questi circuiti formano due spessi bordi ripiegati che decorrono semicircularmente lungo tutta la regione basale di ciascun emisfero cerebrale. Poiché le sezioni radiali di questi ripiegamenti hanno vagamente la forma del cavalluccio marino queste formazioni, nel loro complesso, sono chiamate *ippocampo*. L'ippocampo preleva radialmente segnali dalle diverse aree che confluiscono nel cingolo, li ritarda lungo una sequenza di stazioni neuronali e li rinvia alle stesse aree. Il sistema limbico riceve e invia segnali a quasi tutte le aree senso-motorie, collocandosi presumibilmente al livello più alto del processo d'integrazione dell'informazione nervosa. I circuiti radiali dell'ippocampo ricevono anche un flusso di segnali provenienti da

vari centri subtalami (ipotalamo, amigdala, corpi mammillari ecc.), che alla fine, dopo essersi diramati per irradiare estesamente la maggior parte delle aree corticali, ritornano ai centri subtalami lungo una via sottostante al corpo calloso (*fornice*). Per certi aspetti, l'ippocampo sembra funzionare in modo simile ai circuiti, noti agli ingegneri elettronici come *shift registers*, che ritardano i treni d'informazione digitale. Grazie ai meccanismi di ritardo dell'ippocampo, il sistema limbico funziona anche come centro dell'organizzazione temporale della memoria associativa.

Secondo Freeman, il sistema limbico è il motore centrale dell'attività cerebrale intesa come sviluppo ed espletamento dell'intenzionalità animale. Nella sua visione il cervello non dev'essere considerato tanto come un luogo d'elaborazione dei flussi d'informazione sensoriale convergenti verso stadi associativi, dai quali si dipartirebbe infine il flusso d'informazione motoria, quanto piuttosto come un sistema dotato di una centrale che promuove e organizza in continuazione le attività delle aree corticali periferiche al fine di reclutare e selezionare informazione secondo modalità utili alle finalità e necessità sempre cangianti dell'individuo.

Non è questa la sede più adatta per tentare di fornire una descrizione sufficientemente precisa e completa della struttura dei cervelli superiori. Omissioni e rozze approssimazioni sono inevitabili. La complessità del cervello umano confrontata con quella di un microprocessore è enorme. D'altronde, la quantità d'informazione anatomica, neurologica, neurofisiologica e funzionale finora raccolta dai cervelli dei mammiferi è tanto vasta che dev'essere abbandonato ogni tentativo di completezza bibliografica. Una massa enorme di conoscenze già acquisite e consolidate attende ancora d'essere vagliata, sottoposta ad analisi comparative e infine organizzata in una visione complessiva che finora nessuno è stato in grado di illustrare. La possibilità di descrivere e comprendere queste strutture dipenderà dalla bontà delle sintesi parziali e delle teorie interpretative che saranno avanzate in un prossimo futuro. Quello che oggi sembra mancare è in primo luogo una comprensione della strategia generale che la macchina cerebrale usa per elaborare l'informazione nervosa. Uno degli ostacoli maggiori per un progresso in questo campo deriva dalla difficoltà di combinare competenze specialistiche diverse.

Sulla base delle conoscenze attuali è difficile dire quanti e quali importanti processi ricorsivi abbiano luogo nel cervello. Presumibilmente sono assai di più di quanti ne possiamo immaginare, poiché ogni funzione specialistica del cervello, svolta da un circuito ricorsivo primario, potrebbe avere bisogno di vie brevi e di un suo circuito ricorsivo del *come se*. Comunque sia, è chiaro che tutte queste funzioni devono integrarsi tra loro e funzionare in modo coerente, e ciò impone dei vincoli piuttosto forti alle leggi di funzionamento delle reti nervose cerebrali. Naturalmente ogni processo ricorsivo deve possedere un correlato circuitale anatomico. È pertanto opportuno mettere in evidenza le formazioni circuitali che s'impongono con maggiore rilievo all'evidenza anatomica.

### **3.4. Le grandi strutture circuitali del cervello**

In generale, le aree della corteccia e i nuclei del cervello sono caratterizzati da un notevole grado d'omogeneità citoarchitettonica, inoltre ricevono e trasmettono informazione mediante fasci omogenei di fibre nervose. Pertanto essi possono essere considerati come stazioni di flussi d'informazione parallela. Data la varietà delle strutture citoarchitettoniche riconoscibili nelle diverse aree e nei diversi nuclei non è facile indicare un criterio generale che ci permetta di distinguere le differenze funzionali tra queste strutture neuronali. In prima approssimazione possiamo dire che i nuclei funzionano prevalentemente come centri di smistamento e regolazione del traffico nervoso, mentre le aree corticali sono principalmente sedi di memoria associativa. Ma non bisogna pensare che questi ruoli siano nettamente separati. Considerando che la formazione di un circuito ricorsivo secondario richiede almeno due diramazioni dei flussi d'informazione parallela, uno in ingresso e uno in uscita, si comprende come i flussi

ricorsivi primari debbano attraversare almeno due nuclei, i quali devono anche comunicare con aree corticali riservate alla memorizzazione dei dati ricorrenti. Lo stesso si può dire anche per i circuiti del *come se*.

Come descrivono i libri d'anatomia del sistema nervoso centrale, ogni area della corteccia cerebrale comunica con alcune altre, in genere non più di tre o quattro (Asanuma e Crick, 1986). Queste connessioni sono quasi tutte reciprocate, sebbene le connessioni che decorrono in un senso abbiano caratteristiche generalmente diverse da quelle che decorrono in senso contrario: i neuroni piramidali che si trovano in un certo strato di un'area omogenea proiettano i loro assoni verso altre aree e i neuroni piramidali che si trovano in uno strato di tipo diverso di queste aree proiettano i loro assoni sull'area di partenza. Lo stesso vale per le connessioni tra i nuclei talamici e le aree corticali.

Dove è possibile ordinare le aree corticali secondo la direzione primaria del flusso d'informazione, ad esempio quella che parte dalle sorgenti d'informazione sensoriale, si constata che i neuroni che proiettano in avanti innervano lo strato centrale dell'area bersaglio, mentre quelli che proiettano all'indietro innervano estesamente lo strato superficiale dell'area sorgente. In realtà le modalità delle connessioni dipendono in modo notevole dalla natura e dalla funzione dell'area. Pertanto non si possono dare regole precise sull'architettura delle connessioni nervose reciprocate. L'estensione di una ramificazione assonica che innerva un'area può avere le dimensioni di una struttura colonnare della corteccia, ma può anche essere sparpagliata su areole assai più grandi o decorrere sulla superficie della corteccia in tutte le direzioni o lungo direzioni preferenziali.

Quasi tutte le aree della corteccia cerebrale superiore ricevono e trasmettono flussi d'informazione attraverso nuclei subcorticali. In particolare, i flussi d'informazione sensoriale e somatosensoriale fanno stazione in nuclei specifici che comunicano in modo reciproco e topografico con le aree sensoriali. Altri nuclei dello stesso tipo sono connessi in modo simile con le aree motorie, premotorie, prefrontali e frontali. Tutti questi nuclei sono raggruppati in una formazione centrale del cervello che si chiama *talamo*.

La reciprocazione delle connessioni è necessaria da un punto di vista ontogenetico: la formazione embrionale o post-embriionale di una connessione neuronale tra due stazioni consecutive del flusso d'informazione nervosa necessita segnali di retroazione: durante i processi di formazione della rete neuronale ogni neurone deve ricevere in qualche modo un segnale che confermi che le diramazioni del suo assone hanno raggiunto l'obiettivo.

La formazione di circuiti neuronali chiusi è dunque una proprietà ubiquitaria delle strutture nervose del cervello. Grazie a queste reciprocazioni, un sistema d'aree corticali e di nuclei comunicanti in sequenza è in grado di promuovere flussi d'informazione che si propagano in entrambi i sensi. Nonostante sia stata coltivata per lungo tempo e sia ancora oggi diffusa, l'idea che l'informazione nervosa procederebbe dalla periferia verso il centro, dove avverrebbe la memorizzazione e l'integrazione dei contenuti più rilevanti, è errata, fuorviante e dev'essere pertanto definitivamente abbandonata. Se il cervello consistesse di una semplice cascata areolare frapposta tra l'apparato sensoriale e quello premotorio e motorio, una volta soppresso il flusso sensoriale l'attività nervosa si spegnerebbe immediatamente. È invece evidente che i cervelli reali possono promuovere attività motorie anche in assenza di stimolazioni esogene. Inoltre è noto che il cervello esibisce un'attività permanente anche in condizioni di deprivazione sensoriale e motoria.

In realtà il flusso afferente è strettamente associato ad un flusso che si propaga a ritroso. Tutti gli autori concordano nell'attribuire alla retropropagazione l'importante funzione dell'*attenzione selettiva* (Grosseberg, 1988). Ma probabilmente essa svolge funzioni ancora più importanti. Vari studi di psicologia sperimentale, l'analisi dell'attività EEG e del consumo energetico delle regioni cerebrali mediante tomografia ad emissione positronica, hanno dimostrato che durante le immagini visive generate da processi endogeni, ad esempio quando si tenta di figurarsi una scena ad occhi chiusi, e anche durante i sogni, molte aree della

corteccia visiva appaiono eccitate come se stessero processando un flusso d'informazione esogeno. È stato ipotizzato che quest'attivazione, chiaramente indotta dall'attività d'aree non visive del cervello, funzioni come un vero e proprio processo di ricostruzione a ritroso delle immagini visive (Farah, 1989; Kosslyn, 1996). Questo significa che la memoria visiva sarebbe distribuita in notevole misura lungo la stessa via che la elabora.

D'altronde queste reciprocazioni sono talmente sistematiche che non è il caso di considerarle sedi di processi ricorsivi primari o secondari. È presumibile che questi siano effettuati da circuiti polisintaptici chiusi che attraversano in sequenza almeno tre diversi giacimenti neuronali. Circuiti che soddisfano a questi requisiti si trovano in alcuni sistemi e complessi funzionali del cervello. Diamo qui una descrizione sommaria d'alcune rilevanti strutture di questo tipo per scopi puramente indicativi.

1. Il *sistema extrapiramidale* è il più grosso complesso circuitale del cervello. Esso presiede all'organizzazione del comportamento, in particolare del movimento, e delle funzioni cognitive superiori. Riportiamo qui una succinta descrizione anatomica basata sul testo-atlante di Nieuwenhuys *et al.* (1980). Il flusso d'informazione prodotto dall'attivazione delle aree corticali motorie, premotorie, prefrontali e frontali, si proietta topograficamente ad imbuto ai gangli basali, da questi ai nuclei talamici, che infine la rinviando a ventaglio verso le aree corticali di partenza. In ciascun emisfero i gangli basali comprendono: il complesso *striato*, formato dal *nucleo caudato* e dal *putamen*, che è il più grosso giacimento subcorticale; il *globo pallido*, direttamente innervato dallo striato; il *nucleo subtalamico*; la *sostanza nera*. L'intero sistema è formato da: 1) Il circuito striatale principale: *corteccia* → *striato* → *pallido* → *talamo* → *corteccia*, la cui attività è sostenuta e regolata a livello talamico da quella sorgente permanente di segnali attivatori che è la formazione reticolare ascendente del tronco encefalico. 2a) Il primo circuito striatale accessorio: *striato* → *pallido* → *talamo* → *striato*. 2b) Il secondo circuito striatale accessorio: *pallido* → *nucleo subtalamico* → *pallido*. 3d) Il terzo circuito striatale accessorio: *striato* → *nucleo della sostanza nera* → *striato*.
2. Il *sistema limbico* occupa la posizione centrale di ciascun emisfero. In esso l'informazione somatica interagisce con quella senso-motoria per attivare, attraverso l'ippocampo, la memoria cognitiva. L'ippocampo, infatti, è l'organo centrale del sistema limbico. Le aree corticali coinvolte in questo sistema sono principalmente quelle prefrontali, frontali anteromediali, inferotemporali. L'ippocampo recluta i segnali emessi da queste aree mediante fibre che convergono in un fascio, detto *cingolo*, che avvolge per sopra il corpo calloso come una cintura. Esso interagisce col *complesso amigaloideo* descritto nella sezione 3.2 attraverso il *circuito mesencefalico*: *ipotalamo* → *ippocampo* → *amigdala* → *ipotalamo*; con la corteccia attraverso il *circuito del cingolo*: *corteccia* → *ippocampo* → *corteccia*; col talamo attraverso il *circuito di Papez* (via breve del circuito del cingolo): *nucleo anteriore del talamo* → *ippocampo* → *corpo mammillare* → *nucleo anteriore del talamo*.

Ciascuno dei circuiti ora menzionati è potenzialmente in grado processare ricorsivamente flussi d'informazione parallela. Considerando le cose dette nella prima parte di questo articolo (paragrafo 2), si può ipotizzare che essi contribuiscano a generare i comportamenti di complessità indescrivibile che sono necessari per generare l'attività mentale. Tuttavia per alcuni di essi non è facile comprendere se abbiano questo ruolo o svolgano semplicemente funzioni di regolazione automatica. In ogni caso, la semplice conoscenza degli schemi di connessione nervosa non ci permette di comprendere come i circuiti della macchina cerebrale funzionino realmente per produrre l'attività mentale.

Considerando che il circuito extrapiramidale coinvolge massicciamente le aree della memoria sensoriale e motoria, chiudendosi ad anello attraverso i gangli basali e i nuclei talamici, non abbiamo nessuna difficoltà a riconoscere in questa struttura le caratteristiche del circuito del *come se* senso-motorio. Analizzando questa struttura si può anche riconoscere l'esistenza di una via breve formata dal circuito striatale accessorio.

È ora opportuno osservare che il circuito extrapiramidale è adiacente al complesso amigdaloidale, col quale interagisce a livello del sistema limbico. Anzi il sistema limbico si presenta come il centro strategico dell'interazione tra i flussi d'informazione somatica e di quella senso-motoria. Considerando che l'ippocampo è una struttura in difetto della quale viene meno il funzionamento della memoria a lungo termine, si comprende come la convergenza nell'ippocampo dei flussi d'informazione somatosensoriale, sensoriale, frontale ed emotiva abbia notevoli implicazioni circa i modi con cui le emozioni intervengono nella formazione dei ricordi.

Naturalmente le cose finora dette non sono nemmeno sufficienti a fornire uno schema approssimativo generale della struttura cerebrale. Manca infatti una descrizione anche solo sommaria dell'organizzazione corticale e in particolare delle aree prefrontali e frontali, che sappiamo svolgere un ruolo importante nella pianificazione volontaria del comportamento animale. Nulla s'è detto circa l'organizzazione delle facoltà di comunicazione e i sistemi sensoriali sono stati sommariamente descritti in modo indifferenziato. Sono stati inoltre completamente ignorati altri importantissimi sistemi funzionali, in particolare: *a)* il *cervelletto*, che interagendo col flusso dell'informazione motoria, esportata dalla corteccia dal fascio piramidale, governa in dettaglio l'organizzazione dell'apparato motorio ed esecutivo in generale; *b)* i *sistemi associativi e commissurali*, che stabiliscono le connessioni tra aree generalmente distanti della corteccia cerebrale; *c)* i *sistemi neurotrasmettitori*, che convogliano messaggeri chimici (dopamina, serotonina, adrenalina, ecc.) regolando estesamente l'attività di varie regioni cerebrali; *d)* i *sistemi reticolari ascendente e discendente*, che hanno le loro stazioni centrali nei nuclei del tronco encefalico e che svolgono un ruolo importantissimo nella regolazione degli stati di veglia e di sonno e nell'induzione delle diverse modalità d'eccitazione; *e)* il *sistema autonomo*, formato dal sistema simpatico e parasimpatico che agiscono in reciproco antagonismo per il controllo e la regolazione delle viscere; *f)* i sistemi *spino-reticolare, lemniscale, trigeminale*, che governano il traffico dei segnali spinali; *g)* vari altri. In questa sede non possiamo assolutamente permetterci di entrare nel dettaglio di questi sistemi.

### 3.5. Filogenesi della neocorteccia

Studi comparativi condotti su animali di classi e ordini diversi hanno dimostrato che la corteccia e l'ippocampo dei mammiferi si sono evoluti da una struttura primitiva tipica del cervello dei rettili: il *pallium* (Lynch, 1986; Freeman, 2001).

L'organizzazione nervosa del *pallium* è stata descritta da Gary Lynch come una matrice di neuroni cablati da due sistemi ortogonali di fibre nervose: uno decorrente dal bulbo olfattivo verso la parte caudale del cervello, l'altro decorrente trasversalmente sulla superficie dell'emisfero cerebrale: partendo dalla regione basolaterale, dove giungono i flussi d'informazione sensoriale, attraversando quella dorsale ed arrivando infine alla regione mediale, che si trova nella scissura che separa i due emisferi. In questo modo il flusso rostro-caudale dell'informazione olfattiva s'incrocia con quello trasversale proveniente dagli altri organi di senso, formando così una rete nervosa dotata di memoria associativa. La struttura di questa rete corrisponde abbastanza bene ad alcuni semplici modelli di reti nervose proposti da Kohonen *et al.* (1981).

L'insegnamento più interessante che si può trarre da questo stato di cose è che la memoria cognitiva nasce filogeneticamente dalla proiezione incrociata dell'informazione olfattiva sugli altri flussi d'informazione sensoriale. Nell'evoluzione dai rettili ai mammiferi

si formano prima l'area corticale olfattiva e quella limbica e, insieme a questa, l'ippocampo. Successivamente la corteccia dei mammiferi evolve per progressiva estensione di quella olfattiva, reclutando via via dai nuclei talamici, in corso di formazione, i flussi d'informazione provenienti dagli altri organi sensoriali. Insieme alla corteccia sensoriale evolvono anche le aree corticali del sistema limbico, adiacenti all'ippocampo, e l'ippocampo stesso, che perfeziona così la sua importante funzione associativa di dati sensoriali temporalmente dilazionati.

Lo sviluppo filogenetico del cervello dei mammiferi può essere così riassunto: con l'invenzione della corteccia olfattiva la natura adottò una nuova strategia organizzativa della memoria cognitiva. In seguito questa fu tanto efficiente e versatile da diventare la strategia organizzativa della memoria cognitiva per tutti gli altri generi d'informazione sensoriale.

A questo punto è naturale chiedersi cosa avesse il sistema olfattivo di tanto speciale per diventare il promotore filogenetico della memoria cognitiva. Cosa distingueva l'olfatto dagli altri sensi?

Possiamo rispondere partendo dalla constatazione che i messaggi olfattivi, a differenza degli altri messaggi sensoriali, non possiedono un'organizzazione topografica naturale. L'organizzazione topografica dell'informazione visiva e di quella tattile deriva dalla struttura topologica del mondo fisico, quella dell'informazione acustica è determinata dal fatto che l'organizzazione temporale dei suoni è mappata spazialmente (tonotopicamente) mediante l'analisi spettrale delle frequenze acustiche effettuata dall'apparato uditivo.

Il fatto che gli stimoli sensoriali di un certo tipo possiedano un'organizzazione topologica intrinseca significa semplicemente che i dati sensoriali sono legati da relazioni di natura fisica. Pertanto essi sono affetti da forme di ridondanza che possono essere eliminate mediante operazioni di filtraggio più o meno complesse. Al fine della discriminazione dei messaggi sensoriali e della loro memorizzazione, queste operazioni di filtraggio sono utili e spesso indispensabili.

Il sistema visivo, ad esempio, comunica bilateralmente in modo topografico con le aree corticali attraverso due nuclei talamici, noti come *corpi genicolati*. Inoltre, per funzionare ha bisogno di interagire in modo complesso con altri nuclei talamici e corrispondenti aree corticali e altre formazioni neuronali. Ciò dipende dal fatto che i dati utili dell'informazione visiva devono essere resi indipendenti dai movimenti dei globi oculari, della testa e del corpo. L'informazione uditiva, dopo essere stata analizzata e decomposta dalla coclea in un sistema di segnali topograficamente organizzati, giunge alla corteccia attraverso quattro stadi tonotopicamente organizzati.

Ora, diversamente da ciò che accade per gli altri messaggi sensoriali, la ridondanza dei messaggi odorosi non è di natura topologica. I dati raccolti dai recettori nasali sono a priori scarsamente correlati e la "forma" di un messaggio odoroso dipende soltanto dalla diverse quantità di odoranti primari. Per questa ragione, l'interfaccia col mondo esterno al soma dell'apparato olfattivo è molto più semplice delle altre interfacce sensoriali. Corrispondentemente, i procedimenti che si richiedono per la loro discriminazione e memorizzazione sono diversi da quelli utilizzabili per gli altri insiemi di dati. Infatti l'olfatto è l'unico apparato sensoriale che trasmette direttamente segnali dai recettori primari ad un'area del cervello, detta *bulbo olfattivo*, senza necessitare di uno stadio preparatorio intermedio topograficamente organizzato.

Il bulbo olfattivo ha una struttura molto semplice: esso riceve direttamente dai recettori delle cavità nasali un insieme sparpagliato di dati riguardanti la presenza di certi dettagli molecolari delle sostanze odorifere. Si calcola che la varietà dei siti molecolari riconoscibili dai recettori sia poco più di un migliaio (sebbene si contino milioni di recettori). Nonostante la scarsa o nulla correlazione spaziale, un piccolo insieme di dati di questo tipo bastano per suscitare in una frazione di secondo il ricordo preciso di un odore, selezionandolo da una varietà virtualmente infinita di altri possibili odori.

È come se il sistema olfattivo fosse capace di riconoscere immediatamente la figura di un puzzle da un campionario disordinato di tasselli. Si tratta in realtà di un puzzle di tipo diverso da quelli che si possono comprare nelle cartolerie, poiché nel caso dei recettori olfattivi sono ammessi anche tasselli di connessione, cioè tasselli che contengono elementi d'informazione a cavallo tra tasselli adiacenti. Possiamo chiamare una simile collezione di elementi sparpagliati *puzzle a tasselli sovrapposti*.

Anche il riconoscimento di un'immagine visiva o di un suono complesso sembra avvenire per integrazione degli elementi che li compongono, dopo che questi elementi sono stati opportunamente filtrati, selezionati e preparati da alcune aree corticali. Infatti, le ricerche di Hubel e Wiesel (Hubel, 1989) hanno dimostrato che il ruolo delle aree corticali visive è principalmente quello trasformare un'immagine visiva in una costellazione d'elementi costitutivi che assomigliano effettivamente ai frammenti sparpagliati di un puzzle. Del resto, se il processo d'integrazione e sintesi di un ricordo a partire da elementi sparpagliati d'informazione può avvenire per gli odori non si vede perché non possa avvenire anche per tutti gli altri generi d'informazione sensoriale.

*Avanziamo qui l'ipotesi che l'evoluzione della neocorteccia sia avvenuta proprio attraverso la progressiva creazione di stadi d'elaborazione dell'informazione nervosa capaci di codificare i dati sensoriali come frammenti di un puzzle a tasselli sovrapposti.*

Se è possibile immaginare che la strategia organizzativa della memoria cognitiva implementata dalla corteccia cerebrale stia proprio nella sua straordinaria capacità di ricostruire i puzzle sensoriali, rimane tuttavia da capire come diavolo il cervello riesca ad effettuare queste ricostruzioni in tempi brevissimi. È chiaro allora che studio del sistema olfattivo riveste un'importanza fondamentale per la comprensione dei meccanismi d'integrazione della memoria cognitiva.

### **3.6. Vari tipi di memoria**

Ricerche condotte da Karl Lashley per vari decenni nella prima metà del '900 (Lashley, 1950; Somenzi, 1969) contribuirono a diffondere la convinzione che non esistono nel cervello centri specifici della memoria, ma che la memoria si trova sparpagliata o diffusa in modo misterioso sull'intera corteccia. Lashley giunse a questa conclusione dopo avere osservato che incidendo in tutti i modi possibili, anche a scacchiera fitta, le aree corticali di topi e scimmie, e persino asportando frammenti consistenti di corteccia dalle regioni più disparate, non si notavano importanti deficit di memoria. Inutile dire che le sue tesi contrastano coi modelli di memoria associativa di tipo connessionista.

In realtà le interpretazioni che furono date per molti anni ai risultati di Lashley erano viziate da due malintesi. Da un lato si trascurava il fatto che le connessioni tra i neuroni di una stessa area corticale sono spesso meno estese di quello che i fautori del paradigma connessionista vorrebbero. I neuroni corticali sono per lo più organizzati in piccole popolazioni (colonne) e la connettività è garantita più da proiezioni a ventaglio tra aree diverse che da connessioni lunghe interne ad una stessa area. Dall'altro si sottovalutava il fatto che la memoria comprende in realtà una complessa molteplicità di fenomeni che passano sotto questo nome.

La psicologia sperimentale, la neurologia e la neurofisiologia dei nostri giorni concordano nel riconoscere una considerevole varietà di "memorie": memoria a breve e a lungo termine, memoria semantica, memoria episodica (Cornoldi, 1978), memoria spaziotemporale ecc. Particolarmente importante è la distinzione tra memoria dichiarativa (visiva, uditiva, tattile ecc), memoria procedurale e memoria di lavoro.

La distinzione tra memoria dichiarativa e memoria procedurale è un'acquisizione piuttosto recente (Morris *et al.*, 1988). Il ricordo di un fatto, di un volto, di un nome ecc., sono caratteristici del primo tipo di memoria, mentre il saper guidare l'automobile, il reagire in un certo modo in presenza di una certa persona, il saper organizzare un certo discorso ecc., sono

tutte manifestazioni della memoria del secondo tipo. Non si tratta di una semplice distinzione formale, poiché le lesioni del circuito di Papez negli umani e nei mammiferi in genere, distrugge la possibilità che si formino nuovi ricordi nella memoria dichiarativa, ma non compromette affatto la capacità di acquisire nuove abilità procedurali. In effetti, tutte le forme di apprendimento che abbiamo considerato nei precedenti paragrafi hanno un carattere cognitivo e riguardano la memoria dichiarativa. Ma ve ne sono altre che non possono rientrare nei modelli da noi trattati (ad esempio l'apprendimento per prove ed errori, che coinvolge inequivocabilmente la memoria procedurale); e altre ancora, come l'apprendimento emulativo, che presumibilmente richiede la coordinazione della memoria dichiarativa con quella procedurale.

Altrettanto recente è la scoperta della *memoria di lavoro*. Si tratta di un sistema molto versatile di memorizzazione temporanea che, secondo le indagini di Miller (1956) e di Baddeley e Hitch (1974), ha la capacità massima di sette ricordi specifici. I neurologi concordano nel ritenere che la memoria di lavoro sia distribuita nelle aree del cervello anteriore, quelle stesse che proiettano nell'amigdala e nel sistema limbico (LeDoux, 2003).

Alcuni autori (Kosslyn e König, 1992) ritengono che la memoria di lavoro svolga un ruolo importante nella generazione della coscienza. Un supporto indiretto a questa ipotesi proviene da alcune interessanti esperimenti, condotti negli anni '50 da vari autori che si erano proposti di misurare la massima quantità d'informazione decisionale che un operatore umano è in grado di elaborare nell'unità di tempo. Gli esperimenti consistevano nell'allenare dei soggetti a scegliere una particolare risposta verbale o motoria, di un insieme di possibili risposte, in corrispondenza a stimoli sensoriali che si presentavano imprevedibilmente con frequenze statistiche ben determinate. Dalla conoscenza delle probabilità d'occorrenza degli stimoli era quindi possibile calcolare un'entropia d'attesa, in unità di misura *bit*, mediante la formula di Shannon. L'esperimento consisteva nel determinare la relazione tra tempi di risposta ed entropie d'attesa per cicli di esperimenti condotti con varie modalità e frequenze di presentazione. I risultati ottenuti con procedure diverse da Hick (1952) e da Hyman (1953) apparvero subito tanto inequivocabili quanto sorprendenti. Per ogni determinato soggetto, si otteneva sul diagramma *tempo-entropia d'attesa* un insieme di punti allineati con notevole precisione lungo una retta di pendenza ben determinata. Inoltre, la pendenza variava poco da soggetto a soggetto, mantenendosi normalmente entro un intervallo compreso tra i 5 e gli 8 bit al secondo. In conclusione, *la quantità d'informazione decisionale elaborata da un determinato soggetto nell'unità di tempo appariva indipendente sia dal tipo d'informazione sia dalle modalità di processamento*.

Gli esperimenti di Welford (1959) dimostrarono che, se il soggetto è allenato a rispondere a consegne multiple, il tempo di risposta si ripartisce con somma invariata tra le diverse risposte, come se l'informazione decisionale percorresse un singolo canale di trasmissione di capacità limitata.

Ulteriori esperimenti fatti da Leonard (1961) misero in evidenza un altro fatto altrettanto sorprendente. Durante la fase d'allenamento, la capacità del canale aumenta fino a raggiungere il suo valore di regime, pari ad alcuni bit per secondo, com'è spiegato sopra, mentre il soggetto mantiene la consapevolezza delle sue risposte. Ma se l'allenamento è continuato per un tempo più lungo, il soggetto entra in una fase nuova: le risposte si automatizzano e il soggetto impara a reagire agli stimoli inconsapevolmente. Corrispondentemente i tempi di risposta diminuiscono apprezzabilmente.

Sulla base di questi fatti sperimentali e delle cose dette nella prima parte dell'articolo, sembra potersi trarre la seguente conclusione: l'elaborazione dell'informazione decisionale coinvolge in qualche modo la memoria di lavoro, inoltre la capacità del canale singolo ipotizzato da Welford fornisce una misura in bit al secondo della capacità di discriminazione e decisione del processo autoriflessivo della coscienza.

### 3.7. Aspetti generali dell'attività elettrica del cervello

La maggior parte degli autori che hanno formulato modelli volti a spiegare i meccanismi generatori delle oscillazioni di potenziale elettrico che si rilevano sulla corteccia cerebrale mediante elettrodi di varia dimensione, che chiameremo semplicemente ma talvolta impropriamente attività EEG, assumono che queste oscillazioni siano governate da leggi non lineari. Alcuni autori sono inoltre convinti che la non linearità dell'attività oscillatoria sottostante al fenomeno degli EEG possieda particolari virtù algoritmiche, alle quali si dovrebbe la straordinaria efficienza operativa del cervello. Le ragioni di tale efficacia operativa dovrebbero ricercarsi in certi fenomeni di natura matematica, le cui magiche proprietà algoritmiche dovrebbero essere presumibilmente chiarite in un capitolo non ancora scritto della teoria del caos dinamico.

In ambito matematico il termine *caos dinamico* è usato per caratterizzare i comportamenti di sistemi non lineari deterministici a molte dimensioni. Attrattori puntiformi, cicli limite, attrattori strani, paesaggi d'attrattori ecc. scaturiscono dalla teoria come paradigmi matematici apparentemente ricchi di potenza esplicativa, che sembrano forgiati apposta per descrivere e interpretare la complessità della dinamica cerebrale. Quest'interessante visione trova corrispondenza nel fatto che le attività oscillatorie del cervello manifestano caratteristiche simili a quelle delle variabili di stato descritte nei trattati sul caos dinamico. In particolare, le relazioni tra segnali EEG prelevate da punti diversi della corteccia sono compatibili con l'esistenza di cicli limite, attrattori strani, quasiperiodicità, fenomeni critici ecc. Si può inoltre immaginare che la non linearità conferisca ai sistemi dinamici una stabilità intrinseca. Ciò è particolarmente importante, alla luce del fatto che nessun apparato naturale o artificiale può funzionare bene se i suoi meccanismi non possiedono una robusta stabilità strutturale, o se non sono efficacemente governati e sorvegliati da raffinati dispositivi di controllo automatico.

Tuttavia, se si eccettua l'attività elettrica che si manifesta durante gli attacchi epilettici, gli spettri di Fourier dei segnali EEG i cui spettri presentano picchi pronunciati a certe frequenze non rivelano picchi d'ampiezza apprezzabile in corrispondenza alle armoniche di queste frequenze. Ciò ammette una sola conclusione: *le oscillazioni manifestate dalle reti neurali del cervello, se non sono esattamente lineari, lo sono quasi*. Questo fatto è in netto contrasto con l'accentuato grado di non linearità dei modelli ispirati alla teoria del caos dinamico.

Da un punto di vista ingegneristico, la quasi linearità degli spettri EEG torna bene con l'ipotesi che l'attività oscillatoria del cervello non sia un epifenomeno dell'attività di sparo dei neuroni ma abbia un ruolo primario autonomo nell'elaborazione dell'informazione nervosa. Infatti, dal punto di vista della teoria della comunicazione, la proprietà più importante delle oscillazioni lineari è il principio di sovrapposizione: *due oscillazioni di frequenza diversa possono sovrapporsi nel mezzo di supporto senza alterarsi a vicenda*.

Come è ben noto, questa è una proprietà essenziale per la comunicazione acustica, ottica, elettrica ecc. Ogni forma di non linearità accentuata tende a distruggere l'informazione di fase e d'ampiezza dei segnali, e a generare termini di frequenza addizionali, che non contengono più informazione delle componenti di segnale che oscillano alle frequenze primarie, e che pertanto sono inutili e privi di significato. Chiaramente, se le frequenze e le fasi delle oscillazioni di una rete nervosa possiedono un contenuto d'informazione, allora la presenza in una stessa rete nervosa di attività oscillatorie generate da cause indipendenti non deve determinare significative perdite d'informazione. Un piccolo e controllato grado di non linearità è invece ammissibile, poiché gli oscillatori lineari perfetti non sono dinamicamente stabili.

Indipendentemente da queste considerazioni, l'idea che il caos dinamico fornisca la chiave interpretativa dell'intelligenza animale contrasta con quanto si sa circa la relazione tra struttura e funzione dei sistemi naturali e artificiali. L'efficienza e l'affidabilità di tutti i

dispositivi d'elaborazione dell'informazione dipende in modo essenziale dalla separazione e il buon ordinamento spaziale e temporale delle funzioni accessorie. Si può ammettere che il cattivo funzionamento di una parte del processo perturbi un poco il processo globale, ma non si può tollerare che lo distrugga. Perciò non ha molto senso proporre un sistema dinamico non lineare come modello d'elaborazione dell'informazione nervosa senza spiegare come si possa implementare la sua stabilità strutturale e funzionale.

Si può infine osservare che nemmeno il carattere deterministico del caos dinamico trova adeguata giustificazione, giacché è fin troppo ovvio che l'attività nervosa è costantemente esposta all'azione di segnali casuali o comunque imprevedibili.

### **3.8. I meccanismi generatori delle oscillazioni**

Circa i meccanismi che generano le oscillazioni di potenziale delle reti nervose, è largamente accettata la tesi che questi fenomeni siano causati dalla retroazione ritardata dei neuroni inibitori (neuroni satellitari o interneuroni) sui neuroni eccitatori (neuroni piramidali) che si trovano negli strati della corteccia cerebrale. È dimostrato che una piccola popolazione di neuroni eccitatori e inibitori (vedi paragrafo 2.4) forma un'unità oscillatoria le cui oscillazioni possono estinguersi in tempi più o meno brevi, come quelle di un ago di bilancia, oppure durare per un tempo indefinito. Questi diversi comportamenti dipendono in generale da azioni di controllo esercitate da segnali esterni all'unità oscillatoria. Ad esempio il livello d'attivazione delle unità oscillatorie del bulbo olfattivo è regolato da segnali nervosi centrali. Le unità oscillatorie stimolate dai recettori olfattivi cominciano ad oscillare durante l'atto inspiratorio e smettono di oscillare durante l'espiazione (Freeman, 2000a, b).

Se le unità oscillatorie non interagiscono apprezzabilmente tra loro, le frequenze delle loro oscillazioni sono indipendenti e, sebbene i neuroni nel loro complesso diano luogo ad una diffusa attività di sparo, la media dei potenziali di membrana dei neuroni eccitatori o inibitori si mantiene praticamente costante. Per questa ragione, le oscillazioni di tali unità non producono comportamenti oscillatori macroscopicamente osservabili ma una sorta di segnale di rumore. Se invece gli oscillatori interagiscono tra loro, le oscillazioni possono sincronizzarsi e manifestarsi macroscopicamente come oscillazioni del potenziale elettrico medio della rete neuronale.

Va chiarito che questo potenziale medio della rete neuronale riflette non tanto la sommatoria delle scariche neuronali ma le oscillazioni dei potenziali di membrana delle cellule nervose. Le scariche di un singolo neurone corticale, infatti, sono eventi sporadici che dipendono probabilisticamente dai potenziali di membrana. Per rivelare queste scariche bisogna inserire un elettrodo molto sottile a stretto contatto con la membrana somatica o assonica del neurone. Quando si rileva l'attività elettrica con elettrodi di calibro superiore alle dimensioni cellulari, si osservano in pratica solo i campi elettrici dovuti alle variazioni dei potenziali di membrana dei dendriti neuronali, dato che queste parti delle cellule nervose contengono quasi tutta la membrana neuronale. Poiché il potenziale di membrana dei dendriti non risente in modo apprezzabile della scarica neuronale, ma dipende dai numerosissimi stimoli che il dendrita raccoglie dai bottoni sinaptici in tempi dell'ordine del millisecondo, le variazioni temporali di questi potenziali presentano un andamento smussato. La relazione tra i potenziali di membrana e la frequenza delle scariche neuronali tende invece ad assumere un carattere deterministico solo quando si prendono in considerazione le scariche di un'intera popolazione neuronale.

Le ricerche di Walter Freeman suggeriscono che nel bulbo olfattivo si formino diversi sistemi sparpagliati di unità oscillatorie capaci di oscillare in modo sincronizzato durante le fasi inspiratorie, in corrispondenza di stimoli odorosi emotivamente significativi per l'animale. In questo modo un piccolo campionario di stimoli odoriferi è in grado di produrre una risposta oscillatoria sincronizzata da parte di un sistema sparpagliato completo d'unità oscillatorie. Le ricerche di quest'autore hanno dimostrato che l'intero bulbo olfattivo è una

sovrapposizione di sistemi di tale genere. Tuttavia queste indagini non hanno ancora chiarito in dettaglio come avvengano queste interazioni, né come questi sistemi interagiscano tra loro in modo da impartire elevate capacità selettive al sistema. È infatti possibile che la comunicazione tra neuroni non avvenga solo attraverso le trasmissioni sinaptiche ma anche mediante segnali di altra natura.

Questa seconda possibilità è stata ventilata nel secolo passato da vari autori. In particolare Hebb (1949) ha suggerito che i processi nervosi si avvalgano di un sistema di comunicazione a “doppia traccia”: una sinaptica e l’altra elettrica. Per avvalorare questa ipotesi bisognerebbe dimostrare che esiste una comunicazione tra neuroni che non è causata dalle scariche neuronali; che esiste un’attività non interpretabile come epifenomeno dei potenziali d’azione neuronale ma tuttavia capace di modificare i potenziali di membrana dei neuroni. Ricerche recenti hanno contribuito ad avvalorare questa ipotesi.

Da più di mezzo secolo è stato ipotizzato che il tessuto di supporto dei neuroni (la glia) non sia formato da cellule inattive ma contribuisca in modo importante al processo di elaborazione dell’informazione nervosa. La glia è formata da cellule riccamente ramificate (astrociti) che comunicano tra loro attraverso numerosi e ampi canali transmembranici chiamati *gap-junctions*. Il fluido intracellulare degli astrociti forma un continuo elettricamente comunicante. Per questa ragione si dice che le cellule gliali formano un sincizio. È stato dimostrato che la glia è sede di propagazione di onde lente di calcio, che costituiscono certamente una forma di segnale, e che essa interagisce velocemente in entrambi i sensi con le sinapsi neuronali. Si conclude che la glia ha un ruolo importante nella comunicazione nervosa (Hydon, 2001), anche se non si è ancora capito bene quale. È inoltre rilevante il fatto che il rapporto tra il numero di astrociti e quello dei neuroni sembra in proporzione diretta col grado di evoluzione del cervello (nel topo è circa 1, ma nel cervello umano è circa 10).

La struttura sinciziale non è una prerogativa delle sole cellule gliali. La scoperta che in diverse aree della corteccia cerebrale anche gli interneuroni comunicano tra loro attraverso *gap-junctions* (Velasquez e Carlen, 2000) e l’evidenza di attività oscillatorie dei potenziali di membrana neuronale anche in assenza di potenziali d’azione (Wu *et al.*, 2001) ha messo in discussione la tesi della natura puramente sinaptica dell’interazione neuronale.

### 3.9. L’informazione olfattiva nei roditori

Le ricerche più importanti sulle funzioni cognitive del sistema olfattivo sono state effettuate da Freeman e collaboratori. Gli esperimenti più significativi (Freeman e Viana di Prisco, 1986; Freeman, 2000a, b) riguardano le oscillazioni di potenziale elettrico nel sistema olfattivo dei roditori (principalmente conigli e ratti).

Mediante piccole matrici di elettrodi (8x8) poste stabilmente a contatto con alcune aree di tale sistema (l’asse anatomico-funzionale formato dalla sequenza *bulbo* → *nucleo olfattivo* e *corteccia olfattiva (in parallelo)* → *corteccia entorinale*). Freeman e collaboratori sono riusciti a rivelare in modo dettagliato come queste strutture nervose reagiscano agli stimoli odorosi. Sottoponendo gli animali all’azione attivante di sostanze odorose in varie condizioni sperimentali essi hanno visto emergere, da un’attività di fondo con le caratteristiche spettrali di una segnale di rumore, ampi pattern oscillatori caratterizzati da specifiche proprietà spaziotemporali e dipendenti in modi specifici dalle condizioni sperimentali.

I pattern oscillatori dimostravano una certa consistenza, riconoscibile nel fatto che certi odori, ai quali l’animale era esposto, suscitavano nel bulbo olfattivo, nel nucleo olfattivo e nella corteccia olfattiva pattern d’ampiezza di forma identificabile, che andavano soggetti a cambiamenti lenti ma progressivi nel corso dei giorni o delle settimane. Le caratteristiche salienti di questi pattern potevano riassumersi nelle seguenti regole: 1) gli episodi oscillatori dei potenziali locali, che coprono uno spettro di frequenze compreso tra pochi herz a un centinaio di herz, si innescano e si estinguono nel corso delle fasi d’inalazione sincrone con il ritmo respiratorio dell’animale; 2) tutti i punti del bulbo olfattivo o della corteccia olfattiva

oscillano in modo generalmente aperiodico ma sincronico, senza rilevanti differenze di fase tra punti diversi; 3) la forma dell'oscillazione varia imprevedibilmente da episodio a episodio; 4) sia sul bulbo sia sulla corteccia olfattiva, le ampiezze locali delle oscillazioni formano un paesaggio con cime e vallate la cui forma rimane invariata attraverso tutti gli episodi oscillatori, nonostante la marcata diversità dei profili temporali delle oscillazioni.

Quando un particolare odore era associato a una reazione emotiva dell'animale (mediante un evento rinforzante, come un premio o una punizione) *il pattern oscillatorio suscitato dall'odore subiva un cambiamento di forma, come se il fattore di rinforzo interferisse in misura apprezzabile nel modo di funzionamento delle aree olfattive*. Ulteriori verifiche assicurano che, in assenza di nuove sessioni d'addestramento, la configurazione spaziale del pattern risultava invariata e poteva essere riconosciuta come una specie di firma di quell'odore.

A prima vista, il paesaggio d'ampiezza del pattern poteva interpretarsi come una "rappresentazione", a livello delle strutture nervose, della sostanza odorosa e si poteva ipotizzare che ne costituisse in qualche modo il "significato". Quest'interpretazione era però smentita da una più attenta analisi. In assenza di fattori di rinforzo, l'animale si abituava all'odore e ne diveniva insensibile. In tali condizioni, il pattern associato all'odore doveva ritenersi privo di significato. Questo possiamo capirlo bene perché noi stessi, animali umani, in generale percepiamo l'ambiente abituale come inodore.

In contrasto con questo stato di cose, quando la presenza del fattore di rinforzo rendeva la risposta nervosa allo stimolo carica di significato, il pattern non prendeva una forma dipendente tanto, o soltanto, dal tipo di sostanza odorante ma anche dal tipo di fattore di rinforzo contestuale. Per esempio, invertendo il premio con la punizione, il pattern suscitato dalla stessa sostanza odorosa cambiava completamente forma. Insomma, *l'azione di rinforzo, determinando la memorizzazione di un pattern, ne stabiliva anche la forma*.

Freeman dedusse da ciò che i pattern d'ampiezza memorizzati dal sistema olfattivo non codificano affatto "rappresentazioni" di odori - se così fosse essi risulterebbero uguali a quelli che si formano in assenza di azioni di rinforzo - ma codificano piuttosto i *significati emotivi* di quegli odori.

Ancora più sorprendente è la successiva scoperta di Freeman: in corrispondenza ad ogni processo di memorizzazione non cambia solo il pattern usualmente eccitato dall'odore in assenza del rinforzo, ma anche, in misura apprezzabile, tutti gli altri pattern caratteristici degli odori memorizzati in precedenza.

Ora, poiché ci sono buone ragioni per ritenere che i meccanismi neurodinamici operanti negli altri sistemi sensoriali (visivo, uditivo, tattile, somatico) siano simili a quelli che agiscono nel sistema olfattivo, sia pure con differenze anche notevoli di complessità e modalità di funzionamento, si arriva alla seguente conclusione: *l'attivazione di uno stato emotivo non solo interviene nella struttura dei dati memorizzati, caricando di significati propri i modi di risposta delle aree sensoriali, ma produce anche la ristrutturazione dell'intero assetto della memoria, riorganizzando l'intero sistema dei significati!*

Nei lavori più recenti Freeman e collaboratori (Kay *et al.*, 1996; Kay e Freeman, 1998) hanno scoperto nuovi fenomeni che contribuiscono a chiarire certi dettagli della fenomenologia su descritta. Il processo d'acquisizione dell'informazione olfattiva avviene attraverso tre fasi - *preafferenza, afferenza e postafferenza (o riafferenza)* - che si ripetono in continuazione sotto il controllo di ritmi di bassa frequenza imposti o riverberanti dal sistema limbico (banda *beta*, 12-35 cicli al secondo). Durante questo processo i segnali nervosi possono propagarsi in entrambi i sensi lungo la sequenza *bulbo → corteccia olfattiva → sistema limbico*.

Durante la fase di *preafferenza*, quella che precede l'arrivo del segnale odoroso, il sistema limbico invia una breve corrente di segnali direttamente al bulbo olfattivo. Questa va a disinibire selettivamente il complesso di neuroni bulbari che sono pronti a ricevere gli

stimoli direttamente dai recettori nasali. Si può dire che la preafferenza apra una finestra attenzionale nell'area sensoriale primaria, predisponendola a raccogliere stimoli potenzialmente "interessanti".

Poiché, per un altro verso, il sistema limbico interagisce con le regioni del cervello che sono coinvolte nella generazione delle reazioni emotive, si può anche dire che l'apertura delle finestre attenzionali è diretta da segnali interni che dipendono dall'attitudine comportamentale o dall'intenzionalità dell'animale indotte da desideri, bisogni, aspettative, motivazioni, timori ecc.

Il segnale di preafferenza agisce abbassando la soglia di scarica di numerosi neuroni sparsi in tutto il bulbo olfattivo, variamente accoppiati da connessioni sinaptiche eccitatorie e forniti di neuroni satellitari che rinviando retroazioni inibitorie ritardate ai primi. S'innescano in questo modo uno stato d'eccitazione di alcuni neuroni che si trasmette rapidamente agli altri neuroni bulbari, a quelli del nucleo olfattivo e della corteccia olfattiva, in misure dipendenti dagli effetti disinibitori della preafferenza. La combinazione di eccitazioni e inibizioni si estende attraverso il bulbo inducendo nell'intera struttura un regime oscillatorio aperiodico nella banda di frequenze *gamma* (35-160 cicli al secondo). Questa attività oscillatoria, che probabilmente è sostenuta dal nucleo olfattivo, si proietta sincronicamente su tutti i punti del bulbo e induce un comportamento oscillatorio anche nella corteccia olfattiva. Durante questa fase preparatoria bulbo, nucleo e corteccia mantengono un'accentuata coerenza oscillatoria mentre non si registra un apprezzabile coinvolgimento del sistema limbico.

La dinamica di questo processo esula dagli schemi comportamentali tipici delle reti neurali descritti nella seconda parte e sembra invece inscrivere in quelli descritti dalla teoria del caos dinamico.

La fase successiva, detta d'*afferenza*, avvia il processo di riconoscimento dell'odore o, nel caso si tratti di un odore nuovo, la sua memorizzazione. Essa inizia quando la raffica degli stimoli provenienti dai recettori olfattivi destabilizza il regime dinamico del sistema bulbo-corteccia interrompendo bruscamente la loro coerenza oscillatoria. Successivamente, i regimi oscillatori delle due aree evolvono in modi diversi, secondo il processo cognitivo in atto nell'animale.

Nel caso sia in atto il riconoscimento di un odore già memorizzato, si nota una diminuzione del disordine oscillatorio del bulbo olfattivo e l'emergere di modi oscillatori simili a quelli che la teoria del caos dinamico riconosce come caratteristici degli attrattori di tipo ciclo-limite. Nel caso si tratti di un odore nuovo, l'apparizione dei modi oscillatori di tipo attrattore risulta ritardata. Questo comportamento è concomitante alla formazione, nel bulbo e nella corteccia, dei paesaggi d'ampiezza invariante descritti nel punto 4).

Freeman e collaboratori hanno accertato che il processo di memorizzazione avviene mediante microprocessi di rinforzo o indebolimento delle connessioni sinaptiche, secondo il ben noto principio della *memoria associativa a completamento di contenuto* ipotizzato da Hebb (1949; ed. it. 1975) e modellizzato da Hopfield (1982). L'individuazione dei precisi meccanismi molecolari che determinano i processi di rinforzo o indebolimento delle connessioni sinaptiche, noti col nome di potenziamento a lungo termine (*long-term potentiation*; Bliss e Løvmø, 1973; Grant *et al.*, 1992) e depotenziamento a lungo termine (*long-term depression*; Artola *et al.*, 1990; Artola e Singer, 1993), è una delle maggiori conquiste della ricerca neurofisiologica degli ultimi tre decenni.

Il principio di formazione della memoria associativa, ma più in generale di organizzazione della rete nervosa, consiste nel rafforzamento, o nella nuova formazione, di connessioni tra neuroni che si trovano ripetutamente eccitati durante gli stessi intervalli di tempo, e nell'indebolimento, o nella perdita, delle connessioni tra neuroni, che raramente o mai risultano eccitati contemporaneamente. Questo processo di riorganizzazione plastica della rete nervosa determina la formazione di *raggruppamenti (assemblies)* di neuroni

reciprocamente collegati da connessioni eccitatorie, favorendo nello stesso tempo la formazione di connessioni reciprocamente inibitorie tra raggruppamenti diversi.

In questo modo, quando una frazione di neuroni di un raggruppamento è stimolata simultaneamente, lo stato eccitatorio si estende rapidamente a tutto il raggruppamento. Retroazioni inibitorie ritardate intervengono a spegnere questi stati d'eccitazione collettiva o, in certe condizioni, a promuovere un loro andamento oscillatorio. Nel caso del bulbo olfattivo il processo di memorizzazione è basato sulla formazione di raggruppamenti formati da neuroni che sono simultaneamente stimolati da segnali provenienti dai recettori olfattivi e dalle altre zone del sistema nervoso. In definitiva, il pattern d'ampiezza caratteristico di un odore rappresenta l'attività elettrica di uno o più raggruppamenti associativi di neuroni sparpagliati nel bulbo.

E' opportuno ricordare che un determinato recettore olfattivo si limita a rivelare la presenza di un piccolo dettaglio della molecola odorosa e che, pertanto, un insieme di molecole uguali ha l'effetto di attivare un certo sottoinsieme di recettori di vario tipo. Si può allora capire perché l'arrivo di una frazione, anche piccola, di stimoli olfattivi, reclutando la risposta di un intero raggruppamento neuronale, determina il completamento associativo del pattern caratteristico dell'odore.

Nella terza fase, detta di *post-afferenza* o *riafferenza*, il bulbo e la corteccia si scambiano reciprocamente il ruolo. Ora le oscillazioni della corteccia pilotano quelle del bulbo, mentre il dialogo tra la corteccia e il sistema limbico continua. Freeman non ha precisato quale sia il ruolo funzionale di questa terza fase, ma è probabile che sia quello di consolidare e riorganizzare l'esperienza acquisita dal sistema olfattivo.

### **3.10. I meccanismi del *binding***

Rivolgendo ora l'attenzione al sistema visivo dei mammiferi illustreremo alcune caratteristiche di funzionamento che sembrano valere per tutte le altre funzioni cerebrali. I risultati più importanti ottenuti in questo campo si devono principalmente ai ricercatori del *Max Planck-Institut für Hirnforschung* di Francoforte. Il problema principale che era stato posto in questo ambiente di ricerca era di spiegare come avvengano i processi d'integrazione dell'informazione sensoriale, vale a dire come si formino quelle entità della percezione che gli psicologi tedeschi di fine '800 chiamavano *Gestalt*.

Nel caso della percezione visiva queste strane entità riuniscono in sé una forma dotata di contorno distinta da uno sfondo, un effetto chiaroscurale, una colorazione, un atto di moto, persino un significato simbolico e una tonalità affettiva ecc. L'integrazione di tutte queste componenti d'informazione avviene a dispetto del fatto che nella maggior parte delle aree visive i neuroni processano elementi d'informazione che provengono da porzioni limitate del campo visivo e rispondano ad un numero limitato di dettagli.

Si sa che i neuroni che rispondono alle diverse componenti dell'informazione visiva si compartimentano in aree specializzate in modo che il flusso sensoriale originario si presenta infine smistato a cascata attraverso diverse aree della corteccia visiva. Non c'è tuttavia alcuna evidenza che i flussi d'informazione provenienti da queste aree convergano verso regioni bersaglio, dove si troverebbero, come si pensava un tempo, neuroni specializzati per l'unificazione della percezione. Da questo stato di cose nasce il cosiddetto problema del *binding* (legame).

La teoria hebbiana dei raggruppamenti neuronali (*neuronal assemblies*), che negli anni '80 ha informato il paradigma connessionista, non risolve il problema. Come è stato chiarito da Hubel e Wiesel (Hubel, 1989), le connessioni tra i neuroni di una stessa area visiva sono piuttosto corte, da alcune decine ad alcune centinaia di micron, e i raggruppamenti neuronali che rispondono preferenzialmente a vari tipi di stimoli non sono separati ma formano un continuo di campi recettivi locali parzialmente sovrapposti. Nell'area visiva primaria i campi recettivi locali che rispondono a stimoli simili sono sparpagliati a caso sull'intera area come

piccole isole a contorni sfumati. La sovrapposizione dei sistemi di isole recettive sensibili ai diversi dettagli locali di un'immagine visiva costituiscono un insieme di sensori sufficiente a codificare in modo completo tutte le possibili immagini visive. Grazie a questa disposizione i movimenti saccadici dei globi oculari si riflettono a livello corticale in una sorta di scansione casuale del campo visivo. In questo modo, un determinato particolare dell'immagine retinica si traduce a livello corticale nell'eccitazione di una costellazione di campi recettivi locali. Poiché i movimenti saccadici sono molto veloci, questa eccitazione è praticamente simultanea. Si noti che la corteccia visiva risponde solo a segnali luminosi in movimento.

Le ricerche condotte dai tedeschi sui meccanismi d'integrazione dell'informazione nelle aree visive primarie hanno evidenziato il fenomeno della *sincronizzazione dipendente dallo stimolo* (Malsburg, 1986; Eckhorn *et al.*, 1988; Engel *et al.*, 1992). Gli esperimenti furono effettuati esponendo il campo visivo di un gatto anestetizzato a due segmenti luminosi diversamente orientati che si muovevano perpendicolarmente alle loro direzioni. Il movimento dei segmenti è necessario perché gli occhi del gatto anestetizzato sono immobili. Dalle ricerche di Hubel e Wiesel si sapeva che in queste condizioni i neuroni dei campi recettivi locali rispondono preferenzialmente a particolari orientazioni dei segmenti e che l'intera corteccia contiene una varietà completa di campi recettivi che rispondono preferenzialmente a tutte le orientazioni possibili. Queste risposte consistono di scariche neuronali con probabilità di sparo oscillanti nella banda delle frequenze gamma (30-70 Hz).

L'esposizione ad uno solo dei segmenti luminosi permette dunque d'individuare i campi recettivi locali che rispondono ad una particolare orientazione. I dati sperimentali che si ottengono da esposizioni ripetute si presentano come statistiche di scariche neuronali oscillanti. Questi dati sono poi utilizzati per calcolare i diagrammi di correlazione tra le risposte dei neuroni che rispondono preferenzialmente alla stessa orientazione e quelle dei neuroni che rispondono preferenzialmente ad orientazioni diverse.

I risultati ottenuti da questi esperimenti si compendiano nella seguente proposizione: i neuroni che rispondono preferenzialmente allo stesso segmento, o a segmenti paralleli o quasi, ma che si muovono allo stesso modo, oscillano in modo sincronizzato, quelli che rispondono a segmenti d'orientazione diversa, o che si muovono con velocità diverse, oscillano in modo non sincronizzato. Un aspetto importante di questo fenomeno è che *i meccanismi di sincronizzazione e desincronizzazione appaiono funzionare altrettanto bene sia nel caso in cui gli stimoli agiscono su campi recettivi spazialmente separati sia in quello in cui agiscono su campi recettivi sovrapposti.*

Le ricerche sulle sincronizzazioni sono state effettuate anche su diverse altre aree della corteccia visiva, entro e tra le aree visive di uno stesso emisfero e tra aree appartenenti ai due emisferi. Esse hanno portato alla seguente conclusione: i neuroni che rispondono ai dettagli di un'immagine che sarebbe presumibilmente percepita come un'entità unica sono sincronizzati, mentre quelli che rispondono ad immagini che si suppone presentarsi come entità distinte sono desincronizzati. In altre parole *la sincronia è la colla che lega in rappresentazioni uniche le attività neuronali distribuite sulla corteccia cerebrale, inoltre rappresentazioni uniche diverse, compresenti nelle stesse aree, sono distinguibili per le loro diverse frequenze d'oscillazione.*

Raggruppamenti locali di neuroni che scaricano in modo sincronizzato sembrano essere particolarmente adatti a stabilire relazioni temporali tra siti spazialmente separati. In tal modo essi possono influenzare bersagli distanti con molta più efficacia di quanto non possano fare cellule singole che scaricano individualmente. L'integrazione temporale dell'informazione nervosa sembra dunque avvenire mediante la sincronizzazione oscillatoria dei potenziali di membrana.

Questi risultati suggeriscono che le misteriose Gestalt non siano altro che gli stati d'integrazione temporale mediante sincronizzazione oscillatoria di tutte le componenti d'informazione sensoriale raccolte dai campi recettivi locali.

### 3.11. I modelli di König e Schiller

Le ricerche sperimentali descritte nel precedente paragrafo sono state effettuate in concomitanza con ricerche teoriche volte a spiegare come si possano determinare in una rete nervosa i fenomeni di sincronizzazione e desincronizzazione dipendenti dallo stimolo. A questo proposito i modelli di binding proposti da König e Schiller (1991) e i risultati delle loro simulazioni al computer appaiono particolarmente istruttivi.

Questi modelli, che possiamo definire *neurodinamici*, sono costituiti da strati bidimensionali d'oscillatori non lineari accoppiati, formati da circuiti neuronali ritardati, che tendono a sincronizzarsi con lunghezze di correlazione maggiori delle lunghezze di accoppiamento. I due modelli studiati dagli autori citati differiscono nel modo con cui gli oscillatori interagiscono tra loro.

L'unità oscillatoria è schematizzata come una unità neurale eccitatoria con risposta sigmoidale, del tipo descritto nel paragrafo 2.1, che riceve da una linea esterna un segnale d'ingresso funzionante come stimolo attivatore. Ciò serve ad elevare il potenziale di soglia dell'unità, che in assenza di stimolo ha un valore negativo. Questa unità proietta il suo segnale d'uscita su una unità neurale inibitoria attraverso un contatto sinaptico ritardato. A sua volta l'unità inibitoria retroagisce su quella eccitatoria con un contatto sinaptico ugualmente ritardato. Grazie agli sfasamenti prodotti dai ritardi sinaptici, questa coppia di unità neurali entra in uno stato d'oscillazione permanente se il potenziale di soglia dell'unità eccitatoria supera un valore critico. Ciò si verifica quando il potenziale dell'unità eccitatoria viene aumentato dallo stimolo attivatore. Se lo stimolo attivatore è piccolo il potenziale dell'unità neurale rimane basso. In questo caso sono possibili solo oscillazioni più o meno smorzate. Se il livello dello stimolo non è troppo basso o troppo alto, se i coefficienti di trasmissione sinaptica (*pesi*) non sono troppo elevati, e i ritardi sinaptici sono dell'ordine di quelli naturali (1 o 2 millisecondi), la coppia oscilla in modo quasi lineare con una frequenza caratteristica che cade nell'intervallo tipico delle frequenze gamma. In realtà, questo semplice sistema binario è inteso a rappresentare il comportamento statistico di una piccola popolazione neuronale, formata da neuroni che sparano in modo probabilistico.

Nel modello più semplice studiato dai due autori ogni unità eccitatoria proietta il segnale ritardato anche alle unità inibitorie degli oscillatori vicini. In questo modo due oscillatori vicini, che vengano potenziati da stimoli esterni, interagiscono in fase e tendono pertanto ad oscillare in modo sincronizzato. Se gli stimoli esterni variano in modo casuale, così da simulare una sorta di rumore di fondo, ciascun oscillatore tende ad oscillare in modo indipendente. In questo caso le oscillazioni sono desincronizzate. Tuttavia, se ad un gruppo di oscillatori vicini tra loro si aggiunge al rumore di fondo uno stimolo attivatore stazionario, tutti gli oscillatori del gruppo si sincronizzano rapidamente. Inoltre, se queste stimolazioni addizionali vengono applicate a gruppi di oscillatori posti a una certa distanza, si nota che i gruppi tendono ad oscillare in modo sincronizzato se essi si trovano a distanze reciproche inferiori ad un certo valore  $L$ , che può definirsi *distanza di correlazione*. Questa distanza di correlazione risulta significativamente maggiore della distanza di accoppiamento. Tutti questi comportamenti sono robusti rispetto a variazioni di tutti i parametri; in altre parole sono strutturalmente stabili. In particolare le frequenze di sincronizzazione dipendono poco dai pesi sinaptici. Si ottiene in questo modo un comportamento che assomiglia a quelli messi in evidenza dagli esperimenti descritti nel paragrafo precedente.

Questo modello presenta tuttavia alcuni difetti, in particolare la desincronizzazione non si genera spontaneamente ma si ottiene applicando uno stimolo di fondo di tipo rumore di ampiezza non trascurabile. Inoltre non è in grado di rappresentare le capacità selettive della corteccia visiva per stimoli dissimili che concorrono in campi recettivi sovrapposti. Se due campi ricettivi sono parzialmente sovrapposti le risposte dei loro neuroni si sincronizzano anche se gli stimoli sono dissimili.

Per rimediare a questi inconvenienti i due autori hanno progettato e simulato al calcolatore un secondo modello un po' più complicato. Essi hanno infatti scoperto che la principale causa dei difetti su menzionati è la mancanza di un meccanismo di desincronizzazione capace di contrastare l'eccessiva tendenza alla sincronizzazione. Per rimediare a questo inconveniente essi hanno introdotto nel modello precedente un secondo tipo di connessioni eccitatorie ritardate tra le stesse unità eccitatorie degli oscillatori. Le nuove connessioni scavalcano gli oscillatori adiacenti raggiungendo quelli che sono fuori dal raggio d'azione delle connessioni inibitorie incrociate del modello precedente. I pesi delle connessioni tra unità eccitatorie sono stati posti pari alla metà di quelli inibitori e le costanti di ritardo sono state poste pari al doppio di quelle tra unità di tipo diverso. L'effetto desincronizzante di queste interazioni è dovuto al fatto che gli oscillatori vicini ma non adiacenti si scambiano segnali sfasati. Si ottiene in tal modo un sistema dinamico *frustrato* in cui i fattori di sincronizzazione e quelli di desincronizzazione competono tra loro per prendere il sopravvento. Grazie a questa nuova proprietà gli stati oscillatori sincronizzati sono molto più labili e sensibili all'azione desincronizzante del rumore. Così mentre le connessioni sincronizzanti, che agiscono sulle unità inibitorie adiacenti, sono intese a rappresentare l'interazione tra oscillatori di uno stesso campo recettivo locale, quelle desincronizzanti, che agiscono sulle unità eccitatorie più distanti, sono intese a rappresentare le interazioni tra campi recettivi locali diversi ma parzialmente sovrapposti.

Simulazioni al calcolatore hanno permesso di verificare che questo modello riesce ad esemplificare in modo corretto i fenomeni di binding oscillatorio descritti nel paragrafo precedente. In particolare, facendo interagire opportunamente tra loro tre strati neurali del tipo ora descritto, si riescono a simulare molto bene le proprietà di segregazione dei pattern formati da segmenti luminosi descritti nel paragrafo precedente.

### 3.12. Due meccanismi di sincronizzazione

Gli psicologi della *Gestalt* hanno messo in evidenza che il nostro sistema cognitivo ha la tendenza ad interpretare oggetti ed eventi in reciproca relazione se sono contigui nello spazio e nel tempo, o se esibiscono caratteristiche simili. Così, contorni che si toccano, che hanno proprietà di contrasto simili, o che si muovono con la stessa velocità nella stessa direzione, sono percepiti come componenti di un medesimo oggetto con probabilità maggiore di quanto non lo siano contorni distanti o che non hanno caratteristiche comuni. In modo simile, eventi che coincidono temporalmente sono interpretati come reciprocamente correlati con probabilità maggiore di quella che si ha nel caso in cui gli eventi sono separati nel tempo.

Da vari esperimenti, condotti principalmente da Wolf Singer e collaboratori (Singer, 1999), risulta che i processi di binding avvengono in due modi complementari, uno spaziale e l'altro temporale, a cui corrispondono due diverse strategie organizzative della rete neuronale. Il primo modo, chiamato da Singer *binding di congiunzione*, si forma per convergenza di proiezioni assoniche su neuroni di aree successive; il secondo, chiamato dallo stesso autore *binding dinamico*, ha luogo per coincidenza temporale di segnali che arrivano da neuroni eccitati contemporaneamente nello stesso strato o per retroazione da neuroni dello strato successivo. L'analisi dei potenziali rivela che la risoluzione spettrale è alta nel caso del binding spaziale e bassa nel caso del binding temporale. Viceversa, la risoluzione temporale è bassa nel binding spaziale e alta in quello temporale. Ciò significa che nel primo caso prevalgono i regimi oscillatori e nel secondo caso i regimi impulsivi.

Il binding spaziale è caratterizzato dal fatto che una stessa unità neuronale può contribuire a diversi binding simultanei. Invece il binding temporale è caratterizzato da una finestra di sincronizzazione temporale di pochi millecondi, con una risoluzione temporale che si mantiene lungo catene polisinaptiche che attraversano una successione di aree corticali.

Un aspetto strutturale importante del binding temporale è che la topologia delle connessioni neurali segue la via delle grandi cellule neurali (via *magno-cellulare*),

mentre quella del binding spaziale coinvolge sia la via magno-cellulare che quella dei piccoli neuroni (via *parvo-cellulare*). Ciò sembra indicare un ruolo primario del binding temporale, che potrebbe avere anche una funzione d'innescio dei binding spaziali.

Una caratteristica funzionale importante è che le due modalità di binding sono processate in parallelo, ma se sono in conflitto la modalità meno importante lascia il posto all'altra. Così, ad esempio, se un insieme di dettagli di un'immagine visiva complessa, che inizialmente è percepita in modo segmentato, si muove improvvisamente in una stessa direzione, tutte le parti dell'immagine vengono immediatamente percepite come uno stesso oggetto.

La capacità del sistema visivo di cogliere in alternativa relazioni spaziali o temporali ha una grande rilevanza funzionale. Da un lato esso permette il binding di dettagli spazialmente coerenti ma temporalmente dispersi, dall'altro permette la segregazione di dettagli spazialmente incoerenti ma legati da una relazione temporale.

La strategia funzionale di questi modalità di binding diverse e complementari nel processamento parallelo dell'informazione nervosa è lungi dall'essere chiarita. Una cosa è comunque chiara, che il funzionamento delle strutture nervose si basa sulla cooperazione di numerosi processi che svolgono funzioni precise e mirate. Bisogna pertanto abbandonare l'idea che si possa scoprire un modello più ingegnoso, un paradigma più efficace di altri, che per qualche straordinaria proprietà matematica riesca a fornire prestazioni particolarmente intelligenti.

### 3.13. La teoria del *brainweb*

Negli anni recenti un altro importante progresso nella comprensione dei meccanismi del processamento parallelo dell'informazione nervosa è stato compiuto da Francisco Varela e collaboratori (Varela *et al.*, 2001). In un lavoro di rassegna sui principali risultati ottenuti nelle ricerche sul binding oscillatorio questi autori hanno cercato di presentare lo scenario complessivo di questa fenomenologia elencandone alcune notevoli proprietà.

L'articolo di questi autori parte dalla considerazione che l'integrazione mediante sincronizzazione e la reciprocazione delle connessioni tra aree diverse sono fatti generali della struttura cerebrale. Grazie ad essi, i flussi d'informazione entrante e quelli endogeni danno luogo ad una forma di comunicazione complessa. Precisamente, il binding oscillatorio mette in relazione reciproca tutte le parti del cervello secondo dinamiche complesse che devono essere capite.

Considerando inoltre che in generale ogni area comunica con alcune altre, e che aree non direttamente comunicanti possono comunicare attraverso connessioni polisintattiche, si arriva a riconoscere che in realtà esiste un rete complessa di aree che comunicano tra loro mediante il binding oscillatorio.

Per dare maggiore risalto alle caratteristiche di questa comunicazione gli autori citati hanno adottato una metafora che fa riferimento alla rete informatica mondiale, universalmente nota come Web, caratterizzando la struttura del cervello come *brainweb*. Senza entrare nei dettagli, illustriamo qui la portata della loro visione limitandoci a riportare e a commentare gli argomenti di rilievo da loro presentati.

1. La sincronizzazione neurale ha luogo a scale diverse: *a*) la scala microscopica, alla quale si osservano i potenziali d'azione locale dei neuroni; *b*) quella intermedia, alla quale si misurano i potenziali elettrici dei campi recettivi locali con elettrodi millimetrici; *c*) quella macroscopica intracranica, alla quale le misure sono effettuate mediante elettrodi posti a contatto della corteccia; *d*) quella macroscopica extracranica alla quale si osservano i normali EEG.

2. I fenomeni di sincronizzazione sono complessi perché lo spettro delle frequenze in gioco è complesso.
3. Le sincronizzazioni sono spesso temporanee. Ciò dipende dal fatto che sovrapposizione di oscillazioni con frequenze leggermente diverse porta alla formazione di periodi di sincronizzazione di breve durata.
4. I segnali rilevati da campi recettivi locali d'aree diverse rivelano spesso un'interdipendenza tra le diverse componenti di frequenza.
5. Combinando tecniche EEG e tomografia ad emissione positronica è stato possibile osservare che in corrispondenza ad episodi di coerenza di fase tra due aree il consumo energetico delle vie polisinaptiche che collegano le due aree aumenta considerevolmente. Ciò significa che, lungo tali vie, si stabilisce un intenso traffico di segnali nervosi.

Il quadro che ne risulta è straordinariamente suggestivo: lo stato di comunicazione effettiva tra le diverse parti del cervello muta incessantemente in frazioni di secondo, in modo che popolazioni di neuroni d'aree cerebrali anche distanti comunicano tra loro solo durante gli stati di sincronizzazione di fase delle loro oscillazioni di potenziale. Si ricava l'impressione che i processi d'integrazione degli elementi d'informazione nervosa mediante binding temporanei avvengono secondo modalità precise e temporalmente ordinate. In tal caso essi potrebbero conferire alla neurodinamica quel carattere algoritmico che è stato ipotizzato nella prima parte di questo articolo e che, alla luce di quanto è stato appena descritto, possiamo denominare *brainwebbing*. Si dovrebbe porre a questo punto il problema di capire quali sono i principi che governano questo modo di funzionamento della comunicazione nervosa. Purtroppo, le proprietà su elencate non ci permettono di risalire in modo univoco a questi ipotetici principi. Infatti, in relazione al carattere temporaneo degli stati di binding, non è chiaro se la coincidenza temporanea delle fasi avvenga casualmente o sia governata da processi indotti da particolari centri nervosi. Quanto alla relazione tra la temporanea coerenza di fase e l'accensione del traffico polisinaptico, non è chiaro se sia la prima ad innescare la seconda o viceversa, o se esista un terzo fattore che induce entrambi i fenomeni.

### 3.14. Neurodinamica razionale

Nonostante l'enorme complessità strutturale del sistema nervoso, i fenomeni neurodinamici presentano un insieme di proprietà generali piuttosto omogenee e persino relativamente semplici da descrivere. Tuttavia, sia i meccanismi generatori di tali fenomeni sia i loro ruoli funzionali non possono ancora dirsi chiari. Nella prima parte di questa trattazione, muovendo da un punto di vista puramente razionalistico, è stato messo in evidenza come il carattere marcatamente parallelo e nello stesso ricorsivo dell'elaborazione nervosa richieda procedure di sincronizzazione globale molto efficienti. I fenomeni di binding oscillatorio spaziale e temporale, e il loro ruolo nel *brainwebbing* su descritto, sembrano corrispondere a tale requisito nel modo più soddisfacente. Del resto, non si saprebbe immaginare alcun procedimento di sincronizzazione di un sistema parallelo che non fosse in qualche modo associato a comportamenti oscillatori. Il miglior modo per assicurare un'efficiente temporizzazione di tutti i processi sarebbe quello di subordinarli ad un unico *timer* centrale. Ci si aspetterebbe così che i processi neurodinamici fossero dominati da un'attività di sincronizzazione ad una frequenza massima  $f_{max}$ , e che eventualmente fossero accompagnati da sottoprocessi a frequenze sottomultiple di  $f_{max}$ . In realtà, gli spettri di frequenza degli EEG contrastano nettamente quest'ipotesi. Gli spettri degli EEG sono sparpagliati in modi vari e mutevoli e, in generale, non mostrano né una frequenza dominante né strutture spettrali formate da armoniche o sottoarmoniche. Pertanto il legame tra il processamento parallelo

dell'informazione e la multimodalità oscillatoria dei processi neurodinamici a tutte le scale rimane oscuro.

L'aspetto non risolto dell'intera questione riguarda in ultima analisi l'attendibilità della teoria del caos dinamico, in particolare la contraddizione tra l'assunzione che i fenomeni oscillatori siano governati da una dinamica non lineare e il carattere potenzialmente distruttivo d'informazione dei processi non lineari, di cui si è già accennato nel paragrafo 3.8. Quando due sistemi oscillanti con frequenze proprie diverse  $f_1, f_2$  interagiscono linearmente tra loro si formano i battimenti; se i sistemi interagiscono non linearmente si formano componenti oscillatorie alle frequenze di combinazione  $f_1+f_2, f_1-f_2, 2f_1+f_2, 2f_1-f_2, f_1+2f_2, f_1-2f_2$ , ecc. È naturale chiedersi se i fenomeni neurodinamici manifestino qualche evidenza di questi fatti.

Il fenomeno del battimento ricorda vagamente quello ben noto dell'alternanza delle percezioni di figura e sfondo, o più in generale di pattern diversi, che si producono durante l'osservazione di un'immagine fissa. Si potrebbe ipotizzare che questi fenomeni della percezione siano causati dal battimento di binding oscillatori di frequenze leggermente diverse. In realtà, sono ipotizzabili altre cause, come ad esempio quelle riconducibili alla *habituation* delle unità neuronali. Comunque, negli spettri degli EEG non c'è evidenza di frequenze di combinazione. Ciò significa che i binding oscillatori a frequenze diverse potrebbero al più interagire tra loro in modo più o meno approssimativamente lineare.

In realtà, anche l'ipotesi dell'interazione lineare è suscettibile d'obiezioni. Se i modi oscillatori interagissero linearmente, le procedure di recupero dell'informazione, ad esempio mediante sintonizzazione o per semplice convoluzione temporale, richiederebbero un tempo maggiore. Ciò è in netto contrasto con la vitale importanza che la sveltezza dei processi di riconoscimento ha nel regno animale. Perciò, se è lecito invocare un principio di ottimalità funzionale, dobbiamo supporre che i modi oscillatori a frequenze diverse siano separati l'uno dall'altro, nel senso che le popolazioni neurali che oscillano a frequenze diverse, anche distribuite su una stessa area, non interagiscono direttamente tra loro in modo apprezzabile. Tuttavia, non si deve escludere che esse possano interagire con altre strutture nervose non dotate di capacità oscillatorie autonome. Queste strutture, che possiamo chiamare accessorie, potrebbero rispondere in coincidenza di fase con i segnali emessi da popolazioni neurali oscillanti a frequenze diverse e retroagire sugli stessi oscillatori senza determinare un'interazione diretta tra i sistemi oscillanti. In tal modo, essi potrebbero assumere un ruolo importante per l'innescio, il mantenimento, la soppressione e le variazioni di frequenza dei regimi oscillatori.

Dunque, procedendo in modo razionalistico, siamo portati ad ipotizzare che la multimodalità oscillatoria avvenga conformemente ad una sorta di *principio di sovrapposizione degli effetti di sottosistemi oscillatori non direttamente interagenti*, cosicché la manifestazione di un ampio spettro di frequenze degli EEG dovrebbe spiegarsi con il coinvolgimento dell'intera corteccia in una moltitudine binding oscillatori simultanei e indipendenti. *Ciò significa che in ogni istante il cervello sarebbe sede di un ricco repertorio di processi paralleli simultanei e indipendenti.* Chiaramente, quest'ipotesi contrasta nettamente con le teorie del caos dinamico che attribuiscono lo sparpagliamento delle frequenze alla cinematica di uno stato della rete nervosa che sta transitando in prossimità di più cicli limite.

Le considerazioni qui presentate sono suggerite da una sorta di razionalismo ingegneristico combinato con un principio d'ottimalità funzionale. Esse sono anche parziali e non conclusive, dato che non si è tentato di chiarire come i processi di binding oscillatorio interagiscano con quelli del binding temporale. Bisogna perciò onestamente ammettere che non c'è alcuna garanzia che l'applicazione di questo criterio sia immune da fallacie.

Altre considerazioni di tipo razionalistico possono essere derivate dall'esperienza introspettiva. Sebbene l'indagine fin qui condotta si sia limitata a considerare l'attività del

cervello, anche nei suoi aspetti più astratti, in modo puramente oggettivo, è opportuno considerare alcune implicazioni relative ai processi oggettivi che sono suggerite dall'esperienza soggettiva. Dedichiamo a quest'argomento il seguente paragrafo.

### **3.15. Il fenomeno della coscienza dal punto di vista soggettivo**

Dobbiamo riconoscere che ciò che per è per noi significativo nell'ambito dell'esperienza soggettiva, lo è perché veicola informazione nel senso preciso della teoria dell'informazione: come riduzione di un'incertezza aprioristica, come determinazione specifica entro un insieme di possibilità a priori.

Ogni osservazione che noi facciamo e ogni percezione che suscita la nostra attenzione è acquisizione di informazione in quanto implica la riduzione di un'incertezza associata alle nostre aspettative. Ogni scelta che noi facciamo, ogni decisione che noi prendiamo è produzione d'informazione in quanto equivale ad una riduzione di incertezza. La cognizione del possibile è dunque un presupposto necessario della nostra capacità di elaborare informazione. Naturalmente, questa sola proprietà non basta a spiegare il fatto che siamo coscienti.

La natura informazionale del pensiero emerge anche dal fatto che i nostri pensieri specifici si presentano come messaggi della comunicazione interiore, che possono tuttavia essere codificati in modo da essere comunicati ad altri, per esempio in termini verbali o scritti. Si noti che in generale questi messaggi della comunicazione interiore sono significativi per noi solo se sono comunicabili ad altri soggetti pensanti. Infatti, essi sono significativi perché sono un prodotto storico della comunicazione tra soggetti pensanti. Quante volte, dialogando silenziosamente con noi stessi immaginiamo che qualcuno, magari solo un essere puramente ideale, ci stia ad ascoltare.

Poiché un pensiero è significativo solo se veicola informazione - e veicola informazione solo se riesce a ridurre qualche sorta d'incertezza - in ultima analisi dobbiamo riconoscere che l'incertezza è un presupposto indispensabile del nostro pensiero, un ingrediente necessario della nostra percezione d'esistenza. Se non avessimo l'esperienza dell'incertezza non potremmo riconoscere le nostre acquisizioni di conoscenza, nessuna stimolazione sensoriale ci apparirebbe portatrice di significato e non avremmo pertanto coscienza. In altri termini, non esisteremmo soggettivamente. Si potrebbe dire, dopo e oltre Cartesio e Hume, '*dubito ergo sum*'.

La certezza che noi esistiamo coincide con la percezione immediata della nostra esistenza. Essa non ci rivela in quale modo esistiamo, quali siano le cause e le circostanze del nostro esistere. Nonostante il fatto che questa certezza di esistere soggettivamente abbia la forma di una risposta positiva a un'incertezza aprioristica (esistiamo o no?), in realtà essa non è la risposta ad alcun dubbio, ed è l'unica certezza che possediamo in questo modo.

La cognizione dell'incertezza coincide con quella del possibile. Il senso del libero arbitrio, o della libera possibilità di scelta, che accompagna ogni attimo della nostra presenza mentale quali esseri pensanti, implica la collocazione d'ogni nostra percezione, come pure di ogni nostra azione, in un contesto immaginario di percezioni e azioni possibili. Solo in questo modo una nostra percezione particolare o una nostra particolare azione risultano significative.

La coscienza di esistere come soggetti pensanti si basa in modo essenziale sulla capacità autoriflessiva del pensiero, cioè nel poter porre il nostro stesso pensiero come oggetto della nostra attività pensante; nel poter pensare, ad esempio, ciò che abbiamo già pensato in un altro momento, il fatto che abbiamo pensato, il dubbio che ciò che abbiamo pensato sia giusto o sbagliato ecc. Quest'attività autoriflessiva elabora informazione operando in modo ricorsivo, risolvendo ambiguità, correlando tra loro oggetti del pensiero apparentemente disparati. Essa non è un semplice rimescolamento delle stesse cose, ma un incessante processo di sviluppo dell'organizzazione mentale. Essa produce nuova informazione riducendo incertezze presenti in stadi precedenti dell'attività mentale.

Secondo la teoria della comunicazione, il significato di un messaggio è relativo ai suoi potenziali modi di decodifica. In ultima analisi possiamo dire che il significato risiede nella catena di eventi che il messaggio può causare nel mondo esterno all'apparato ricevitore. La quantità d'informazione veicolata da un messaggio è invece la misura della diminuzione d'incertezza di questo ventaglio di eventi esterni che si pongono a valle del processo di trasmissione. Se applichiamo questa definizione alla comunicazione interiore, dobbiamo concludere che in ultima analisi il significato di un pensiero consiste nelle operazioni o nelle azioni che possono essere attivate dal pensiero nel mondo esterno alla mente. Coerentemente con quest'interpretazione, la quantità d'informazione è data dalla diminuzione d'incertezza decisionale relativa al compimento di queste azioni e operazioni.

Ora, se il valore che ha per noi una nostra percezione o una nostra immagine mentale dipende dalle azioni che possiamo eseguire per conseguenza di essa, possiamo facilmente comprendere che il significato di un nostro atto consapevole dipende dal fatto che, nell'immaginazione del possibile, su cui si basa la nostra consapevolezza, le possibilità di agire e di percepire si pongono in reciproca relazione, per quanto in modi piuttosto complessi.

L'argomento si espande ulteriormente se consideriamo che noi possiamo esperire consapevolmente il nostro particolare attimo esistenziale solo in rapporto ad un sistema immaginario di modalità esistenziali diverse dall'attuale. Come se l'intuizione del possibile fosse lo sfondo necessario a far risaltare la percezione di noi stessi.

Se inoltre prendiamo in considerazione la nostra capacità di rammentare il pensiero che avevamo un attimo fa, quasi fosse esso stesso un oggetto della percezione - di tipo non sensoriale ma pur capace di informare il nostro agire come uno stimolo proveniente dall'ambiente esterno - dobbiamo concludere che anche l'atto di consapevolezza autoriflessiva del pensiero si basa sull'immaginazione del possibile.

Tutto questo sfugge a facili spiegazioni: come può aver luogo nel nostro cervello la percezione del possibile, se tutto ciò che accade in ogni momento in noi è solo un complesso di fatti particolari e contingenti? In quale modo alcune di queste *particolarità* divengono capaci di rappresentare l'*universalità* del possibile? Quali sono i processi cerebrali concomitanti a questo fenomeno psichico?

Riesce difficile spiegare questo fenomeno se si ammette che nel nostro cervello non si formino in qualche modo le rappresentazioni delle nostre possibilità di agire e percepire; ma riesce altrettanto difficile spiegare che tali possibilità si dispieghino nella nostra materia grigia come la grande collezione, in tutte le sue varianti, del percepibile e dell'agibile.

Si sa bene, da esperimenti condotti sui cervelli di alcune specie di primati, che esistono aree della corteccia cerebrale ricchissime di piccole zone che rispondono in modi specifici alla presentazione di un vasto repertorio di stimoli percettivi. Le forme visive sono decodificate in alcune aree corticali dei lobi temporali, mentre le relazioni spaziali tra i dati del campo visivo e la postura dell'organismo lo sono in alcune aree occipitali; analogamente, si sa che esistono aree corticali, in particolare nella corteccia premotoria, la cui stimolazione elettrica induce l'esecuzione di azioni motorie specifiche.

Le complessità di queste forme percettive e motorie non sono arbitrariamente grandi. Esse assomigliano a moduli espressivi elementari suscettibili di combinarsi tra loro nei modi più svariati, come le parole nei discorsi o i simboli nei calcoli matematici, come i tasselli di un puzzle ad elementi sovrapposti.

Si potrebbe pensare che le aree della corteccia prefrontale, frontale e della regione limbica, preponderanti nella specie umana, siano sede di rappresentazioni percettive e motorie più complesse, corrispondenti a una varietà di possibili interazioni spazialmente e temporalmente estese nell'ambiente. Può darsi che ciò si verifichi effettivamente fino a un certo grado di complessità strutturale. Ma è facile intuire che la combinatoria delle possibilità esploderebbe con legge esponenziale non appena si superasse il livello degli schemi percettivi elementari, e che pertanto la quantità di dati necessaria per rappresentare una gamma di casi

sufficientemente ampia da riprodurre le possibilità di comportamento di un soggetto umano supererebbe di gran lunga la capacità di memoria del cervello umano.

Analogo discorso si può fare circa la *propriocezione*, cioè la percezione dei segnali provenienti dall'interno dell'organismo stesso, che, come è stato ben argomentato da Damasio, sta alla base non solo della formazione del senso corporeo del sé ma anche di quella delle emozioni e dei sentimenti.

Non è dunque ipotizzabile che la rappresentazione dei comportamenti possibili che costituisce lo spazio mentale dell'autocoscienza possa darsi come dispiegamento simultaneo di una totalità di modi particolari, né d'altronde si può ipotizzare che essa venga generata mediante sequenze in rapida successione, poiché le massime frequenze in gioco nei processi nervosi non superano alcune centinaia di cicli al secondo.

Si potrebbe a questo punto ipotizzare che la percezione del possibile emerga come facoltà mentale senza bisogno di un processo fisico che la supporti. In fin dei conti questo è proprio quello che implicano coloro che sostengono l'esistenza dell'anima o dello spirito. Se ammettessimo questo, potremmo chiudere qui la nostra indagine.

Se d'altronde ammettessimo che questa facoltà si determina per un effetto cooperativo dell'attività neuronale - per il solo fatto che i neuroni interagiscono tra loro generando e trasportando informazione - se la ritenessimo come una sorta di proprietà dipendente dalla quantità di informazione circolante, allora dovremmo concludere che animaletti d'ogni specie, e persino i calcolatori elettronici, possiedano "quantità" di autocoscienza proporzionali alle loro masse neuronali o al loro numero di transistor. E non ci sentiremmo soddisfatti nemmeno di questa risposta.

O se infine, come appare più naturale, dovessimo attribuire il fenomeno a qualche speciale facoltà che si è formata nei cervelli superiori, forse solo in quelli umani, allora ci si ritroverebbe al punto di partenza, alla domanda: quale è la facoltà cerebrale associata alla rappresentazione mentale del possibile?

Naturalmente, viene subito da pensare che la facoltà cercata sia in qualche modo connessa al linguaggio. Non tanto alla capacità di percepire e articolare suoni complessi - perché anche i pappagalli e i merli indiani la possiedono, mentre i non udenti, che non la possiedono, hanno, come si è potuto appurare, una competenza linguistica del tutto simile a quella degli udenti - quanto piuttosto alla capacità di associare funzioni di simbolizzazione a certe immagini di percezioni e programmi di azione. Si tratta di capire allora in quale modo un repertorio di moduli espressivi o propriocettivi, abbastanza elementari da non impegnare eccessivamente la memoria di un cervello delle dimensioni di quello umano, possano produrre, grazie alla facoltà di simbolizzazione linguistica, la rappresentazione simultanea di una varietà praticamente infinita di possibilità comportamentali.

### **3.16. Analogie coi processi quantum-meccanici**

In un articolo del 1948 sui temi della causalità e della complementarità, il padre della fisica dei quanti Niels Bohr sostenne che un principio di complementarità simile a quello della meccanica quantistica vale anche in sede psicologica tra pensiero analitico e pensiero volitivo. L'osservazione ammette una sola interpretazione: che l'atto di volizione funzioni in modo simile ad un processo di misura quantistico, vale a dire ad un processo di riduzione d'un pacchetto d'onde quantistico. Come se lo stato mentale precedente all'atto di volizione fosse caratterizzato da una sovrapposizione di possibilità comportamentali il cui esito è a priori indeterminato. Ma quest'analogia tra processo di misura fisico e processo decisionale mentale, tra il principio di sovrapposizione delle funzioni d'onda quantistiche e l'ipotetico principio di sovrapposizione degli stati d'attivazione cerebrale generati dai binding oscillatori non può significare che si tratta in entrambi i casi di fenomeni quantistici, dato che da un punto di vista fisico i processi neurodinamici hanno un carattere termodinamico macroscopico.

L'analogia può semmai significare che la logica che informa i processi neurodinamici assomiglia in certi aspetti alla logica quantistica. Ciò che caratterizza la logica quantistica è la sostanziale diversità tra la struttura non booleana del possibile e quella booleana del decidibile, più precisamente tra la natura ondulatoria delle possibilità quantistiche di un sistema non osservato e la natura booleana delle possibilità di realizzazione degli eventi d'osservazione. Sulla scorta di quest'analogia si può ipotizzare che una sovrapposizione di binding oscillatori, che stabiliscono un legame tra possibili significati percettivi e potenzialità premotorie, collapsi in un processo decisionale d'attivazione motoria e di programmazione comportamentale.

### 3.17. Osservazioni conclusive

Considerando il cervello come un sistema input-output è spontaneo chiedersi come succede che il flusso sensoriale integrato dai processi di sincronizzazione si presenti alla percezione come un insieme di messaggi dotati di significato. Ciò rimanda il problema di stabilire cosa sia il significato di un messaggio sensoriale.

Dal punto della teoria della comunicazione, il significato di un messaggio è unicamente rappresentato dalle interpretazioni del ricevitore, in ultima analisi dai possibili modi di utilizzo del messaggio. Se applichiamo questo concetto al sistema nervoso animale dobbiamo concludere, in sostanziale accordo con la visione di Freeman, che i significati dell'input somatosensoriale e sensoriale sono rappresentati dall'insieme dei possibili output emozionali e, dobbiamo aggiungere, motori.

Dove risiede questo insieme? In nessun luogo del cervello, poiché le possibilità emotive e motorie, essendo infinite, non possono essere catalogate in alcuna memoria materiale! Esse sono semplicemente implicite nei vincoli imposti dalla struttura fisica del mondo esterno al cervello. Si vede così che il problema del rapporto mente-corpo fuoriesce dall'ambito dei processi nervosi e investe la questione del rapporto tra il mondo fisico e i suoi potenziali osservatori-operatori. La questione della coscienza, posta nella prima parte di questo articolo, si estende così, stranamente ma inevitabilmente, a problematiche d'altra natura.

Dalle ricerche di Libet e collaboratori (Libet *et al.*, 1979) sappiamo che la coscienza sopraggiunge dopo l'espressione nervosa dell'intenzionalità generata dal sistema limbico con circa mezzo secondo di ritardo. Richiamando un'efficace descrizione di Freeman, la "sottile impiallacciatura della coscienza" si limita a prendere atto di ciò che è già accaduto nel soma, nel mondo esterno al soma e di ciò che il cervello ha già deciso. Possiamo aggiungere che essa sopraggiunge come un processo *gestaltico*, nel senso precisato nel paragrafo 3.10, che si avvale delle dinamiche del brainweb per generare le procedure autoriflessive di cui si è trattato nella prima parte. Oltre a questo non possiamo per ora dire di più.

In conclusione, abbiamo potuto spiegare varie cose interessanti ma non siamo pervenuti a risolvere molti dei problemi che abbiamo posto o che si pongono spontaneamente sulla base di quanto è stato detto. In particolare non abbiamo risposto ad almeno tre importanti problemi tra loro collegati: come funziona da un punto di vista neurofisiologico e modellistico il meccanismo del brainweb, come si forma la memoria associativa nel brainweb e come opera la macchina che genera l'attività autoriflessiva della mente. Per questa e altre ragioni non possiamo nemmeno tentare di rispondere alla domanda *cosa sia la coscienza*.

Padova 22 dicembre 2005.

### Bibliografia

1. Artola, A., Bröcher, S. and Singer, W. (1990) *Nature*, 347:69-72.
2. Artola, A. and Singer, W. (1993) Long-term depression of excitatory synaptic transmission and its relationship to long-term potentiation. *TINS*, 16:480-487.
3. C.Asanuma and F.Crick (1986) in *Parallel Distributed Processing*, J.L. McClelland e D.E.Rumelhart Eds., Vol. 2, 333-371.
4. Baddeley, A. and Hitch, G.J. (1974) Working memory. In *The Psychology of Learning and Motivation*, G.Bower Ed. v.8, Academic Press, New York.
5. T.V.Bliss and T.Lømo (1973), *J. Physiol. Lond.* 232:331-356.
6. Bohr, N. (1948) On the Notions of Causality and Complementarity, *Dialectica*, 2:313-319, Presses Universitaires de France, Paris.
7. J.Borman and D.E.Clapham (1985) *Proc. Natl. Acad. Sci.* 82:2168-72.
8. C.Cornoldi (1978) *Modelli della memoria*. Ed. Giunti Barbera, Firenze.
9. Damasio, A. (1995) *L'errore di Cartesio, ragione e cervello umano*. Ed. Adelphi.; (2000) *Emozione e coscienza*. Ed. Adelphi; (2003) *Alla ricerca di Spinoza*. Ed. Adelphi.
10. Eckhorn, R., Bauer, R., Jordan, W., Brosch, M., M.Kruse, W., Munk, M. and Reitboeck, H.J. (1988) Coherent oscillations: A mechanism of feature linking in the visual cortex? *Biol. Cybern.* 60:121-130.
11. Engel, K.A., König, P., Kreiter, A.K., Schillen, T.B. and Singer.W. (1992) Temporal coding in the visual cortex: new vistas on integration in the nervous system. *TINS*, 15:218-226.
12. Farah, M. (1989) *TINS*, 12:395-399.
13. Freeman, W.J. and Viana di Prisco (1986) Correlation of olfactory EEG with behavior: Time series analysis. *Behavioral Neuroscience* 100:753-763.
14. Freeman, W.J.(2000a) Mesoscopic neurodynamics: From neuron to brain. *J.Physiol.* (Paris) 94:303-322; (2000b) *Come pensa il cervello*. Einaudi Ed., Torino. Le pubblicazioni di Freeman sono disponibili nel sito: <http://sulcus.berkeley.edu>.
15. Grant, G.N.S., O'Dell, T.J., Karl, K.A., Stein, P.L. Soriano, P. and Kandel, E.R. (1992) Impaired Long-Term Potentiation, Spatial Learning, and Hippocampal Development in *fyn* Mutant Mice. *Science*, 258:1903-1910.
16. Grossberg, S. (1988) *Neural Networks and Natural Intelligence*. The MIT Press Ed.
17. Haydon P.G. (2001) Glia: Listening and Talking to the Synapse. *Nature-Neuroscience* 21:185-193.
18. Hebb, D.O. (1949) *The Organization of Behavior*. John Wiley Ed. (1949); trad. ital. (1975) *L'organizzazione del comportamento*, Ed. F.Angeli. (1966) *A Textbook of Psychology*, W.B.Saunders Co. Philadelphia; trad. ital. (1970) *Manuale di psicologia*. La Nuova italia, Firenze.
19. Hick, W.E., (1952) *Quarterly Journal of Experimental Psychology*. 4:11-26.
20. Hopfield, J.J. (1982) *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 79:2554-58 e 81:3088-92.
21. Hopfield, J.J., Feinstein, D.I. and Palmer, R.G. (1983), *Nature*, 304:158-59.
22. Hubel, D.H. (1989) *Occhio, cervello e visione*. Ed. Zanichelli, Bologna.
23. Hyman, R. (1953) *Journal of Experimental Psychology*, 45: 188-196.
24. Kay, L.M., Lancaster, L.R. and Freeman, W.J. (1996) Reafference and Attractors in the Olfactory System During Odor Recognition. *Int. J. Neural Syst.* 4:489-495.
25. Kay, L.M. and Freeman, W.J. (1998) Bidirectional Processing in the Olfactory-Limbic Axis During Olfactory Behavior. *Behavioral Neuroscience*, 112:541-553.
26. Kohonen, H., Oja, E. and Lehtiö, P. (1981) in *Parallel Models of Associative Memory*. Hinton and Anderson eds. pp. 105-143, Hillsdale, NJ.

27. König, P. and Schillen, T.B. (1991) Stimulus-dependent assembly formation of oscillatory responses: I. Synchronization; II. Desynchronization. *Neural Computation*. 3:155-178.
28. Kosslyn, S.M. and König, O. (1992), *Wet Mind: The New Cognitive Neuroscience*. MacMillan New York.
29. Kosslyn, S.M. (1996) *Image and Brain*, The MIT Press.
30. Lashley K.S. (1950) In *Search of the Engram*. Symposia of the Soc. of Experimental Biology, 4:454-482.
31. Libet, B., Wright, E.W.Jr., Feinstein, B. and Pearl, D.K. (1979) Subjective referral of the timing for a conscious sensory experience. *Brain*. 102:193-224.
32. Lynch, G. (1986) *Synapses, Circuits, and the Beginnings of Memory* (with commentaries by Gordon M. Shepherd, Ira B. Black and Herbert P. Killackey). The MIT Press.
33. LeDoux, J. (2003) *Il cervello emotivo*. Baldini Castoldi Dalai Editore, Milano.
34. Leonard, J.A. (1961) Choice reaction time experiments and information theory. In *Information Theory; Fourth London Symposium* – Butterworths Ed. London.
35. Levy W.B. and Steward O. (1983), *Neurosciences*, 8:791-797.
36. Malrburg, C. von der (1986) Am I Thinking Assemblies? In *Brain Theory*, G.Palm and A. Aertsen Eds., 161-176, Springer-Verlag, Berlin.
37. Miller, G. (1956) The magical number seven: Some limits in our capacity for processing information. *Psychological Review*, 63:81-97.
38. Morris, R.G.M., Kandel E.R. and Squire, L.R. (1988) *TINS*, special issue, 11:125-127.
39. Nieuwenhuys, R., Voogd, J. e van Huijzen, Chr. (1980) *Sistema nervoso centrale - Testa-Atlante*. Piccin Editore, Padova.
40. Papez, J.W. (1937) A proposed mechanism of emotion. *Archives of Neurology and Psychiatry*, 79:217-224.
41. Singer, W. (1999) Neural Synchrony: A Versatile Code for the Definition of Relations? (Review) *Neuron*, 24:49-65.
42. Somenzi, V. (1969) *La fisica della mente*. Boringhieri Ed., Torino.
43. Varela, F., Lechaux, J.P., Rodriguez, E. and Martinerie J. (2001) The Brainweb: Phase Synchronization and Large-Scale Integration. *Nature-Neuroscience*, 2:229-239.
44. Velasquez, J.L.P. and Carlen, P.L (2000) Gap junctions, synchrony and seizures. *TINS*, 23:68-74.
45. Welford, A.T. (1959) *The Quarterly Journal of Experimental Psychology*. 11 (4):193-208.
46. Wu, N., Hsiao, C-F., and Chandler S.H. (2001) Membrane Resonance and Subthreshold Membrane Oscillations in Mesencephalic V Neurons: Participants in Burst Generation. *The Journal of Neurosciences* 21(11):3529-3739.