

# Il sistema nervoso centrale

PRIMA EDIZIONE ITALIANA SULLA QUINTA IN LINGUA INGLESE

Per Brodal, MD, PhD

Institute of Basic Medical Sciences

University of Oslo

Oslo, Norway

**PICCIN**

Titolo originale:  
*The Central Nervous System*, Fifth Edition  
by Per Brodal  
© 2016 by Oxford University Press, Inc.

THE CENTRAL NERVOUS SYSTEM, FIFTH EDITION was originally published in English in 2016. © 2016 by Oxford University Press, Inc. This translation is published by arrangement with Oxford University Press. PICCIN NUOVA LIBRARIA S.p.A. is solely responsible for this translation from the original work and Oxford University Press and its authors and editors shall have no liability for any errors, omissions or inaccuracies or ambiguities in such translation or for any losses caused by reliance thereon.

The mention of trade names, commercial products or organizations, and/or the inclusion of advertisements in this publication does not imply a guarantee, recommendation or endorsement of any kind by Oxford University Press or its authors or editors.

Oxford University Press and its authors and editors disclaim any and all liability in respect of the use and dosage of drugs, drug names, and the results of experimental work and clinical findings in this publication. The ultimate responsibility for the use and the dosage of drugs mentioned in this work, and in interpretation of published material, lies with the medical practitioner. Please inform PICCIN NUOVA LIBRARIA S.p.A. of any actual or suspected errors contained in this publication.

All rights reserved; no part of this publication may be reproduced, stored in a retrieval system, or transmitted in any form or by any means, electronic, mechanical, photocopying, recording or otherwise, without the prior permission by PICCIN NUOVA LIBRARIA S.p.A. in respect of the translation and Oxford University Press and/or Oxford Publishing Limited ("OPL") in respect of the underlying rights, or as expressly permitted by law.

L'edizione originale in lingua inglese della QUINTA EDIZIONE di THE CENTRAL NERVOUS SYSTEM è stata pubblicata nel 2016, © 2016 Oxford University Press, Inc. Questa traduzione è stata pubblicata su licenza di Oxford University Press. PICCIN NUOVA LIBRARIA S.p.A. è responsabile della traduzione dall'opera originale e Oxford University Press e gli Autori e Curatori dell'opera non sono responsabili per eventuali errori, omissioni, sviste o ambiguità della traduzione o per eventuali danni da essa derivanti.

La citazione di marchi, prodotti commerciali o aziende e/o l'inserimento di pubblicità in questa pubblicazione non implica in alcun modo che ci sia una garanzia, raccomandazione o avallo di qualsiasi tipo da parte di Oxford University Press o degli Autori o Curatori.

#### OPERA COPERTA DAL DIRITTO D'AUTORE

##### TUTTI I DIRITTI SONO RISERVATI

Questo testo contiene materiale, testi ed immagini, coperto da copyright e non può essere copiato, riprodotto, distribuito, trasferito, noleggiato, licenziato o trasmesso in pubblico, venduto, prestato a terzi, in tutto o in parte, o utilizzato in alcun altro modo o altrimenti diffuso, se non previa espressa autorizzazione di PICCIN NUOVA LIBRARIA S.p.A. per quanto riguarda la traduzione e Oxford University Press e/o Oxford Publishing Limited ("OLP") per quanto riguarda i diritti originali. Qualsiasi distribuzione o fruizione non autorizzata del presente testo, così come l'alterazione delle informazioni elettroniche, costituisce una violazione dei diritti dell'editore e dell'autore e sarà sanzionata civilmente e penalmente secondo quanto previsto dalla L. 633/1941 e ss.mm.

##### AVVERTENZA

Indicazioni accurate, effetti indesiderati e dosaggi per i farmaci sono indicati nel libro, ma è possibile che cambino. Il lettore deve esaminare le informazioni contenute nel foglietto illustrativo dei produttori dei medicinali menzionati. Oxford University Press, Piccin Nuova Libreria S.p.A. e gli Autori, curatori o distributori non sono responsabili per errori od omissioni o per qualsiasi conseguenza derivante dall'applicazione delle informazioni di quest'opera, e non danno alcuna garanzia, esplicita o implicita, rispetto al contenuto della pubblicazione. Gli autori, curatori, editori e distributori non si assumono alcuna responsabilità per qualsiasi lesione o danno a persone o cose derivante da questa pubblicazione. Vi preghiamo di informare Piccin Nuova Libreria S.p.A. di qualsiasi inesattezza, vera o supposta, contenuta in questa pubblicazione.

ISBN 978-88-299-2999-3

Stampato in Italia

# Traduttori

## Giorgio Aicardi

Professore Ordinario di Fisiologia  
Dipartimento di Scienze per la qualità della vita  
Alma Mater Studiorum – Università di Bologna

## Roberto Amici

Professore Associato di Fisiologia  
Dipartimento di Scienze Biomediche e Neuromotorie  
Alma Mater Studiorum – Università di Bologna

## Alessandro Angrilli

Professore Ordinario di Psicobiologia e Psicologia  
Fisiologica  
Dipartimento di Psicologia Generale  
Università degli Studi di Padova

## Stefano Bastianini

Ricercatore in Fisiologia  
Dipartimento di Scienze Biomediche e Neuromotorie  
Alma Mater Studiorum – Università di Bologna

## Piero Paolo Battaglini

Professore Ordinario di Fisiologia  
Dipartimento di Scienze della Vita  
Università degli Studi di Trieste

## Alessandro Castiglione MD, PhD

Ricercatore in Otorinolaringoiatria  
Dipartimento di Neuroscienze  
Università degli Studi di Padova

## Matteo Cerri

Ricercatore in Fisiologia  
Dipartimento di Scienze Biomediche e Neuromotorie  
Alma Mater Studiorum – Università di Bologna

## Marco Dadda

Professore Associato di Psicobiologia  
Dipartimento di Psicologia Generale  
Università degli Studi di Padova

## Viviana Carmen Lo Martire

Ricercatore in Fisiologia  
Dipartimento di Scienze Biomediche e Neuromotorie  
Alma Mater Studiorum – Università di Bologna

## Alessandro Martini

Professore Ordinario di Otorinolaringoiatria  
Dipartimento di Neuroscienze  
Università degli Studi di Padova

## Aram Megighian

Professore Associato di Fisiologia  
Dipartimento di Scienze Biomediche  
Università degli Studi di Padova

## Antonino Vallesi

Professore Associato di Psicobiologia e Psicologia  
Fisiologica  
Dipartimento di Neuroscienze  
Membro del Padova Neuroscience Center  
Università degli Studi di Padova

## Giovanna Zoccoli

Professore Associato di Fisiologia  
Dipartimento di Scienze Biomediche e Neuromotorie  
Alma Mater Studiorum – Università di Bologna



# Indice generale

Prefazione	ix	Aspetti generali	61
Introduzione	xi	Generalità sui recettori dei trasmettitori	64
Una panoramica generale del sistema nervoso	xi	Specifici neurotrasmettitori	66
Studio della struttura e della funzione del sistema nervoso	xii	L'azione dei farmaci sul sistema nervoso centrale	80
<b>Parte uno</b>		<b>6. Le parti del sistema nervoso</b>	<b>82</b>
<b>Principali caratteristiche delle strutture e loro funzioni</b>		Quadro generale	82
<b>1. Struttura del neurone e organizzazione del tessuto nervoso</b>	<b>3</b>	Metodi per studiare il cervello umano vivente	83
Quadro generale	3	Il midollo spinale	85
Il neurone e i suoi processi	3	Il tronco dell'encefalo	93
Accoppiamento tra neuroni: sentieri per il segnale nervoso	13	Il cervello	103
Il citoscheletro e il trasporto assonale	17	Il cervelletto	109
<b>2. La glia</b>	<b>20</b>	<b>7. I rivestimenti del cervello e il sistema ventricolare</b>	<b>111</b>
Quadro generale	20	Quadro generale	111
Le cellule gliali in generale	20	Le meningi	111
Astroglia e omeostasi	22	I ventricoli cerebrali e il liquido cerebrospinale	113
Isolamento e protezione degli assoni	25	<b>8. L'apporto ematico al SNC</b>	<b>119</b>
Microglia e risposta del SNC alle lesioni	30	Quadro generale	119
<b>3. L'eccitabilità dei neuroni</b>	<b>32</b>	Microcircolazione cerebrale e barriera emato-encefalica	119
Quadro generale	32	Il sistema arterioso	125
Le basi dell'eccitabilità	33	Il sistema venoso	128
Il potenziale d'azione	38	<b>Parte due</b>	
La propagazione dell'impulso	41	<b>Sviluppo, invecchiamento e plasticità</b>	
Come i neuroni variano il loro messaggio	43	<b>9. Sviluppo prenatale e postnatale</b>	<b>133</b>
<b>4. La funzione sinaptica</b>	<b>45</b>	Quadro generale	133
Quadro generale	45	Sviluppo prenatale	134
Gestione del neurotrasmettitore durante la sinapsi	45	Meccanismi per la formazione di connessioni specifiche	148
Potenziali sinaptici e tipo di sinapsi	49	Il ruolo dell'ambiente nello sviluppo del sistema nervoso	154
La plasticità sinaptica	55	<b>10. Il sistema nervoso e l'invecchiamento</b>	<b>160</b>
<b>5. I neurotrasmettitori e i loro recettori</b>	<b>60</b>	Quadro generale	160
Quadro generale	60		

Cambiamenti legati all'età nel cervello normale e loro conseguenze	160	Organizzazione delle vie visive	270
Malattie neurodegenerative e demenza	166	La corteccia visiva e l'elaborazione finale dell'informazione visiva	276
<b>11. Recupero di funzioni in seguito a danno cerebrale</b>	<b>170</b>	<b>17. Il sistema uditivo</b>	<b>284</b>
Quadro generale	170	Quadro generale	284
Lesioni cerebrali e possibili meccanismi riparativi	170	La coclea	284
Processi cerebrali che sottostanno al recupero di funzioni	174	Le vie uditive	293
Recupero funzionale dopo lesioni nella prima infanzia	179	La corteccia uditiva	297
<b>Parte tre</b>		<b>18. Il senso dell'equilibrio</b>	<b>299</b>
<b>Sistemi sensoriali</b>		Quadro generale	299
<b>12. Recettori sensoriali</b>	<b>185</b>	Struttura e funzione dell'apparato vestibolare	299
Quadro generale	185	I nuclei vestibolari e le loro connessioni	303
Unità sensoriali e relativi campi recettivi	185	Riflessi vestibolari: controllo dei movimenti oculari e della postura del corpo	306
Trasduzione: la trasformazione degli stimoli in potenziali d'azione	186	Reti corticali per il controllo posturale e la rappresentazione del corpo	311
Proprietà e classificazione dei recettori	189	<b>19. Olfatto e gusto</b>	<b>314</b>
Recettori ed esperienza sensoriale soggettiva	190	Quadro generale	314
<b>13. Parti periferiche del sistema somatosensoriale</b>	<b>193</b>	Il sistema olfattivo	314
Quadro generale	193	Sistema gustativo (il senso del gusto)	320
Esterocettori: sensazione cutanea	194	<b>Parte quattro</b>	
Propriocettori: sensazione profonda	203	<b>Sistemi motori</b>	
Le fibre sensitive e le radici dorsali del midollo spinale	217	<b>20. Aspetti generali dei sistemi motori e del movimento</b>	<b>329</b>
<b>14. Le aree centrali del sistema somatosensoriale</b>	<b>225</b>	Quadro generale	329
Quadro generale	225	Le reti motorie sono interconnesse con altre reti	329
Le vie somatosensoriali centrali	226	Classificazione dei movimenti	330
Le regioni somatosensoriali corticali	236	<b>21. I motoneuroni periferici e i riflessi</b>	<b>332</b>
<b>15. Il dolore</b>	<b>241</b>	Quadro generale	332
Quadro generale	241	Motoneuroni e muscoli	332
Alcune caratteristiche distintive del dolore	241	Riflessi: aspetti generali	342
Quando il sistema del dolore è fuori controllo	243	Riflessi spinali: il riflesso flessorio e i riflessi da stiramento	344
Controllo centrale della sensazione del dolore	248	Tono muscolare	350
Placebo e nocebo	251	Lesione dei neuroni motori periferici e rigenerazione	354
Moderne visioni del dolore e del suo trattamento	253	<b>22. Aree motorie corticali e vie discendenti</b>	<b>357</b>
<b>16. Il sistema visivo</b>	<b>255</b>	Quadro generale	357
Quadro generale	255	Il fascio piramidale (fascio corticospinale)	358
L'occhio e il mezzo rifrangente	255	Vie corticospinali indirette	365
La retina	259	Controllo dei movimenti automatici	368



Gruppi di neuroni nelle regioni basali degli emisferi: il prosencefalo basale	551		
<b>32. Formazione ippocampale: apprendimento e memoria</b>	<b>555</b>		
Quadro generale	555		
La formazione ippocampale	555		
Aspetti funzionali	560		
<b>Parte otto</b>			
<b>La corteccia cerebrale</b>			
<b>33. La corteccia cerebrale: organizzazione intrinseca e connessioni</b>	<b>569</b>		
Quadro generale	569		
Strutture della corteccia cerebrale	569		
Connessioni della corteccia cerebrale	579		
		<b>34. Funzioni della neocorteccia</b>	<b>586</b>
		Quadro generale	586
		Aree associative: aspetti generali	586
		Aree associative parietali	591
		Aree associative frontali	594
		La corteccia temporale associativa	596
		L'insula	598
		Funzioni linguistiche della corteccia cerebrale	599
		Funzioni delle connessioni commissurali: il corpo calloso	602
		Lateralizzazione: la divisione di compiti tra gli emisferi	603
		Differenze di genere e la corteccia cerebrale	605
		Bibliografia	607
		Indice analitico	677



# Prefazione

Questo testo si rivolge in primo luogo agli studenti di medicina, fisioterapia e psicologia ed è particolarmente adatto per i corsi di neuroscienze o neuroanatomia frequentati da studenti che devono imparare il funzionamento del sistema nervoso come base per i loro futuri studi clinici e la successiva professione. Questa quinta edizione è stata completamente aggiornata e ora contiene nuovi dati importanti e nuovi punti di vista, senza tuttavia che sia stata troppo aumentata l'ampiezza o che sia stata ridotta la fruibilità del testo. Alcuni capitoli sono stati ristrutturati per renderli più omogenei e di facile lettura.

Le mie intenzioni restano sostanzialmente le stesse di mio padre, Alf Brodal, quando scrisse il testo norvegese precursore di questo libro, circa 70 anni addietro: stimolare la comprensione delle cose, invece della memorizzazione di fatti isolati, cercando di promuovere allo stesso tempo una consapevolezza realistica riguardo alla nostra capacità di spiegare le meraviglie del cervello umano.

Il testo si propone di presentare la materia delle neuroscienze, a onor del vero non facile, in modo da renderla comprensibile a chi la sta affrontando per la prima volta. Abbiamo pertanto ommesso molti dettagli che potrebbero essere interessanti per gli specialisti, ma che renderebbero solo più difficile, per un principiante, lo studio degli argomenti essenziali. Le esperienze di tutti i giorni e gli esempi clinici sono presentati assieme per aiutare gli studenti a collegare il nuovo materiale con le loro precedenti conoscenze e con la loro futura professione. Il sistema nervoso, tuttavia, è straordinariamente complesso, dal punto di vista sia strutturale che funzionale, e c'è ancora tanto da imparare prima di poter dare una risposta a molte domande fondamentali. Mentre un corso universitario può naturalmente fornire solo una visione parziale, presentare gli argomenti omettendo le questioni controverse e le cose ancora non chiare non è utile a nessuno. In realtà, mettere in evidenza quello che ancora non sappiamo è meglio, a volte, che presentare una versione troppo semplicistica. Per questo motivo ho discusso anche come sono stati ottenuti i dati e quali sono le limitazioni intrinseche ai vari metodi.

La sfida principale – sia per gli studenti che per i ricercatori – è capire come il sistema nervoso sia in grado di assolvere le sue molteplici funzioni. Per farlo, è necessario un approccio integrato che si basi su dati provenienti da tutti i settori della neurobiologia, come anche dalla psicologia e dalla ricerca clinica. I manuali

che condividono questi obiettivi hanno in realtà notevoli differenze nel loro modo di presentare il materiale e nell'enfasi con cui sottolineano determinati argomenti. Forse perché il mio campo di ricerca preferito riguarda le connessioni cerebrali, io sono profondamente convinto che le conoscenze acquisite su come è costruito il sistema nervoso – in particolare come le varie parti sono interconnesse per formare dei sistemi funzionali – sia un prerequisito fondamentale per l'accurata comprensione dei dati provenienti da altri settori. Una buona conoscenza dell'anatomia del cervello è molto importante per una corretta interpretazione dei sintomi delle patologie cerebrali. I manuali di neuroanatomia spesso sommergono il lettore di dettagli che in realtà non sono importanti né per l'analisi funzionale né per il pensiero critico. Neppure porre troppa enfasi sui meccanismi cellulari a scapito delle proprietà dei sistemi neurali sembra la scelta giusta, se lo scopo è aiutare i lettori a capire come il cervello compie le sue funzioni e come il sito di un processo patologico è collegato ai sintomi del paziente. Pertanto, in questo testo volutamente non abbiamo inserito dettagli anatomici, cellulari né molecolari, a meno che essi non siano collegati a una funzione. La mia speranza è che il libro presenti un adeguato equilibrio per gli studenti tra il materiale relativo ai sistemi cellulari e quello relativo ai sistemi neurali.

Le sezioni di approfondimento e di materiale clinico più avanzato sono indicate in modo chiaro, per non interferire con la lettura del testo principale. Tuttavia, dato che ogni lettore può avere necessità diverse, lo incoraggiamo a leggere il contenuto in modo selettivo, scegliendo il materiale che ritiene più consona e interessante dal suo punto di vista, indipendentemente dal fatto che sia inserito nel testo principale o negli approfondimenti. La presenza di molti titoli e sottotitoli dovrebbe facilitare una lettura selettiva.

Mi hanno aiutato numerosi colleghi e a loro va la mia riconoscenza. Jan Bjaalie, Niels Christian Danbolt, Paul Heggelund, Jan Jansen, Harald Kryvi, Kirsten Osen, Ole Petter Ottersen, Eric Rinvik e Jon Storm-Mathisen hanno tutti fornito critiche costruttive e buoni consigli. Sono particolarmente grato anche a Gunnar Lothe e Carina Knudsen, che hanno elaborato con grande professionalità la parte iconografica.

Per Brodal, MD, PhD  
Oslo, Norvegia



# Introduzione

## UNA PANORAMICA GENERALE DEL SISTEMA NERVOSO

Qual è il compito principale del sistema nervoso? Questa domanda non è di facile risposta – i nostri cervelli sono necessari per la maggior parte di ciò che noi associamo all’“essere un uomo”. A un livello superiore, noi abbiamo bisogno del nostro cervello per creare la nostra realtà: ci rende possibile scegliere, ordinare e interpretare l’enorme quantità di informazioni che riceviamo dai nostri corpi e dall’ambiente. Il cervello, inoltre, ci rende capaci di controllare il comportamento in rapporto con la nostra interpretazione della realtà. Questo controllo riguarda il comportamento in senso ampio: un aspetto è il controllo e il mantenimento del corpo e del suo ambiente interno, un altro è il nostro interagire con l’ambiente circostante e con gli altri individui umani attraverso le nostre azioni e il linguaggio. Un terzo aspetto riguarda la nostra realtà mentale interna, soggettiva, che altri conoscono solo parzialmente. Nella fase precoce del nostro sviluppo le modifiche plastiche del cervello formano le basi della nostra capacità di creare ordine e prevedibilità, senza le quali saremmo incapaci di relazionarci con successo con il nostro ambiente e con noi stessi.

La componente fondamentale del nostro sistema nervoso è il **neurone** (cellula nervosa), specializzata per un rapido invio di segnali a lunga distanza e in modo preciso. Assieme, miliardi di neuroni del cervello formano intricati circuiti altamente organizzati per la **comunicazione** e l’**elaborazione delle informazioni**.

Il sistema nervoso riceve un gran numero di informazioni dall’ambiente circostante all’individuo e dal corpo dell’individuo stesso. Da tutte queste informazioni il cervello estrae quelle essenziali, immagazzina quelle che possono essere utili successivamente ed emette dei comandi per i muscoli o le ghiandole se è necessaria una risposta appropriata. Talvolta la risposta può avvenire in pochi millisecondi, come **riflesso** o risposta automatica. Altre volte la risposta può richiedere più tempo, interessando la cooperazione di più parti del cervello e coinvolgendo i **processi consci**. In ogni caso, lo scopo principale del cervello è quello di

assicurare che l’organismo si adatti in modo ottimale all’ambiente.

Il sistema nervoso è dotato di organi di senso, **recettori** che reagiscono a differenti tipi di informazione sensoriale o stimoli. Senza considerare il tipo (o modalità) di stimolazione (la forma di energia dello stimolo), i recettori “traducono” l’energia dello stimolo nel linguaggio parlato dal sistema nervoso, cioè **gli impulsi nervosi**. Questi sono piccole scariche elettriche che vengono rapidamente condotte lungo i processi nervosi. In questo modo i segnali nervosi sono trasferiti dai recettori alle regioni del sistema nervoso dove le informazioni vengono elaborate.

Il sistema nervoso può generare una risposta esterna solo agendo sugli **effettori**, che sono sia i muscoli che le ghiandole. La risposta può essere sia il **movimento** che la **secrezione**. Ovviamente, la contrazione muscolare può avere varie espressioni, dalla comunicazione attraverso il linguaggio, all’espressione facciale, dalla postura alla locomozione e alla corsa, ai movimenti respiratori, alle modifiche della pressione sanguigna. Ma uno deve sempre considerare che il sistema nervoso può agire solo su muscoli e ghiandole per esprimere la propria “volontà”. Al contrario, se dobbiamo giudicare l’attività mentale di un altro individuo, abbiamo a disposizione solo le risposte muscolari e ghiandolari per farlo.

Da un punto di vista anatomico possiamo dividere il sistema nervoso nel **sistema nervoso centrale** (SNC), formato dal midollo spinale e dal cervello, e nel **sistema nervoso periferico** (SNP), che connette il SNC con i recettori e gli effettori. Benché non vi siano netti punti di passaggio, il SNP e il SNC possono essere suddivisi in parti che sono coinvolte principalmente nella regolazione degli organi viscerali e dell’ambiente interno e parti che sono coinvolte principalmente nell’adattamento più o meno conscio al mondo esterno. La prima componente è chiamata **sistema nervoso viscerale** o **autonomo**; la seconda è normalmente chiamata **sistema nervoso somatico**. La seconda componente, definita anche sistema nervoso cerebrospinale, riceve informazioni dagli organi di senso che catturano gli eventi dell’ambiente che ci circonda (visione, udito, recettori della cute) e controlla l’attività dei muscoli volontari (muscolo scheletrico striato). Al contrario, il sistema

nervoso autonomo controlla l'attività dei muscoli involontari (muscolo liscio e miociti cardiaci) e le cellule ghiandolari. Il sistema nervoso autonomo può essere ulteriormente suddiviso nel **sistema nervoso simpatico**, che è principalmente implicato nel mobilitare le risorse dell'organismo quando le richieste dell'organismo sono aumentate (come nelle emergenze), e il **sistema nervoso parasimpatico**, che è implicato soprattutto nel mantenimento giornaliero dell'organismo.

Il **comportamento** di un vertebrato con un piccolo e semplice cervello (come quello di una rana) – da un punto di vista comparativo – è dominato da relazioni piuttosto stabili tra stimolo e risposta. Pertanto uno stimolo, prodotto per esempio da un piccolo oggetto nel campo visivo, determina un modulo stereotipato di movimenti finalizzati. Pochi neuroni sono intercalati tra l'organo di senso e l'effettore, con una conseguente limitazione nella capacità adattativa della risposta. Gran parte del comportamento dell'animale è perciò istintivo e automatico e non è soggetto a significative modifiche con l'apprendimento. Nei mammiferi con dei cervelli relativamente piccoli rispetto alla dimensione dei loro corpi (come i roditori) una gran parte del cervello è deputata soprattutto a trasformazioni dirette sensorimotorie. Nei primati il peso relativo del cervello (rispetto a quello del corpo) è aumentato drammaticamente durante alcuni milioni di anni di evoluzione. Questo aumento è più marcato nell'uomo in cui il peso relativo del cervello è il doppio di quello dello scimpanzé. Nell'uomo vi sono alcune relazioni fisse tra sensazioni e comportamento (a parte un certo numero di riflessi vitali). Pertanto, un dato stimolo può causare differenti risposte a seconda del contesto e dell'esperienza precedente. Conseguentemente, noi possiamo spesso scegliere tra differenti risposte, e la risposta può essere cambiata sulla base dell'esperienza. Questa flessibilità richiede, tuttavia, un aumento del "potere computazionale" in termini di numero di neuroni disponibili per un particolare compito. Più un animale organizza le sue attività sulla base dell'esperienza precedente e più è libero dal dominio delle sensazioni attuali e immediate, più complessi saranno i processi necessari per la funzione del sistema nervoso. Il comportamento dell'uomo non può essere compreso semplicemente sulla base di ciò che è capitato immediatamente prima. Il neuropsicologo britannico Larry Weiskrantz (1992) introdusse questo concetto nella seguente definizione: "Noi siamo controllati dalle conseguenze previste del nostro comportamento così come dalle situazioni immediatamente antecedenti. Siamo creature finalizzate" (guidate dal finalismo) (p.8).

I processi più elevati di integrazione e associazione – ovvero ciò che noi chiamiamo **processi mentali** – sono principalmente e soprattutto funzioni della **corteccia cerebrale**. L'enorme numero di neuroni di questa parte

del cervello spiega principalmente l'adattabilità unica e la capacità di apprendimento dell'uomo. A dire il vero il cervello umano non permette solo l'adattamento all'ambiente estremamente vario; esso ci rende anche capaci di cambiare il nostro ambiente per renderlo più adatto ai nostri bisogni. Ciò implica enormi possibilità, ma anche pericoli, dal momento che noi produciamo dei cambiamenti che possono essere favorevoli a breve termine, ma che a lungo termine possono mettere in pericolo l'esistenza della nostra specie.

## STUDIO DELLA STRUTTURA E DELLA FUNZIONE DEL SISTEMA NERVOSO

Alcuni dei numerosi metodi per lo studio del sistema nervoso sono descritti nei capitoli seguenti – cioè assieme alla discussione sui dati che si ottengono utilizzando questi metodi. Qui ci limitiamo a parlare di alcuni aspetti generali della ricerca neurobiologica.

Numerosi metodi sono stati utilizzati per studiare la struttura e la funzione del sistema nervoso, dall'osservazione diretta dei suoi aspetti macroscopici alla identificazione della funzione delle singole molecole. Negli anni recenti siamo stati testimoni di un tremendo sviluppo delle metodiche sperimentali, così che oggi possiamo affrontare problemi che solo ieri sembravano solo oggetto di speculazione. Il numero di neuroscienziati è pure aumentato in modo esponenziale, e questi sono coinvolti nello studio di problemi che vanno dal molecolare alla genetica e al comportamento. Benché la massa di conoscenza nel campo della neurobiologia sia aumentata di conseguenza, è importante dire che la comprensione di come i nostri cervelli lavorino è aumentata considerevolmente. Nondimeno, l'aumento costante delle informazioni che si ottengono rende difficile agli scienziati l'ottenere una chiara conoscenza al di fuori del loro campo di specializzazione. Ne consegue che gli scienziati possono non essere capaci di mettere i dati che ottengono nel loro proprio contesto, con il pericolo di trarne conclusioni errate.

Tradizionalmente, i metodi utilizzati per la ricerca neurobiologica sono raggruppati in quelli che riguardano lo studio della **struttura** (neuroanatomia) e quelli che si occupano di studiare la **funzione** delle strutture (neurofisiologia, neuropsicologia). I limiti tra i due gruppi di metodiche sono tuttavia sfumati e non chiari ed è tipico delle moderne neuroscienze combinare metodiche anatomiche, fisiologiche, biochimiche, farmacologiche, psicologiche e di altro genere. Le metodiche biologiche cellulari in particolare sono utilizzate con grande successo. Inoltre, l'introduzione delle moderne tecniche di imaging basate sull'utilizzo dei computer

ha aperto l'eccitante possibilità di studiare la relazione tra struttura e funzione del cervello umano vivente. Sempre più metodiche sviluppate originariamente per la biologia cellulare e per l'immunologia sono applicate al sistema nervoso, e ora ci rendiamo conto che i neuroni non sono così differenti dalle altre cellule come si pensava una volta.

## Gli esperimenti su modelli animali sono cruciali per il progredire della conoscenza

Solo una piccola parte della nostra attuale conoscenza del sistema nervoso si basa su osservazioni nell'uomo; la maggior parte dei dati è stata ottenuta su animali sperimentali. Nell'uomo ci siamo normalmente limitati a paragonare i sintomi causati da malattie naturali ai dati ottenuti dall'analisi post-mortem del cervello. Due casi raramente possono essere identici e la lesione del tessuto nervoso è spesso troppo estesa per permettere di trarne conclusioni univoche.

Negli animali, invece, le condizioni sperimentali possono essere controllate e gli esperimenti possono essere ripetuti per raggiungere delle conclusioni affidabili. Le proprietà degli elementi del tessuto nervoso possono essere esaminate direttamente – ad esempio l'attività di un singolo neurone può essere correlata con il comportamento dell'animale. Parti del sistema nervoso possono anche essere studiate isolatamente – ad esempio utilizzando fettine di tessuto che possono essere mantenute vitali *in vitro* per ore. Questo permette registrazioni e manipolazioni sperimentali e successive analisi strutturali del tessuto. Gli studi negli invertebrati con un semplice sistema nervoso hanno permesso di scoprire i meccanismi fondamentali alla base della funzione sinaptica e del funzionamento di semplici reti di neuroni.

Quando si studiano aspetti che riguardano specifiche funzioni nei sistemi nervosi più complessi e sviluppati, tuttavia, gli esperimenti devono essere effettuati nei mammiferi più evoluti, come gatti e scimmie, che hanno una corteccia cerebrale ben sviluppata. Anche da questi esperimenti, conclusioni che riguardino il sistema nervoso umano devono essere derivate con molta cautela. Pertanto, anche se il sistema nervoso di tutti i mammiferi più evoluti mostra somiglianze molto strette riguardo ai principi organizzativi di base, vi sono importanti differenze nello sviluppo relativo delle varie componenti regionali. Tali differenze anatomiche indicano che ci sono anche differenze funzionali. Perciò, i risultati basati su studi condotti sull'uomo, in neurologia clinica, psichiatria e psicologia, devono avere l'ultima parola quando vengono tradotti in funzioni del cervello umano. Ma, poiché i clinici possono meno frequentemente dedicarsi alla sperimentazione, spesso

costruiscono le loro conclusioni basandosi su osservazioni fatte negli animali sperimentali e poi decidono se ciò che osservano nei pazienti o nei volontari normali possa essere spiegato su queste basi. Se ciò non è possibile, le osservazioni cliniche possono sollevare nuovi problemi che devono essere risolti in studi su modelli sperimentali animali. Fondamentalmente, tuttavia, i metodi utilizzati per studiare il cervello umano sono gli stessi che sono utilizzati negli studi sperimentali sugli animali.

## Etica ed esperimenti animali

Gli esperimenti su modelli animali sono spesso criticati da un punto di vista etico. Ma la questione se questi esperimenti siano accettabili non può essere separata da una più ampia domanda se gli esseri umani abbiano il diritto deterministico sulle vite degli animali per utilizzarli come cibo, occupare i loro territori e così via. Riguardo all'utilizzo degli animali per motivi scientifici, uno deve pensare che una migliore comprensione degli esseri umani come esseri pensanti, e in grado di provare emozioni e agire, richiede, oltre ad altre cose, ulteriori esperimenti animali. Anche se le colture cellulari e i modelli al computer possono rimpiazzare alcuni esperimenti sugli animali, nell'immediato futuro noi avremo ancora bisogno di esperimenti su modelli animali. I modelli al computer sulle interazioni tra neuroni che avvengono nella corteccia, normalmente richiedono ulteriori esperimenti animali per verificarne la potenza.

Un miglioramento della conoscenza e della comprensione del cervello umano è inoltre fondamentale se vogliamo migliorare le possibilità di trattamento di numerose malattie che colpiscono il sistema nervoso. Fino ad oggi queste malattie – che molto spesso conducono a gravi sofferenze e disabilità – sono state solo occasionalmente curabili in maniera efficace. La ricerca neurobiologica moderna dà tuttavia una speranza, e numerosi risultati promettenti sono stati ottenuti negli ultimi anni. Di nuovo, questo non sarebbe stato possibile senza esperimenti su modelli animali.

Ci sono ancora ovviamente dei limiti che devono essere difesi dal punto di vista etico, anche quando ci si muove sulla scia di ridurre le sofferenze dell'uomo. Le autorità di governo e la comunità scientifica hanno assunto delle regole strette per assicurare che solo persone con una corretta preparazione possano effettuare esperimenti su modelli animali e che gli esperimenti siano condotti in modo da ridurre al minimo il fastidio e il dolore. La maggior parte delle riviste di neuroscienze richiede che gli esperimenti pubblicati siano condotti seguendo queste regole.

## Tutti i metodi possono essere sorgente di errori

Anche se noi non trattiamo sistematicamente le possibili sorgenti di errore inerenti ai vari metodi sperimentali trattati in questo libro, certamente possiamo dire che tutti i metodi hanno le loro limitazioni. Ci vuole spesso una profonda esperienza personale per comprendere pienamente le limitazioni e le possibili sorgenti di errore in un metodo. Sfortunatamente, quando i risultati scientifici sono citati e interpretati da altri dopo la loro prima pubblicazione, limitazioni e incertezze tendono a scomparire, finendo in una generica “verità” che è perpetuata da una lettura acritica e dalle citazioni. Una sorgente di errore quando si conducono esperimenti sugli animali è quella di trarre conclusioni rispetto a condizioni riscontrate nell'uomo. Questo problema è evidente in un libro come questo: mentre lo scopo è descrivere e comprendere il cervello umano, la maggior parte dei dati sui neuroni e sui loro circuiti deriva da esperimenti animali.

Metodi puramente anatomici presentano anch'essi le loro sorgenti di errore e hanno portato nel passato a numerose false conclusioni sulle connessioni tra differenti gruppi di neuroni. A loro volta, questi errori hanno portato a una errata interpretazione dei dati fisiologici e psicologici. Anche gli studi sull'uomo presentano le loro sorgenti di errore – ad esempio di natura psicologica. Perciò le risposte e le informazioni date da un paziente o da un volontario non sono sempre affidabili: ad esempio, il paziente vuole essere cortese con il medico e risponde di conseguenza. Inoltre il contesto delle neuroimmagini (neuroimaging) è estremamente artificiale e influenza ovviamente ciò che la persona prova emotivamente e come ella risponde.

## Il riduzionismo è una “falsa credenza mereologica”

Gli esperimenti scientifici hanno lo scopo di isolare strutture anatomiche e processi funzionali in modo da poterli osservare in modo isolato (ad es. prelevare neuroni cerebrali per eliminare numerose variabili che li possono influenzare). Tuttavia, per quanto possa essere necessario questo approccio **riduzionista**, esso significa anche che i fenomeni sono studiati al di fuori del loro contesto naturale. Conclusioni su come queste strutture possano funzionare associate ad altre strutture in un animale intero sono perciò puramente speculative. Senza dubbio la **propensione disciplinare** (osservare solo il proprio campo di ricerca) e il **riduzionismo** pongono ostacoli seri a una comprensione più approfondita dei fenomeni complessi che riguardano gli esseri umani e i loro cervelli.

Come conseguenza del riduzionismo acritico, troppo spesso i neuroscienziati attribuiscono al cervello o a regioni del cervello proprietà (psicologiche o comportamentali) che si possono applicare in modo logico solo all'animale intero. Questo errore è definito come **falsa credenza mereologica** da Bennet e Hacker (2003, p. 73).<sup>1</sup> Essi evidenziano l'ovvia verità per la quale, benché noi non possiamo percepire (o fare) niente senza un cervello propriamente funzionante, non è il nostro intero cervello a vedere o ad avere emozioni – questi concetti hanno senso solo in relazione a una persona. Per formulare un'analogia, sarebbe come se, considerando un aeroplano che ha bisogno di un motore per volare, noi dicessimo che è l'aeroplano e non il suo motore a decollare dalla pista.

## Rivedere la “verità” scientifica continuamente

Il fatto che i nostri concetti sul sistema nervoso debbano essere rivisti regolarmente testimonia che i nostri metodi sono sorgente di errori e che le nostre interpretazioni dei dati non sono sempre sostenibili. Il reinterpretare i vecchi dati e il modificare i concetti sono due aspetti resi spesso necessari dall'introduzione di nuovi metodi sperimentali. Come in tutte le aree della scienza, le conclusioni basate sui dati disponibili non dovrebbero essere viste come verità definitive, ma come interpretazioni più o meno probabili e preliminari. Le scienze naturali riguardano sostanzialmente problemi posti dalla natura. Quanto siano comprensibili e inequivoche le risposte a questi problemi dipende dalla precisione delle domande che ci poniamo e dalla rilevanza dei problemi che stiamo studiando: domande stupide ricevono risposte stupide. È inoltre fondamentale per la scienza – benché non sia sempre facile per uno scienziato essere all'altezza – che le conclusioni e le interpretazioni siano tratte senza alcuna preferenza e basandosi solo sulla potenza dei fatti e delle argomentazioni. Dovrebbe essere irrilevante se lo scienziato sia un giovane dottorando o un premio Nobel.

## Neuroetica

In seguito allo sviluppo tecnologico la conoscenza del cervello umano è aumentata in modo straordinario negli ultimi decenni. I neuroscienziati ora affrontano problematiche sulla natura umana che precedentemente erano dominio della filosofia e delle scienze sociali. Inoltre, è ora possibile disturbare la funzione di un cervello normale in modo impensabile alcuni

1. **Mereologia** in filosofia è lo studio delle relazioni tra le parti e il tutto.



anni fa, e le tecniche di neuroimaging promettono di generare delle informazioni sulla personalità, le intenzioni, i sentimenti, le disposizioni e altro di una persona. Sono state osservate correlazioni tra misure della funzione cerebrale (ad es. registrate con la risonanza magnetica funzionale o fMRI) e possibili propensioni future nel campo dell'educazione, della criminalità, del comportamento legato alla salute, e così via. Numerosi programmi "basati sulle neuroscienze" vengono a costituire una vera e propria industria nel campo educativo e dell'apprendimento (spesso basandosi su di un background neuroscientifico sbagliato e su un supporto empirico insufficiente).

L'impennata nella comparsa di potenti metodiche nel campo delle neuroscienze ha portato al sorgere di preoccupazioni sul fatto che il loro utilizzo generalizzato possa porre in difficoltà importanti e centrali valori di tipo umanistico. Effettivamente un nuovo campo – la **neuroetica** – si è sviluppato in parallelo alla crescente consapevolezza che la conoscenza nel

campo delle neuroscienze possa essere male utilizzata per legittimare azioni e convinzioni basate sul loro valore concreto – un campo in cui le neuroscienze possono dare solo conoscenze indirette. È motivo di preoccupazione, ad esempio, il fatto che i fenomeni psicologici siano comunemente "spiegati" riferendosi a regioni cerebrali o a un neurotrasmettitore. Inoltre, è divenuta popolare, benché controversa<sup>2</sup>, la nozione che le neuroimmagini del cervello possano rivelare il carattere di una persona, le sue intenzioni, la sua onestà, le sue aberrazioni mentali, e così via. Infatti i dati neuroscientifici vengono sempre più utilizzati nei tribunali; la neuroeconomia è un nuovo campo di ricerca; le compagnie assicurative mostrano interesse per i dati neuroscientifici per prendere delle decisioni; e così via. Tale impiego delle neuroscienze, oltre al fatto che può essere scientificamente fallace, ha bisogno di una valutazione critica sia in termini generali sia secondo una prospettiva a lungo termine temporale, dal momento che comporta implicazioni etiche, sociali e legali.

---

2. Una cosa è trovare un'associazione tra una determinata attività cerebrale e uno stato mentale (ad es. una sensazione di dolore) in una situazione sperimentale, tutt'altra è concludere che una persona che mostra tale attività cerebrale sia in un particolare stato mentale (ciò è definito **problema di inferenza invertita**). Infatti noi sappiamo che pattern simili di attività cerebrale possono essere associati a differenti stati mentali e che un particolare stato mentale può essere associato a differenti pattern di attività cerebrale.

