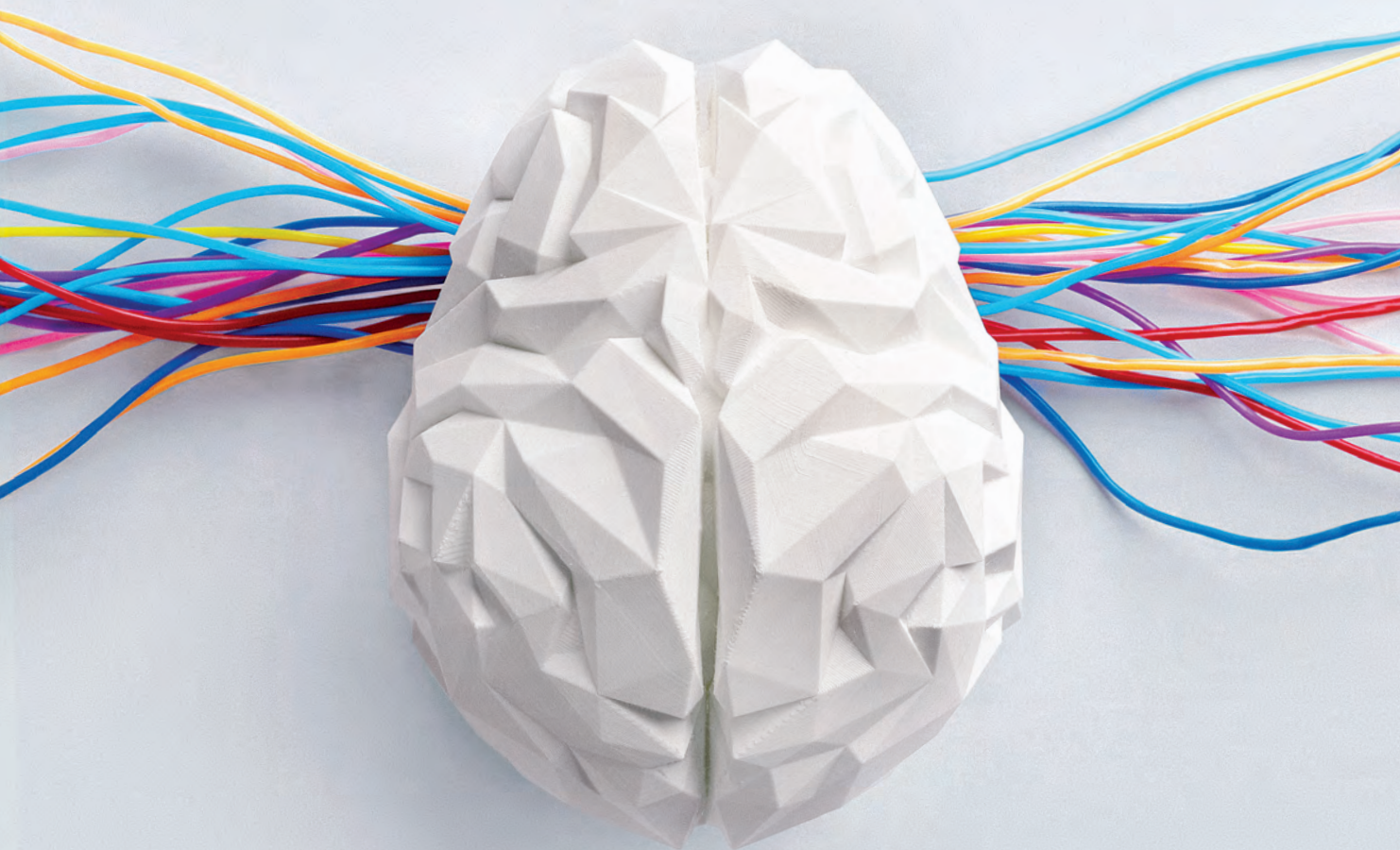


A cura di
Raffaella Ida Rumiati
Giuseppe di Pellegrino

Neuroscienze cognitive



A cura di
Raffaella Ida Rumiati
Giuseppe di Pellegrino

Neuroscienze cognitive

Se vuoi accedere alle risorse online riservate

1. Vai su **my.zanichelli.it**
2. Clicca su *Registrati*.
3. Scegli *Studente*.
4. Segui i passaggi richiesti per la registrazione.
5. Riceverai un'email: clicca sul link per completare la registrazione.
6. Cerca il tuo codice di attivazione stampato sull'etichetta in questa pagina.
7. Inseriscilo nella tua area personale su **my.zanichelli.it**

Se hai già effettuato la registrazione, per accedere ai contenuti riservati ti serve solo il codice di attivazione.

Diritti riservati

I diritti di pubblicazione, riproduzione, comunicazione, distribuzione, trascrizione, traduzione, noleggio, prestito, esecuzione, elaborazione in qualsiasi forma o opera, di memorizzazione anche digitale e di adattamento totale o parziale su supporti di qualsiasi tipo e con qualsiasi mezzo (comprese le copie digitali e fotostatiche), sono riservati per tutti i paesi. L'acquisto della presente copia dell'opera non implica il trasferimento dei suddetti diritti né li esaurisce.

Fotocopie e permessi di riproduzione

Le fotocopie per uso personale (cioè privato e individuale, con esclusione quindi di strumenti di uso collettivo) possono essere effettuate, nei limiti del 15% di ciascun volume, dietro pagamento alla S.I.A.E. del compenso previsto dall'art. 68, commi 4 e 5, della legge 22 aprile 1941 n. 633.

Tali fotocopie possono essere effettuate negli esercizi commerciali convenzionati S.I.A.E. o con altre modalità indicate da S.I.A.E.

Per le riproduzioni ad uso non personale (ad esempio: professionale, economico, commerciale, strumenti di studio collettivi, come dispense e simili) l'editore potrà concedere a pagamento l'autorizzazione a riprodurre un numero di pagine non superiore al 15% delle pagine del presente volume.

Le richieste vanno inoltrate a:

Centro Licenze e Autorizzazioni per le Riproduzioni Editoriali (CLEARedi),

Corso di Porta Romana 108, 20122 Milano

e-mail: autorizzazioni@clearedi.org e sito web: www.clearedi.org

L'autorizzazione non è concessa per un limitato numero di opere di carattere didattico riprodotte nell'elenco che si trova all'indirizzo www.zanichelli.it/chi-siamo/fotocopie-e-permessi

L'editore, per quanto di propria spettanza, considera rare le opere fuori del proprio catalogo editoriale. La loro fotocopia per i soli esemplari esistenti nelle biblioteche è consentita, anche oltre il limite del 15%, non essendo concorrenziale all'opera. Non possono considerarsi rare le opere di cui esiste, nel catalogo dell'editore, una successiva edizione, né le opere presenti in cataloghi di altri editori o le opere antologiche. Nei contratti di cessione è esclusa, per biblioteche, istituti di istruzione, musei e archivi, la facoltà di cui all'art. 71-ter legge diritto d'autore.

Per permessi di riproduzione, diversi dalle fotocopie, rivolgersi a ufficiocontratti@zanichelli.it

Licenze per riassunto, citazione e riproduzione parziale a uso didattico con mezzi digitali

La citazione, la riproduzione e il riassunto, se fatti con mezzi digitali, sono consentiti (art. 70 bis legge sul diritto d'autore), limitatamente a brani o parti di opera, a) esclusivamente per finalità illustrative a uso didattico, nei limiti di quanto giustificato dallo scopo non commerciale perseguito. (La finalità illustrativa si consegue con esempi, chiarimenti, commenti, spiegazioni, domande, nel corso di una lezione); b) sotto la responsabilità di un istituto di istruzione, nei suoi locali o in altro luogo o in un ambiente elettronico sicuro, accessibili solo al personale docente di tale istituto e agli alunni o studenti iscritti al corso di studi in cui le parti di opere sono utilizzate;

Redazione: D&L Servizi editoriali, Milano

Disegni: Elisa Botton, Luca Tible

Ricerca iconografica: Donata Cucchi

Impaginazione: Edistudio, Milano

Copertina:

– Progetto grafico: Falcinelli & Co., Roma

– Immagine di copertina: © Ivan Bajic/iStockphoto

Prima edizione: ottobre 2026

Ristampa: **prima tiratura**

5 4 3 2 1 2026 2027 2028 2029 2030

Realizzare un libro è un'operazione complessa, che richiede numerosi controlli: sul testo, sulle immagini e sulle relazioni che si stabiliscono tra essi.

L'esperienza suggerisce che è praticamente impossibile pubblicare un libro privo di errori. Saremo quindi grati ai lettori che vorranno segnalarceli.

Per segnalazioni o suggerimenti relativi a questo libro scrivere al seguente indirizzo:

Zanichelli editore S.p.A.

Via Irnerio 34

40126 Bologna

fax 051293322

e-mail: linea_universitaria@zanichelli.it

sito web: www.zanichelli.it

Prima di effettuare una segnalazione è possibile verificare se questa sia già stata inviata in precedenza, identificando il libro interessato all'interno del nostro catalogo online per l'Università.

Per comunicazioni di tipo commerciale: universita@zanichelli.it

Stampa:

per conto di Zanichelli editore S.p.A.
Via Irnerio 34, 40126 Bologna

c) a condizione che, per i materiali educativi, non siano disponibili sul mercato licenze volontarie che autorizzano tali usi.

Zanichelli offre al mercato due tipi di licenze di durata limitata all'anno accademico in cui le licenze sono concesse:

A) licenze gratuite per la riproduzione, citazione o riassunto di una parte di opera non superiore al 5%. Non è consentito superare tale limite del 5% attraverso una pluralità di licenze gratuite, B) licenze a pagamento per la riproduzione, citazione, riassunto parziale ma superiore al 5% e comunque inferiore al 40% dell'opera. Per usufruire di tali licenze occorre seguire le istruzioni su www.zanichelli.it/licenzeeducative

L'autorizzazione è strettamente riservata all'istituto educativo licenziatario e non è trasferibile in alcun modo e a qualsiasi titolo.

Garanzie relative alle risorse digitali

Le risorse digitali di questo volume sono riservate a chi acquista un volume nuovo: vedi anche al sito www.zanichelli.it/contatti/acquisti-e-recesso le voci *Informazioni generali su risorse collegate a libri cartacei e Risorse digitali e libri non nuovi*.

Zanichelli garantisce direttamente all'acquirente la piena funzionalità di tali risorse.

In caso di malfunzionamento rivolgersi a assistenza@zanichelli.it

La garanzia di aggiornamento è limitata alla correzione degli errori e all'eliminazione di malfunzionamenti presenti al momento della creazione dell'opera. Zanichelli garantisce inoltre che le risorse digitali di questo volume sotto il suo controllo saranno accessibili, a partire dall'acquisto, per tutta la durata della normale utilizzazione didattica dell'opera. Passato questo periodo, alcune o tutte le risorse potrebbero non essere più accessibili o disponibili: per maggiori informazioni, leggi my.zanichelli.it/fuoricatalogo

Soluzioni degli esercizi e altri svolgimenti di compiti assegnati

Le soluzioni degli esercizi, compresi i passaggi che portano ai risultati e gli altri svolgimenti di compiti assegnati, sono tutelate dalla legge sul diritto d'autore in quanto elaborazioni di esercizi a loro volta considerati opere creative tutelate, e pertanto non possono essere diffuse, comunicate a terzi e/o utilizzate economicamente, se non a fini esclusivi di attività didattica.

Diritto di TDM

L'estrazione di dati da questa opera o da parti di essa e le attività connesse non sono consentite, salvo i casi di utilizzazioni libere ammessi dalla legge. L'editore può concedere una licenza. La richiesta va indirizzata a tdm@zanichelli.it

Intelligenza artificiale e copyright

Nessuna parte di questo libro, incluse le espansioni digitali, può essere immessa in sistemi di intelligenza artificiale (siano essi chatbot o piattaforme che utilizzano l'IA per la creazione di materiali didattici o di altro tipo) senza il consenso scritto dell'editore.

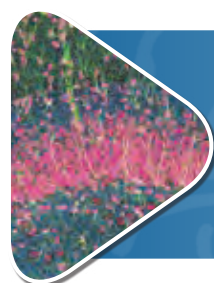
INDICE GENERALE

Prefazione

XIII

Autrici e Autori

XV



PARTE 1

Fondamenti teorici e metodologici

1 Storia delle neuroscienze cognitive 2

1.1 Introduzione 2

1.2 Una prospettiva evoluzionistica 2

1.3 Alle origini del rapporto mente-cervello 3

1.3.1 Il resto del mondo, 4; 1.3.2 Cuore o cervello?, 4; 1.3.3 Il riduzionismo delle neuroscienze, 5

1.4 Frenologia e nascita della neuropsicologia moderna 6

1.5 Dalle basi cellulari alla mappa anatomica 8

1.6 La localizzazione delle funzioni cerebrali 9

1.7 Emisfero destro e funzioni esecutive 11

1.8 Le neuroscienze cognitive 11

1.8.1 Neurofisiologia del comportamento e modelli animali, 12;
1.8.2 Dalla psicologia sperimentale alla psicologia cognitiva, 12;
1.8.3 Neuropsicologia cognitiva, 13; 1.8.4 Neuroscienze cognitive contemporanee, 13

PAROLE CHIAVE

14



Esercizi interattivi

2 Elementi di anatomia funzionale 15

2.1 Anatomia microscopica del sistema nervoso 15

2.2 Struttura macroscopica e organizzazione funzionale 17

2.3 Organizzazione delle principali strutture corticali e sottocorticali 19

2.3.1 Midollo spinale, 19; 2.3.2 Tronco encefalico, 20; 2.3.3 Cervelletto, 21;
2.3.4 Diencefalo, 22; 2.3.5 Talamo, 22; 2.3.6 Ipotalamo, 23;
2.3.7 Epitalamo, 23; 2.3.8 Subtalamo, 23;

2.4 Inquadramento funzionale generale 23

2.4.1 Gangli della base, 24



2.5 Emisferi cerebrali	25
2.5.1 Telencefalo, 25; 2.5.2 Sistema limbico e amigdala, 28	
2.6 Lateralizzazione delle funzioni cerebrali	28
PAROLE CHIAVE	29

3 Fisiologia dei neuroni: processi elettrici e chimici 30

3.1 Proprietà elettriche del neurone	30
3.1.1 Distribuzione ionica e carica elettrica, 30; 3.1.2 Meccanismi ionici e mantenimento del potenziale, 30; 3.1.3 Potenziale d'azione, 31; 3.1.4 Fasi del potenziale d'azione, 31; 3.1.5 Propagazione del potenziale d'azione, 32	
3.2 Trasmissione sinaptica e comunicazione chimica	34
3.2.1 Potenziali presinaptici e postsinaptici, 34;	
3.2.2 Sommazione spaziale e temporale, 35	
3.3 Esocitosi e proteine	36
3.3.1 Ligandi, neurotrasmettitori e recettori, 36; 3.3.2 Plasticità sinaptica, 36	
PAROLE CHIAVE	37



4 Sviluppo ed evoluzione del cervello 38

4.1 Filogenesi e ontogenesi del sistema nervoso	38
4.1.1 Filogenesi del sistema nervoso, 38;	
4.1.2 Ontogenesi del sistema nervoso, 39	
4.2 Neuroplasticità e finestre di sviluppo	44
4.3 Traiettorie di sviluppo strutturale e funzionale del cervello	46
PAROLE CHIAVE	47



5 Contributo degli animali non umani alle neuroscienze cognitive 48

5.1 Concetto di modello e ruolo degli animali nella ricerca neuroscientifica	48
5.2 Modelli animali di patologie	49
5.3 Aspetti etici e legislativi nella ricerca animale	51
5.3.1 Approccio etologico, lavoro sul campo e paradigmi comportamentali per lo studio delle funzioni cognitive in laboratorio, 52	
5.4 Paradigmi fisiologici per neuroscienze estese	53
5.5 Tecniche di registrazione dell'attività elettrica cerebrale: unità singola, multiunità, LFP	53
5.6 Tecniche di registrazione dell'attività cerebrale: dall'EEG all'MRI	56
5.7 Tecniche di manipolazione dell'attività neurale: elettriche, optogenetiche, chemogenetiche	57
PAROLE CHIAVE	59



6 Metodi delle neuroscienze cognitive	60
6.1 Metodi per studiare i processi mentali	60
6.2 Approcci comportamentali	61
6.2.1 Misure comportamentali: tempi di risposta, accuratezza e profili d'errore, 62;	
6.2.2 Psicofisica: dalla soglia alla funzione psicometrica, 62; 6.2.3 Sensibilità vs	
criterio decisionale, 63; 6.2.4 Questionari, autovalutazioni e metacognizione, 63;	
6.2.5 Perché il comportamento resta indispensabile, 63	
6.3 Tecniche di neuroimmagine strutturale e funzionale	64
6.3.1 Risonanza magnetica nucleare o MRI, 64; 6.3.2 La tomografia a emissione	
di positroni, 66; 6.3.3 Principi dell'analisi di immagini MRI e PET, 67;	
6.3.4 Elettroencefalografia e magnetoencefalografia, 68; 6.3.5 L'analisi di	
connettività, 70	
6.4 Tecniche di stimolazione cerebrale non-invasiva	73
6.4.1 Stimolazione magnetica transcranica (TMS), 73; 6.4.2 Stimolazione elettrica	
transcranica (tES), 74; 6.4.3 Integrazione con tecniche elettrofisiologiche e di	
neuroimmagine, 76; 6.4.4 Sicurezza, limiti e sviluppi recenti, 77	
6.5 Studi clinici e approcci lesionali nell'essere umano	77
6.6 Approcci computazionali nella ricerca cognitiva	79
6.6.1 Analisi di pattern multivariata, 79; 6.6.2 Analisi di similarità	
rappresentazionale, 80; 6.6.3 Biomarcatori funzionali e inferenze inverse, 81	
6.7 Considerazioni conclusive	82

PAROLE CHIAVE

82



Esercizi interattivi



PARTE 2

Sistemi cognitivi

7 Sistemi sensoriali e percezione	84
7.1 Percezione per rilevare, comprendere e agire nell'ambiente	84
7.2 Principi generali della ricezione sensoriale e costruzione del percetto	85
7.3 Principali modelli e studi dei sistemi sensoriali	87
7.3.1 Percezione uditiva, 87; 7.3.2 Sistema somatosensoriale, 90;	
7.3.3 Sistema vestibolare, 91; 7.3.4 Interocezione, 92; 7.3.5 Sistema visivo, 93;	
7.3.6 Sistemi chimici: gusto e olfatto, 94	
7.4 Principali disturbi neuropsicologici e psichiatrici	95
7.5 Rete neurale dei sistemi sensoriali e della percezione	96
PAROLE CHIAVE	98



Esercizi interattivi

8	Dalla percezione al riconoscimento visivo	99
8.1	Definizione	99
8.2	Principali modelli e studi del riconoscimento visivo	99
	8.2.1 Il problema del riconoscimento, 100; 8.2.2 Come rappresentiamo gli oggetti?, 100; 8.2.3 Sistema generale o sistemi specializzati?, 102	
8.3	Categorie particolarmente rilevanti	102
	8.3.1 Oggetti, 102; 8.3.2 Cibi, 104; 8.3.3 Parole scritte, 104; 8.3.4 Volti, 105	
8.4	Principali disturbi neuropsicologici del riconoscimento	110
	8.4.1 Agnosie, 110; 8.4.2 Deficit selettivi del riconoscimento di specifiche categorie di stimoli, 110; 8.4.3 Prosopagnosia, 111; 8.4.4 Disturbi del riconoscimento corporeo, 111; 8.4.5 Alessia pura, 112	
8.5	Principali disturbi psichiatrici	112
8.6	Evidenze neurofisiologiche del riconoscimento visivo	113
	8.6.1 Cibi, 113; 8.6.2 Volti, 113; 8.6.3 Corpi, 113	
8.7	Rete neurale del riconoscimento visivo	115
	8.7.1 Cibi, 116; 8.7.2 Parole, 117; 8.7.3 Volti, 117; 8.7.4 Corpi, 118	
	PAROLE CHIAVE	118
9	Il linguaggio	119
9.1	Che cos'è il linguaggio	119
9.2	Definizione della funzione	119
	9.2.1 Fonetica e fonologia, 120; 9.2.2 Lessico, 120; 9.2.3 Semantica, 120; 9.2.4 Sintassi, 120; 9.2.5 Pragmatica, 121; 9.2.6 Ortografia, 121	
9.3	Principali modelli e studi del linguaggio	121
9.4	Rete neurale del linguaggio	123
	9.4.1 Due principi fondamentali, 123; 9.4.2 Dove e quando, nel cervello, 125	
9.5	Principali disturbi neuropsicologici del linguaggio	126
9.6	Principali alterazioni in disturbi psichiatrici	129
	PAROLE CHIAVE	129
10	La memoria	130
10.1	Studi cognitivi e modelli della memoria	130
	10.1.1 Come e perché ricordiamo, 132	
10.2	Principali disturbi neuropsicologici	133
	10.2.1 Disturbi di memoria conseguenti a lesione dell'MTL: la sindrome amnesica, 134	
10.3	Disturbi di memoria conseguenti a lesione frontale e parietale	137
	10.3.1 Confabulazione di memoria, 137; 10.3.2 Il neglect mnestico, 137	
10.4	Alterazioni mnestiche in disturbi psichiatrici	138
	10.4.1 Depressione, 138; 10.4.2 Schizofrenia, 139	
10.5	Rete neurale della memoria	139
	10.5.1 Codifica, 140; 10.5.2 Consolidamento, 140; 10.5.3 Recupero, 140	
	PAROLE CHIAVE	141

Esercizi interattivi



Esercizi interattivi



Esercizi interattivi



11	L'attenzione	142	
11.1	Definizione della funzione	142	
11.2	Forme di attenzione	143	
11.3	Modelli e teorie cognitive dell'attenzione	145	
11.4	Principali disturbi neuropsicologici	147	
11.5	Alterazioni attentive in disturbi psichiatrici	148	
11.6	Reti neurali dell'attenzione	149	
	11.6.1 Rete attentiva dorsale (DAN): controllo volontario e orientamento spaziale, 149; 11.6.2 Rete attentiva ventrale (VAN): riorientamento e novità, 150; 11.6.3 Il collicolo superiore, 151; 11.6.4 I nuclei talamici, 151; 11.6.5 Sistema colinergico, 152		
	PAROLE CHIAVE	152	 Esercizi interattivi
12	Funzioni esecutive	153	
12.1	Introduzione	153	
12.2	Definizione delle funzioni esecutive	153	
12.3	Principali modelli e studi delle funzioni esecutive	154	
	12.3.1 Esecutivo centrale, 154; 12.3.2 Sistema attenzionale supervisore, 155; 12.3.3 Modello di unità e diversità delle funzioni esecutive, 156; 12.3.4 Funzioni esecutive come proprietà emergenti, 157		
12.4	Basi neurali delle funzioni esecutive	158	
12.5	Funzioni esecutive lungo l'asse x	159	
12.6	Funzioni esecutive lungo l'asse y	160	
	12.6.1 Astrazione come cicli percezione–azione sempre più astratti ed estesi nel tempo, 160; 12.6.2 Astrazione come generalità di dominio, 160; 12.6.3 Astrazione come complessità relazionale, 160; 12.6.4 Astrazione come integrazione di risultati di multiple operazioni cognitive, 161; 12.6.5 Astrazione come controllo gerarchico, 161		
12.7	Funzioni esecutive lungo l'asse z	162	
	12.7.1 Reti neurali a sostegno delle funzioni esecutive, 164		
12.8	Alterazioni esecutive nei principali disturbi neuropsicologici	165	
12.9	Alterazioni esecutive in disturbi psichiatrici e altri disturbi mentali	167	
	PAROLE CHIAVE	168	 Esercizi interattivi
13	Sistema motorio e azioni	169	
13.1	Definizione del sistema motorio e delle azioni	169	
13.2	Schema del sistema motorio e delle azioni	169	
13.3	Principali modelli	170	
	13.3.1 Riflessi e controllo automatico, 170; 13.3.2 Selezione e pianificazione dell'azione, 171; 13.3.3 Reaching e grasping, 172; 13.3.4 What, where and how, 173; 13.3.5 Modelli interni e predizione, 174		
13.4	Principali disturbi neuropsicologici dell'azione	175	
	13.4.1 Imitazione, 176; 13.4.2 Uso di oggetti, 177		

13.5	Linguaggio e azione	178
13.6	Principali disturbi psichiatrici dell'azione	179
13.7	Principali malattie del sistema motorio	179
13.8	Rete neurale delle azioni	180
	PAROLE CHIAVE	182

Esercizi interattivi



14 La coscienza 183

14.1	Definizione della funzione	183
14.2	Principali modelli e studi della coscienza	184
	14.2.1 Easy problem vs hard problem, 184; 14.2.2 La coscienza e gli altri animali, 185; 14.2.3 Modello narrativo, 186; 14.2.4 Integrated Information Theory (ITT), 187; 14.2.5 Teorie Global Workspace, 188; 14.2.6 Qual è quella buona? Il progetto Cogitate Consortium, 189; 14.2.7 Coscienza come perceptual decision making, 189	
14.3	Principali disturbi neuropsicologici della coscienza	190
	14.3.1 Split-brain, 190; 14.3.2 Neglect, 192; 14.3.3 Blindsight, 192; 14.3.4 Stati di coscienza, 192	
14.4	Alterazioni della coscienza nei disturbi psichiatrici e in condizioni estreme	193
14.5	Verso il futuro: la coscienza artificiale e il cervello	193
	PAROLE CHIAVE	194

Esercizi interattivi

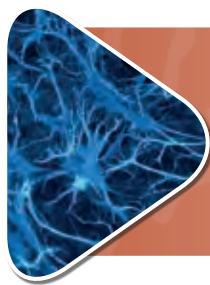


15 Le emozioni 195

15.1	Definizione	195
15.2	I principali modelli delle emozioni	196
	15.2.1 Le origini fisiologiche: James-Lange e Cannon-Bard, 196; 15.2.2 Le teorie cognitive e il ruolo della valutazione, 198; 15.2.3 Modelli dimensionali e categoriali, 198; 15.2.4 Le prospettive neurobiologiche: dal sistema limbico alle reti distribuite, 199; 15.2.5 La teoria dei marcatori somatici e la coscienza emozionale, 199; 15.2.6 La rappresentazione sociale e cognitiva delle emozioni, 200; 15.2.7 Approcci costruttivisti e predittivi, 200; 15.2.8 Verso un modello integrato, 201	
15.3	Circuiti neurali alla base delle esperienze emozionali	201
15.4	Principali disturbi neuropsicologici delle emozioni	204
	15.4.1 Sindrome da disconnessione fronto-lobica, 205; 15.4.2 Alterazioni dell'espressione e del riconoscimento emotivo, 205; 15.4.3 Deficit nella regolazione emotiva in persone con danno orbito-frontale, 205; 15.4.4 Alessitimia secondaria a lesioni cerebrali, 206	
15.5	Alterazioni emotive in disturbi psichiatrici	207
	15.5.1 Depressione maggiore e disturbo bipolare, 207; 15.5.2 Disturbo borderline di personalità, 207; 15.5.3 Disturbi d'ansia e fobie, 208	
15.6	Emozioni empatiche, sociali ed estetiche	208
	15.6.1 Intersoggettività e processi empatici, 208; 15.6.2 Schadenfreude e Glückschmerz, 209; 15.6.3 Colpa, vergogna, imbarazzo, gratitudine, orgoglio, 210; 15.6.4 Emozioni estetiche, 211	
	PAROLE CHIAVE	212

Esercizi interattivi





PARTE 3

Applicazioni e prospettive

16 Riabilitazione dei deficit cognitivi e motori: approcci neuroscientifici integrati	214
16.1 Interfaccia tra neuroscienze cognitive e riabilitazione	214
16.1.1 Diaschisi, 214; 16.1.2 Deficit come processo dinamico ed evolutivo, 215	
16.2 Neurostimolazione non invasiva (TMS, tDCS, tACS) in riabilitazione	217
16.2.1 Interazioni tra farmaci e interventi riabilitativi, 218;	
16.2.2 Protocolli di TMS, 219	
16.3 Riabilitazione dei deficit cognitivi: evidenze di efficacia	220
16.3.1 Adattamento prismatico, 221;	
16.3.2 Paradigmi VNS, 222	
16.4 Riabilitazione dei disturbi motori: evidenze di efficacia	223
PAROLE CHIAVE	224
Bibliografia	225
Elenco degli acronimi	257
Indice analitico	261



Esercizi interattivi

Le risorse digitali

A questo indirizzo sono disponibili le risorse digitali di complemento al libro:

universita.zanichelli.it/rumiati

Per accedere alle risorse protette è necessario registrarsi su **my.zanichelli.it** inserendo il codice di attivazione personale che si trova sull'etichetta adesiva nella prima pagina del libro.

Dal sito del libro è possibile:

- trovare il link per i **Test interattivi di autovalutazione** per ogni capitolo;
- accedere direttamente a **laZ Ebook**, l'app che permette di leggere la versione digitale del libro su computer, tablet e smartphone.

All'interno di **laZ Ebook** è possibile:

- **scrivere, sottolineare** e inserire **note**;
- usare il **formato liquido** e gli strumenti per l'inclusione e lo studio come la **sintesi vocale**, la **traduzione** e **laZ mappe**;
- **personalizzare la lettura**, cambiando il colore del testo e della pagina, i margini e l'interlinea.

Le risorse digitali sono disponibili per chi acquista il libro nuovo. L'accesso all'Ebook e alle risorse digitali protette è personale, non condivisibile e non cedibile, né autonomamente né con la cessione del libro cartaceo.

Prefazione

Negli ultimi quarant'anni le neuroscienze cognitive hanno conosciuto uno sviluppo senza precedenti. È aumentato il numero di riviste specializzate, di pubblicazioni scientifiche, di programmi di finanziamento e di manuali universitari dedicati alla disciplina.

Parallelamente, i progressi della neuroimmagine, della neurofisiologia, della genetica, della modellistica computazionale e, più recentemente, dell'intelligenza artificiale hanno ampliato le possibilità di studiare le relazioni tra cervello, mente e comportamento. Le neuroscienze cognitive sono oggi uno dei campi più dinamici della ricerca contemporanea, con ricadute che spaziano dalla medicina all'educazione, dalla riabilitazione alle tecnologie digitali.

Nate dall'incontro di discipline diverse – neuroscienze, psicologia, medicina, linguistica, informatica, filosofia e, più recentemente, intelligenza artificiale – le neuroscienze cognitive hanno fatto dell'integrazione il proprio tratto distintivo.

Nessuna di queste discipline, da sola, è infatti sufficiente a spiegare come il cervello dia origine alla percezione, alla memoria, al linguaggio, alle emozioni, all'azione o alla coscienza. Il dialogo tra discipline diverse non rappresenta quindi un semplice arricchimento, ma costituisce il metodo stesso delle neuroscienze cognitive.

La rapida evoluzione della disciplina e la sua natura interdisciplinare hanno reso sempre più evidente la necessità di strumenti didattici capaci di integrare conoscenze provenienti da ambiti diversi.

Questo manuale nasce con questo obiettivo ed è frutto dell'esperienza scientifica e didattica delle sue autrici e dei suoi autori, maturata nel corso di molti anni di ricerca e di insegnamento presso università e centri di ricerca in Italia e all'estero.

Si propone di offrire a studentesse e studenti, docenti e ricercatrici e ricercatori una visione organica delle principali acquisizioni delle neuroscienze cognitive, senza rinunciare alla complessità che caratterizza questo campo di studi.

I capitoli seguono un percorso logico, i modelli sembrano succedersi in modo lineare e le conoscenze appaiono consolidate. La ricerca scientifica, tuttavia, procede raramente così. È fatta anche di intuizioni, risultati inattesi, ipotesi abbandonate, teorie che convivono e competono tra loro e nuove tecnologie che inducono a rivedere idee considerate acquisite. Ogni capitolo di questo volume rappresenta quindi non un punto di arrivo, ma la fotografia di un campo in continua evoluzione e, come tale, inevitabilmente provvisoria.

Molto è stato compreso negli ultimi decenni, ma altrettanto resta ancora da scoprire.

Le sfide che attendono le neuroscienze cognitive non riguarderanno soltanto lo sviluppo di tecnologie sempre più sofisticate, ma soprattutto la capacità di integrare dati e livelli diversi di analisi, costruire modelli in grado di spiegare e prevedere il comportamento umano e tradurre le conoscenze di base in applicazioni utili per la salute, l'educazione e la società. Il progresso della disciplina dipenderà sempre meno dall'accumulo di nuovi dati e sempre più dalla capacità di integrarli e interpretarli all'interno di modelli teorici coerenti. Ci auguriamo che questo manuale possa offrire a lettrici e lettori gli strumenti per comprendere le conoscenze attuali e, soprattutto, per affrontare con spirito critico gli sviluppi futuri delle neuroscienze cognitive.

Autrici e autori

[in ordine alfabetico]

A cura di **Raffaella I. Rumiati** e **Giuseppe di Pellegrino**.

Salvatore Maria Aglioti

Dipartimento di Psicologia
Sapienza Università di Roma
Capitolo 15

Irene Altarelli

Dipartimento di Medicina dei sistemi
Università degli Studi di Roma
Tor Vergata
Capitolo 4

Alessio Avenanti

Dipartimento di Psicologia
“Renzo Canestrari”
Alma Mater Studiorum
Università di Bologna
Capitolo 6

Caterina Bertini

Dipartimento di Psicologia
“Renzo Canestrari”
Alma Mater Studiorum
Università di Bologna
Capitolo 11

Nicola Binetti

Dipartimento di Medicina dei sistemi
Università degli Studi di Roma
Tor Vergata
Capitolo 7

Luca Bonini

Dipartimento di Medicina e chirurgia
Università degli Studi di Parma
Capitolo 5

Elisa Ciaramelli

Dipartimento di Psicologia
“Renzo Canestrari”
Alma Mater Studiorum
Università di Bologna
Capitolo 10

Corrado Corradi Dell’Acqua

Dipartimento di Psicologia
e scienze cognitive
Università degli Studi di Trento
Capitolo 6

Davide Crepaldi

Dipartimento di Scienze del sistema
nervoso e del comportamento
Università di Pavia
Capitolo 9

Giuseppe di Pellegrino

Dipartimento di Psicologia
“Renzo Canestrari”
Alma Mater Studiorum
Università di Bologna
Capitoli 2, 3, 8, 12

Anna Gui

Dipartimento di Medicina dei sistemi
Università degli Studi di Roma
Tor Vergata
Capitolo 4

Marco Marelli

Dipartimento di Psicologia
Università degli Studi di Milano
Bicocca
Capitolo 9

Bianca Monachesi

Scuola internazionale superiore
di studi avanzati (SISSA)
Capitolo 7

Massimiliano Oliveri

Dipartimento di Biomedicina,
neuroscienze e diagnostica avanzata
Università degli Studi di Palermo
Capitolo 16

Andrea Ravignani

Dipartimento di Neuroscienze umane
Università degli Studi di Roma
Tor Vergata
Capitolo 5

Vincenzo Romei

Dipartimento di Psicologia
“Renzo Canestrari”
Alma Mater Studiorum
Università di Bologna
Capitolo 11

Raffaella I. Rumiati

Scuola internazionale superiore
di studi avanzati (SISSA)
Capitoli 1, 3, 8, 13, 14

Pietro Perconti

Dipartimento di Scienze cognitive,
psicologiche, pedagogiche
e degli studi culturali
Università degli Studi di Messina
Capitolo 14

Giorgia Silani

Department of clinical
and health psychology
Universität Wien
Capitolo 15

Marco Sperduti

Dipartimento di Medicina dei sistemi
Università degli Studi di Roma
Tor Vergata
Capitolo 10

Marco Tamietto

Dipartimento di Psicologia
Università degli Studi di Torino
Capitolo 7

Antonino Vallesi

Dipartimento di Neuroscienze
Università di Padova
Capitolo 12

4.1 Filogenesi e ontogenesi del sistema nervoso

L'obiettivo del capitolo è quello di fornire agli studenti una panoramica chiara delle principali tappe dello sviluppo cerebrale, sia dal punto di vista evolutivo (filogenesi) sia da quello individuale (ontogenesi), con attenzione agli aspetti di plasticità, ai periodi sensibili e alle traiettorie di sviluppo del cervello dal punto di vista anatomico e funzionale. Verranno evidenziati gli aspetti neurocognitivi più rilevanti e il contributo delle neuroscienze allo studio dello sviluppo cerebrale. Il primo argomento che trattiamo è la filogenesi del sistema nervoso.

4.1.1 Filogenesi del sistema nervoso

La **filogenesi** (dal greco *phylon*, “tipo” o “tribù”, e *genesis*, “nascita”) studia la storia evolutiva degli organismi e le relazioni che intercorrono tra le specie. Attraverso il confronto di caratteristiche anatomiche, funzionali e genetiche, la filogenesi ricostruisce quali organismi si siano originati da un antenato comune e in quale ordine temporale si siano differenziate le varie linee evolutive. Nel regno animale si utilizza ancora la classificazione introdotta dallo scienziato svedese Carlo Linneo (1707-1778) (Linnaeus, 1758), che suddivide gli organismi in regno, classe, ordine, famiglia, genere e specie. Gli esseri umani, per esempio, appartengono alla specie *Homo sapiens*, del genere *Homo*, della famiglia degli ominidi, dell'ordine dei primati, della classe dei mammiferi e del regno degli animali.

La filogenesi moderna si basa in larga misura sulla genetica. Il confronto tra sequenze di **acido deossiribonucleico (DNA, DeoxyriboNucleic Acid)** tra specie diverse permette infatti di stimare con precisione quanto due organismi siano imparentati e quanto recentemente nella storia evolutiva degli esseri viventi terrestri si sia collocato il loro antenato comune. Il DNA contiene le istruzioni per lo sviluppo e per il funzionamento dell'organismo, codificate nella sequenza di basi azotate che lo compongono; esso regola la produzione di proteine. Le cellule conservano il DNA nel loro nucleo, proteggendolo e trasmettendolo alla discendenza. L'evoluzione si fonda sull'idea che le caratteristiche genetiche che aumentano la sopravvivenza e la capacità riproduttiva degli organismi tendono a conservarsi nel tempo, mentre quelle meno vantaggiose vengono progressivamente eliminate. Le regioni di DNA condivise da gruppi molto ampi di organismi indicano funzioni fondamentali per la vita; al contrario, le sequenze presenti soltanto in specie affini ma non in specie più distanti filogeneticamente, rivelano caratteristiche peculiari del genere o della specie. Attraverso il confronto della struttura del DNA e del funzionamento del sistema nervoso in specie diverse possiamo quindi ricostruire quali aspetti del cervello umano derivano dai nostri antenati e quali siano invece esclusivi della nostra specie.

Gli studi filogenetici hanno permesso di individuare alcune caratteristiche comuni ai sistemi nervosi dei vertebrati, il gruppo di classi simili (subphylum) cui appartiene l'essere umano. Tutti i vertebrati, infatti, sviluppano il sistema nervoso a partire da un **tubo neurale embrionale**, la cui estremità anteriore cresce fino a formare il cervello. Inoltre, in tutti gli organismi vertebrati il sistema nervoso è organizzato in

una porzione centrale, formata dal cervello e dal midollo spinale, e una porzione periferica. Il cervello dei vertebrati presenta strutture con una **disposizione gerarchica**, tale per cui le regioni superiori modulano e coordinano l'attività delle regioni inferiori. È inoltre simmetricamente suddiviso in due emisferi e comprende coppie di nervi spinali che si diramano dai diversi segmenti del midollo. Anche la **lateralizzazione delle funzioni**, cioè la specializzazione di alcune funzioni in specifiche aree ed eventualmente in uno solo dei due emisferi cerebrali, rappresenta una caratteristica comune ai vertebrati.

Il confronto tra specie diverse ha mostrato come la struttura del cervello si sia modificata nel corso dell'evoluzione, rivelando un aumento progressivo della complessità del cervello nelle classi animali comparse più recentemente, come quella dei mammiferi. Infatti, i rettili possiedono una corteccia cerebrale relativamente semplice, formata da tre strati. Nei mammiferi, comparsi più tardi nella storia evolutiva, la **corteccia cerebrale** presenta sei strati e occupa una porzione molto più ampia dell'encefalo, svolgendo funzioni cognitive superiori. In specie meno encefalizzate, come pesci, anfibi e rettili, alcune aree subcorticali svolgono funzioni di integrazione sensomotora che, nei mammiferi, vengono invece elaborate prevalentemente dalla corteccia.

Confrontando la struttura di cervelli di diverse famiglie appartenenti all'ordine dei primati, si è verificato che l'espansione della corteccia aumenta per quelle più evolute. La corteccia cerebrale umana, infatti, costituisce una frazione del volume totale del cervello molto maggiore rispetto agli altri primati, specialmente la corteccia prefrontale che è responsabile per le funzioni cognitive superiori (Donahue et al., 2018). L'evoluzione ha favorito in particolare la crescita degli strati più esterni della corteccia, responsabili di funzioni associative complesse. Questa espansione è strettamente legata allo sviluppo di capacità tipicamente umane, come la trasmissione culturale, il linguaggio articolato e l'uso avanzato degli strumenti, tutte funzioni che richiedono una sofisticata elaborazione corticale.

Lo studio comparativo dei crani fossili delle diverse specie del genere *Homo*, *Homo habilis*, *Homo erectus* e *Homo sapiens*, mostra che il volume cerebrale degli ominidi ha iniziato ad aumentare circa tre milioni di anni fa. Tuttavia, tale aumento non corrisponde immediatamente a una crescita altrettanto rapida della complessità culturale, che infatti si manifesta pienamente solo negli ultimi diecimila anni. L'**espansione cerebrale** può essere interpretata come un vantaggio evolutivo: un cervello più grande favorisce l'innovazione comportamentale, migliora le strategie di sopravvivenza, amplia le reti sociali e permette un uso più efficiente degli strumenti. Inoltre, individui con capacità cognitive più complesse, espressività sociale e creatività maggiore potrebbero risultare più attraenti come partner, favorendo la trasmissione alla prole delle componenti genetiche che codificano per un cervello più sviluppato.

Un'altra osservazione importante è che le regioni del cervello ampliatesi maggiormente nel corso dell'evoluzione sono anche quelle che si sviluppano più tardi durante l'ontogenesi. Ciò suggerisce che risultati evolutivi complessi, come l'aumento delle funzioni cognitive superiori, siano stati ottenuti prolungando le fasi finali dello sviluppo neuronale, durante le quali si espandono soprattutto le aree corticali associative. La prospettiva filogenetica ha permesso quindi di ricostruire quali meccanismi del neurosviluppo siano condivisi da molte specie e quali invece siano esclusivi dell'*Homo sapiens*, contribuendo così a individuare i processi attraverso cui si sviluppa l'organizzazione cerebrale negli esseri umani.

4.1.2 Ontogenesi del sistema nervoso

Formazione delle diverse strutture cerebrali

Nel corso dello sviluppo embrionale, il sistema nervoso prende forma a partire da una singola cellula: lo **zigote**. Dopo la fecondazione, lo zigote inizia rapidamente a dividersi, dando origine a una piccola sfera di cellule chiamata **morula**. Con il progredire delle divisioni e la riorganizzazione interna delle cellule si forma la **blastocisti**, che succes-

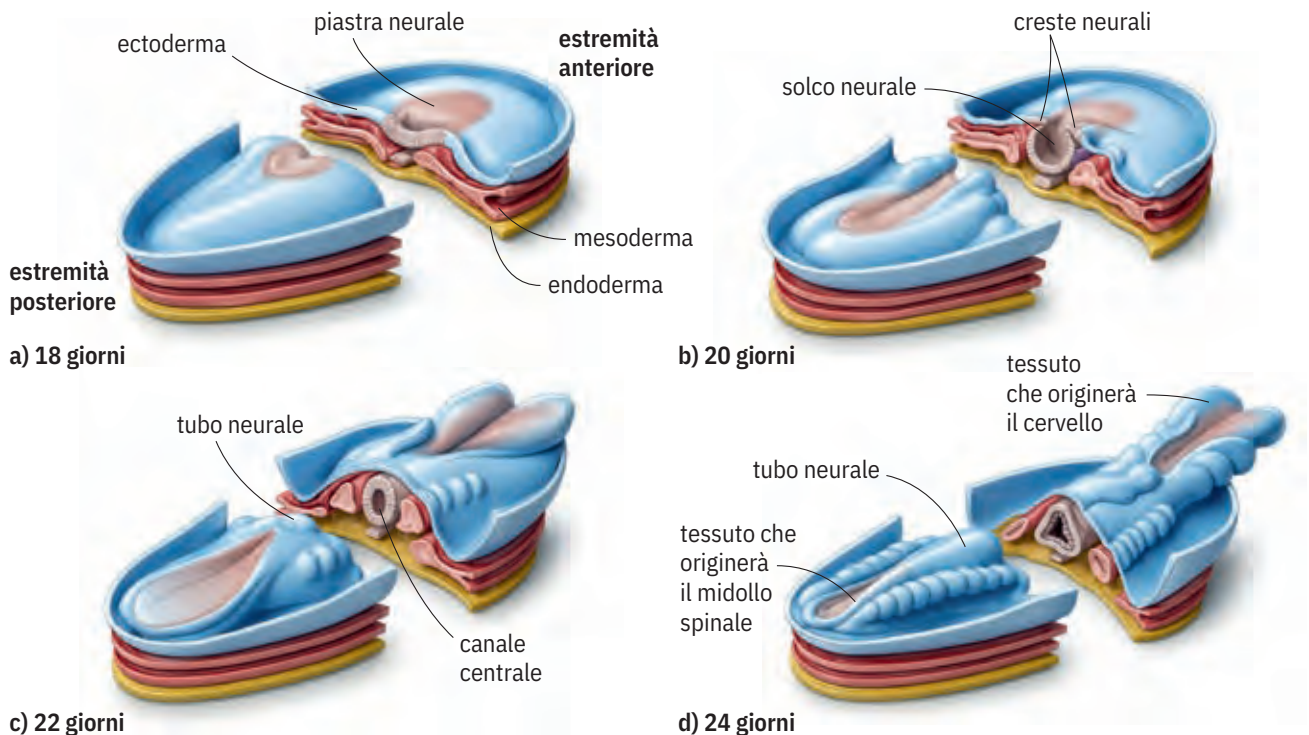


Figura 4.1 ■ Sviluppo del sistema nervoso nell'embrione umano. Durante la terza settimana gestazionale, uno dei tre foglietti di cellule, l'ectoderma, si ispessisce e si curva fino a dare origine al tubo neurale. Successivamente dal tubo neurale avranno origine il midollo spinale e le diverse strutture cerebrali. Nella figura, sono indicati come riferimento temporale i giorni postconcepimento.

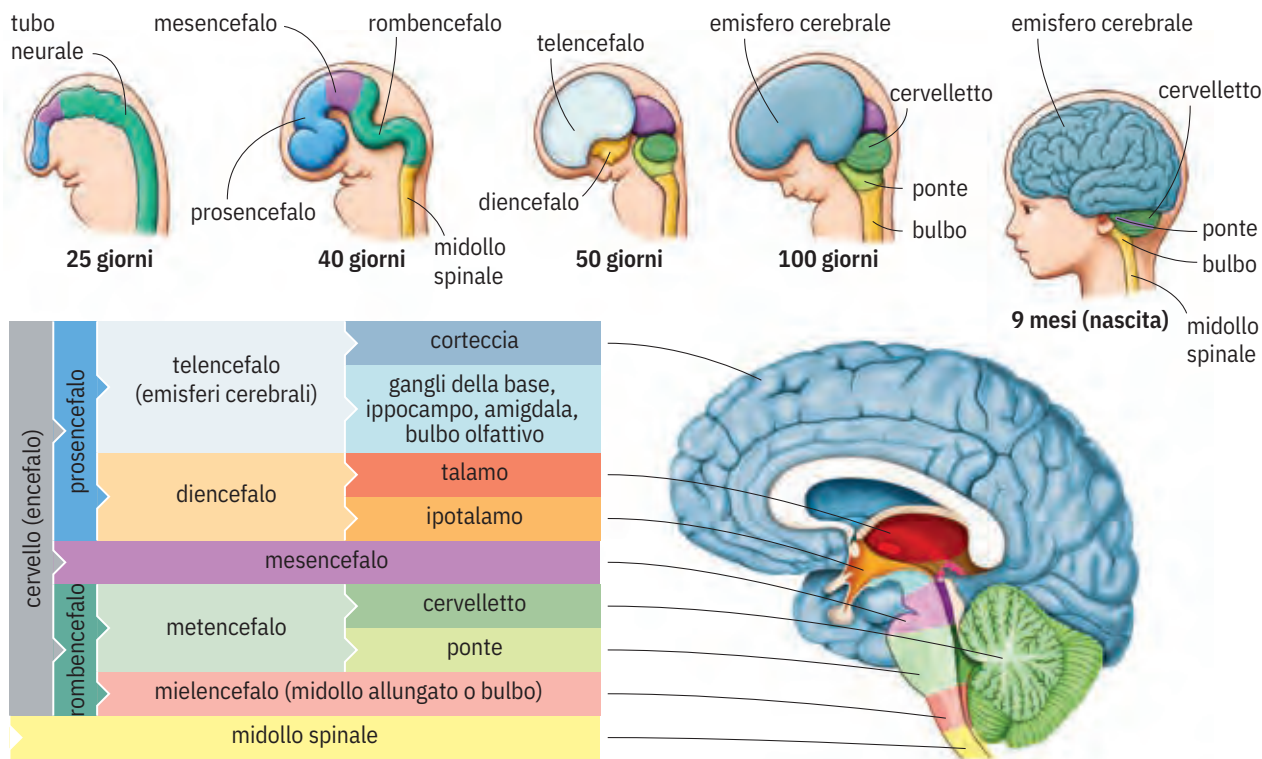
sivamente darà origine ai tre **foglietti germinali** (ectoderma, mesoderma ed endoderma) da cui si svilupperanno tutti i tessuti dell'organismo. Tra questi, l'**ectoderma** riveste un ruolo cruciale per la formazione del sistema nervoso. In una fase precoce dello sviluppo embrionale, intorno ai 18 giorni postconcepimento, una porzione dell'ectoderma si ispessisce e dà origine a una struttura ovale appiattita chiamata **piastra neurale** (Figura 4.1). La piastra si incurva progressivamente fino a formare un solco, intorno al ventesimo giorno di vita embrionale. Ai margini del tubo si trovano le **creste neurali**, da cui prenderanno origine molte strutture del sistema nervoso periferico, come i gangli spinali e i nervi autonomici. Infine, intorno ai 22 giorni postconcepimento, le creste si avvicinano fino a formare un tubo chiuso: il **tubo neurale**, che rappresenta l'abbozzo primitivo del sistema nervoso centrale.

Dal 24esimo giorno, l'estremità anteriore del tubo neurale inizia a espandersi formando tre vescicole cerebrali primarie, che daranno origine a strutture identificabili, verso i 40 giorni, come **prosencefalo**, **mesencefalo** e **rombencefalo**. Queste strutture rappresentano i precursori delle principali divisioni del cervello adulto.

A partire dai 50 giorni dopo il concepimento, a livello del prosencefalo si cominciano a distinguere il telencefalo, che darà origine agli emisferi cerebrali, e il diencefalo, che includerà strutture profonde quali talamo e ipotalamo; il rombencefalo, invece, si differenzierà in metencefalo e mielencefalo, da cui deriveranno il **cervelletto**, il **ponte** e il **bulbo** (Figura 4.2).

Quando la struttura del sistema nervoso centrale si è definita nei suoi elementi fondamentali, intorno alla decima settimana gestazionale, l'embrione entra nella fase fetale, che si estende fino alla nascita. Lo sviluppo cerebrale prenatale prosegue senza interruzioni dalla decima settimana fino alla 41esima, caratterizzandosi per:

- un'intensa proliferazione neuronale e gliale (**neurogenesi** e **differenziamento**);
- la migrazione delle cellule nervose verso le loro destinazioni definitive per la formazione della corteccia cerebrale (**corticogenesi**);
- la progressiva formazione delle connessioni sinaptiche che costruiranno l'architettura funzionale del cervello umano (**sinaptogenesi**);



- l'eliminazione di determinate cellule neuronali (**apoptosi**);
- il riarrangiamento dei circuiti corticali in seguito a questa selezione (**rimodellamento sinaptico**).

Origine e sviluppo delle diverse tipologie di cellule cerebrali

La neurogenesi e il differenziamento delle cellule cerebrali cominciano già dalla quarta settimana gestazionale, quando le cellule del tubo neurale cominciano a dividersi attraverso un processo chiamato mitosi dando origine ai diversi tipi di cellule cerebrali. Il cervello umano è composto principalmente da neuroni e cellule gliali. I neuroni, eccitatori e inibitori, regolano la trasmissione dei segnali, mentre le cellule gliali supportano lo sviluppo e il funzionamento dei circuiti cerebrali. La neurogenesi consiste nella produzione di neuroni e cellule gliali a partire dalle cellule staminali situate nella zona centrale (ventricolare) del tubo neurale, anche dette **cellule radiali gliali** perché si dispongono a raggio dalla superficie interna a quella esterna del tubo neurale. Le cellule radiali gliali inizialmente si dividono in modo simmetrico per aumentare il loro numero e ampliare il pool progenitore.

Si crea così, nella parte interna del cervello fetale, uno strato di cellule compatte detto zona o strato ventricolare da cui origineranno cellule progenitrici neurali e gliali, che a loro volta daranno origine ai neuroni e alle cellule gliali. Infatti, a partire dalla sesta settimana postconcepimento, le cellule radiali gliali iniziano a dividersi in modo asimmetrico (Jernigan e Stiles, 2017), generando sia nuove cellule radiali gliali (che continueranno a dividersi e a produrre nuove cellule) sia cellule progenitrici neurali e gliali (**Figura 4.3a**).

Questo processo, chiamato differenziamento, è guidato da segnali molecolari interni ed esterni che inducono la comparsa di sottotipi cellulari diversi, ciascuno con funzioni specifiche legate ai geni che vengono espressi. Questi segnali molecolari sono anch'essi regolati geneticamente e sembrano essere strettamente legati al momento e al luogo in cui avviene la nascita delle cellule. La produzione di neuroni eccitatori (inclusi quelli glutamatergici che producono il principale neurotrasmettitore ec-

Figura 4.2 ■ La formazione delle diverse strutture cerebrali umane. In alto sono illustrate le fasi dello sviluppo del sistema nervoso centrale nel periodo prenatale, dal 25 giorni postconcepimento alla nascita. In basso a sinistra, schema con la suddivisione delle strutture cerebrali che si originano da prosencefalo, mesencefalo e rombencefalo. In basso a destra, sezione medio-sagittale del cervello adulto, e posizione delle strutture indicate nello schema a sinistra.

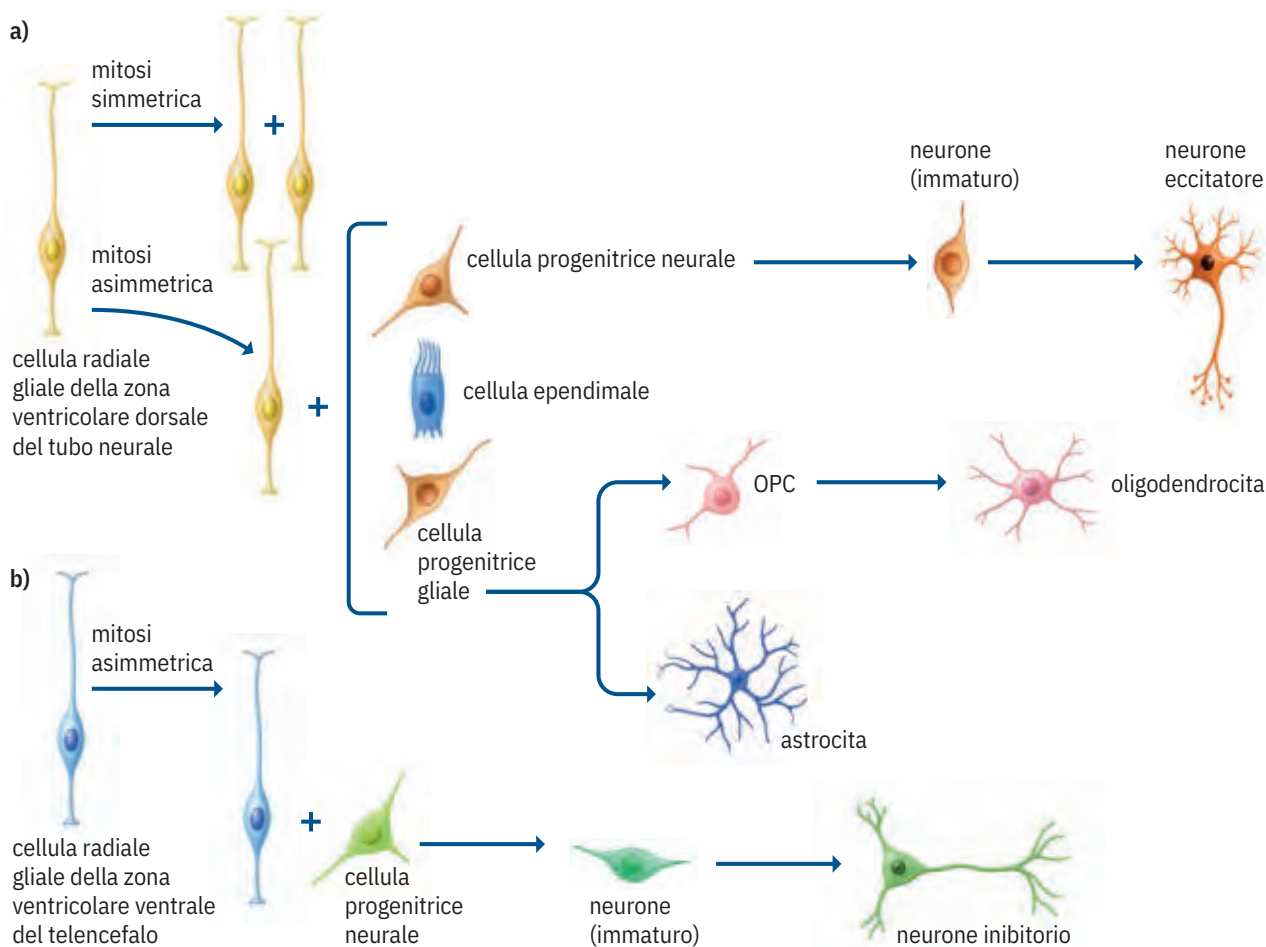


Figura 4.3 ■ Nascita, differenziamento e maturazione delle cellule del sistema nervoso centrale. Le cellule radiali gliali inizialmente si dividono in modo simmetrico e poi asimmetrico dando origine a cellule progenitrici neurali e gliali che successivamente si differenzieranno in neuroni e cellule gliali. **(a)** Indica il differenziamento delle cellule radiali gliali della zona ventricolare dorsale del tubo neurale, **(b)** delle cellule gliali della zona ventricolare ventrale del telencefalo.

citatorio, il **glutammato**) e inibitori (che secernono **acido γ -amminobutirrico, GABA, Gamma-AminoButyric Acid**, perciò definiti GABAergici) a partire dai progenitori neurali umani avviene prima e durante la migrazione cellulare (vedi oltre) e si protrae fino a metà del secondo trimestre (Delgado et al., 2022). La maggior parte dei neuroni che costituiscono il cervello viene generata in epoca prenatale, a eccezione dei neuroni del bulbo olfattivo e del giro dentato dell'ippocampo, una struttura fondamentale per la memoria, che verranno prodotte per tutta la vita.

Il completamento della neurogenesi consente alla popolazione di cellule radiali gliali di cominciare a produrre in maggior numero cellule progenitrici gliali, rispetto a quelle neurali (cosiddetto *temporal glial switch*). Questo fa sì che si inizino a produrre altri tipi cellulari essenziali per l'organizzazione e il funzionamento del cervello, ovvero le cellule gliali, quali:

- astrociti;
- cellule precursori degli oligodendrociti e oligodendrociti;
- cellule ependimali;
- cellule microgliali.

Gli **astrociti**, che sono le cellule gliali più numerose del cervello, iniziano a formarsi solo nella seconda metà della gestazione, quando la maggior parte dei neuroni è già nata. Gli astrociti promuovono attivamente la formazione delle sinapsi e la modulazione dell'attività dei neuroni, risultando fondamentali per l'organizzazione delle reti neurali. Le cellule precursori degli oligodendrociti (OPC, *Oligodendrocyte Precursor Cells*) proliferano e migrano in tutto il cervello in sviluppo. Gli **oligodendrociti** compaiono a partire dal secondo trimestre di gestazione quando le OPC iniziano a differenziarsi e matura-

14.1 Definizione della funzione

Da sempre filosofi, scienziati e scrittori si sono interrogati su cosa significhi essere consapevoli e su come l'esperienza soggettiva prenda forma. La **coscienza** è l'esperienza più immediata della nostra vita mentale, ma resta anche tra i fenomeni più difficili da spiegare. Per la sua complessità teorica e metodologica, la coscienza è stata affrontata da punti di vista diversi: dalla riflessione filosofica alla ricerca scientifica, fino alla letteratura e alla fantascienza, che hanno immaginato intelligenze artificiali coscienti, mondi virtuali e stati alterati di coscienza.

Oggi la coscienza non è più soltanto oggetto di riflessione filosofica, ma è diventata un tema di ricerca sperimentale. La “scienza della coscienza” viene affrontata con approcci diversi: l'informatica e l'intelligenza artificiale costruiscono modelli matematici e simulazioni delle funzioni cognitive consapevoli; la fisica propone ipotesi quantitative sull'emergere della coscienza; la psicologia cognitiva sviluppa modelli funzionali dei processi coscienti, indipendentemente dalla loro implementazione neurale. Anche la filosofia si è avvicinata alla sperimentazione, dando origine alla cosiddetta **filosofia sperimentale** (**experimental philosophy**, o **x-phi**), che esamina le intuizioni e i giudizi dei non esperti su che cosa siano e come funzionino la mente e la coscienza.

Se si vuole davvero comprendere la coscienza, è però necessario studiare i meccanismi cerebrali che la rendono possibile. A questo scopo, le neuroscienze hanno portato la coscienza in laboratorio, sviluppando modelli teorici e mettendoli alla prova mediante tecniche di neuroimmagine e di neurofisiologia. Sebbene il problema non sia stato ancora risolto in modo definitivo, nel capitolo verranno presentate le principali proposte teoriche.

Nello studio della coscienza è utile distinguere due aspetti complementari: il livello di coscienza, cioè il grado di vigilanza o responsività dell'organismo, e i contenuti della coscienza, ossia ciò di cui siamo consapevoli in un determinato momento. Questa distinzione sarà particolarmente importante per comprendere sia i disturbi della coscienza sia le principali teorie neuroscientifiche.

Dal punto di vista delle neuroscienze cognitive, la coscienza può essere definita come l'esperienza soggettiva che accompagna la nostra vita mentale ed emerge dall'attività integrata di sistemi cerebrali distribuiti. Non è una condizione statica e unitaria, ma un processo dinamico e multilivello, modellato dall'evoluzione per permettere un'interazione flessibile con l'ambiente.

Accanto alla consapevolezza esplicita, operano sistemi impliciti che elaborano informazioni al di sotto della soglia della coscienza. Questi processi interagiscono costantemente con i contenuti consapevoli, influenzando pensieri, decisioni, emozioni e azioni. Comprendere come alcune di queste elaborazioni diventino accessibili alla coscienza rappresenta uno degli obiettivi centrali delle neuroscienze cognitive.

Rispetto ad altre funzioni cognitive, come memoria, attenzione, percezione e linguaggio, la coscienza presenta tre caratteristiche peculiari:

- come prima caratteristica, essa contribuisce più di tutte all'identità personale di ciascuno. Possiamo immaginarci – malvolentieri – privi di vista, udito, linguaggio o at-



Figura 14.2 ■ Il test della macchia e il riconoscimento di sé allo specchio (Gallup, 1970). (a) Esposizione allo specchio in assenza di marcature corporee. (b) Applicazione di una macchia visibile su una parte del corpo non direttamente osservabile. (c) Comparsa di una risposta autodiretta alla vista della macchia riflessa, indicativa del riconoscimento di sé.

lo attraverso lo specchio, e nell'osservare se l'animale reagisce alla discrepanza percettiva (Figura 14.2). Poche specie animali sono in grado di superare il test della macchia. Tra queste figurano i primati superiori (scimpanzè, oranghi, gorilla e bonobo). Lo superano anche alcune specie di scimmie del Nuovo Mondo (come i cebi cappuccini, *Cebus capucinus*), uccelli (come le gazze ladre, *Pica pica*), e mammiferi terrestri e marini, tra cui elefanti e delfini (Perconti, 2008).

Fino a poco tempo fa si riteneva che la distribuzione di questa capacità tra le varie specie fosse spiegabile sulla base della vicinanza evolutiva con l'essere umano: quanto più una specie è prossima a noi da un punto di vista evolutivo, tanto maggiore è la probabilità che sappia riconoscersi allo specchio o, nelle specie in cui la vista non rappresenta la modalità sensoriale dominante, di superare una versione olfattiva o tattile, dello stesso test. Secondo una teoria più recente e plausibile, la capacità di riconoscere il proprio corpo varia in funzione del grado di socialità della specie. Studi comparativi hanno mostrato, per esempio, che tra due specie di serpenti strettamente imparentate, dal punto di vista evolutivistico, soltanto quella più sociale supera il test nella versione olfattiva (Freiburger et al., 2024).

14.2.3 Modello narrativo

Se anche gli altri animali possiedono una forma di coscienza corporea, rimane aperto il problema di quale sia la forma della **coscienza riflessiva**, ossia quella forma di coscienza che nell'introspezione umana prende la forma del flusso di coscienza. Per cercare di rispondere a queste domande, sono stati sviluppati diversi modelli teorici della coscienza, ciascuno con i propri punti di forza e limiti.

Il filosofo Daniel Dennett ha proposto il modello delle versioni multiple (*multiple drafts model*) (1991), secondo cui la coscienza non è un centro unitario in cui tutto converge, ma il risultato dell'integrazione di processi cognitivi distribuiti.

Questi processi producono una narrazione coerente che ci fa percepire l'esperienza come un flusso continuo, pur essendo in realtà il risultato di attività parallele e frammentarie. Questa impostazione ha aperto la strada all'orientamento dell'illusionismo (Frankish, 2016), che interpreta la coscienza fenomenica come un'impressione ingannevole generata dall'organizzazione funzionale della mente.

Gazzaniga ha elaborato una teoria neuroscientifica su come potrebbe operare il modello narrativo nel cervello, introducendo il concetto di "interprete" (*interpreter*), con cui descrive la tendenza dell'emisfero sinistro a costruire spiegazioni coerenti delle proprie azioni e percezioni, anche quando le informazioni a disposizione sono incomplete o contraddittorie.

Un esempio classico riguarda l'esperimento in cui a un individuo split-brain (► Paragrafo 14.3.1) venivano mostrati due stimoli diversi: una zampa di gallina nell'emicampo visivo destro (elaborata dall'emisfero sinistro) e una pala da neve nell'emicampo visivo sinistro (elaborata dall'emisfero destro) (Figura 14.3). Alla richiesta di indicare oggetti associati, la mano sinistra (controllata dall'emisfero destro) sceglieva correttamente



Figura 14.3 ■
L'“interprete” dell'emisfero sinistro nei soggetti split-brain. In un soggetto split-brain, stimoli diversi presentati nei due emicampi visivi guidano risposte corrette ma indipendenti delle due mani. Quando viene richiesta una spiegazione del comportamento, l'emisfero sinistro costruisce una narrazione coerente ma non basata sull'effettiva informazione che ha guidato la risposta, evidenziando il ruolo dell'“interprete” nella costruzione dell'esperienza cosciente.

la pala, mentre la mano destra (controllata dall'emisfero sinistro) sceglieva una gallina. Alla domanda di spiegare questa scelta, l'emisfero sinistro produceva una narrazione apparentemente plausibile: «Ho preso la pala perché serve a pulire il pollaio». Questo fenomeno mostra che la coscienza non è una registrazione passiva della realtà, ma il risultato di un processo attivo in cui il cervello integra le informazioni e costruisce una narrazione coerente dell'esperienza, grazie al ruolo dell'“interprete”.

14.2.4 Integrated Information Theory (ITT)

Negli ultimi decenni, il dibattito neuroscientifico sulla coscienza si è arricchito di modelli teorici che hanno cercato di formulare ipotesi empiricamente verificabili mediante tecniche come l'EEG, la fMRI o TMS (► Capitolo 6). Tra questi, un ruolo particolarmente centrale è stato assunto dalla **GNWT** (*Global Neuronal Workspace Theory*) dei neuroscienziati francesi Stanislas Dehaene, Lionel Naccache e Jean-Pierre Changeux (Dehaene et al., 2011; Dehaene e Changeux, 2011) e dalla **ITT** (*Integrated Information Theory*) dello psichiatra Giulio Tononi (Tononi e Koch, 2015), che rappresentano due dei quadri teorici più influenti e operazionalizzati nel panorama attuale. Accanto a questi modelli si collocano altre proposte rilevanti, come la **RPT** (*Recurrent Processing Theory*) dello psicologo olandese Victor Lamme (2006), le **HOTT** (*Higher-Order Thought Theories*; Rosenthal, 2005; Carruthers, 2011), nonché approcci più recenti come il **predictive processing** (Friston, 2010; Seth, 2014) e la **AST** (*Attention Schema Theory*) del neuroscienziato Michael Graziano (2019). Nel seguito di questo capitolo ci concentreremo in modo approfondito sulla GNWT e sulla IIT, poiché esse offrono, pur da prospettive diverse, esempi particolarmente chiari di come una teoria della coscienza possa essere tradotta in ipotesi neuroscientifiche testabili.

Secondo la IIT, la coscienza corrisponde alla capacità di un sistema di integrare l'informazione in un insieme unitario. Il concetto centrale è quello di informazione integrata (Φ): un sistema è cosciente nella misura in cui i suoi stati non sono riconducibili alla somma delle parti. In questa prospettiva, la coscienza non dipende tanto da specifiche aree cerebrali, quanto dalla rete di connessioni che consente un'elevata integrazione dell'attività neurale. La teoria inoltre attribuisce un ruolo privilegiato alla corteccia posteriore, considerata particolarmente adatta a sostenere l'esperienza cosciente.

14.2.5 Teorie Global Workspace

La Global Workspace Theory fu proposta originariamente dal ricercatore della coscienza Bernard Baars (1988), introduce un'analogia tra la coscienza e un "teatro mentale". In questa metafora, le informazioni che diventano coscienti sono quelle che riescono a raggiungere il palcoscenico dell'attenzione, rendendosi così accessibili a un insieme ampio di processi cognitivi, come la memoria di lavoro, il linguaggio e la decisione. Al contrario, le informazioni che restano dietro le quinte rimangono inconse, pur continuando a influenzare il comportamento.

Su questa base, Dehaene e colleghi hanno sviluppato la GNWT (Figura 14.4), che individua una rete neurale distribuita – comprendente in particolare aree prefrontali e parietali – come substrato della coscienza. Secondo questo modello, uno stimolo diventa cosciente quando, grazie all'attenzione, viene amplificato e raggiunge una soglia di attivazione che ne consente la diffusione all'intera rete globale.

Le evidenze di neuroimmagine supportano questa ipotesi: stimoli percepiti consapevolmente evocano una cascata di attivazioni durature e distribuite, mentre stimoli

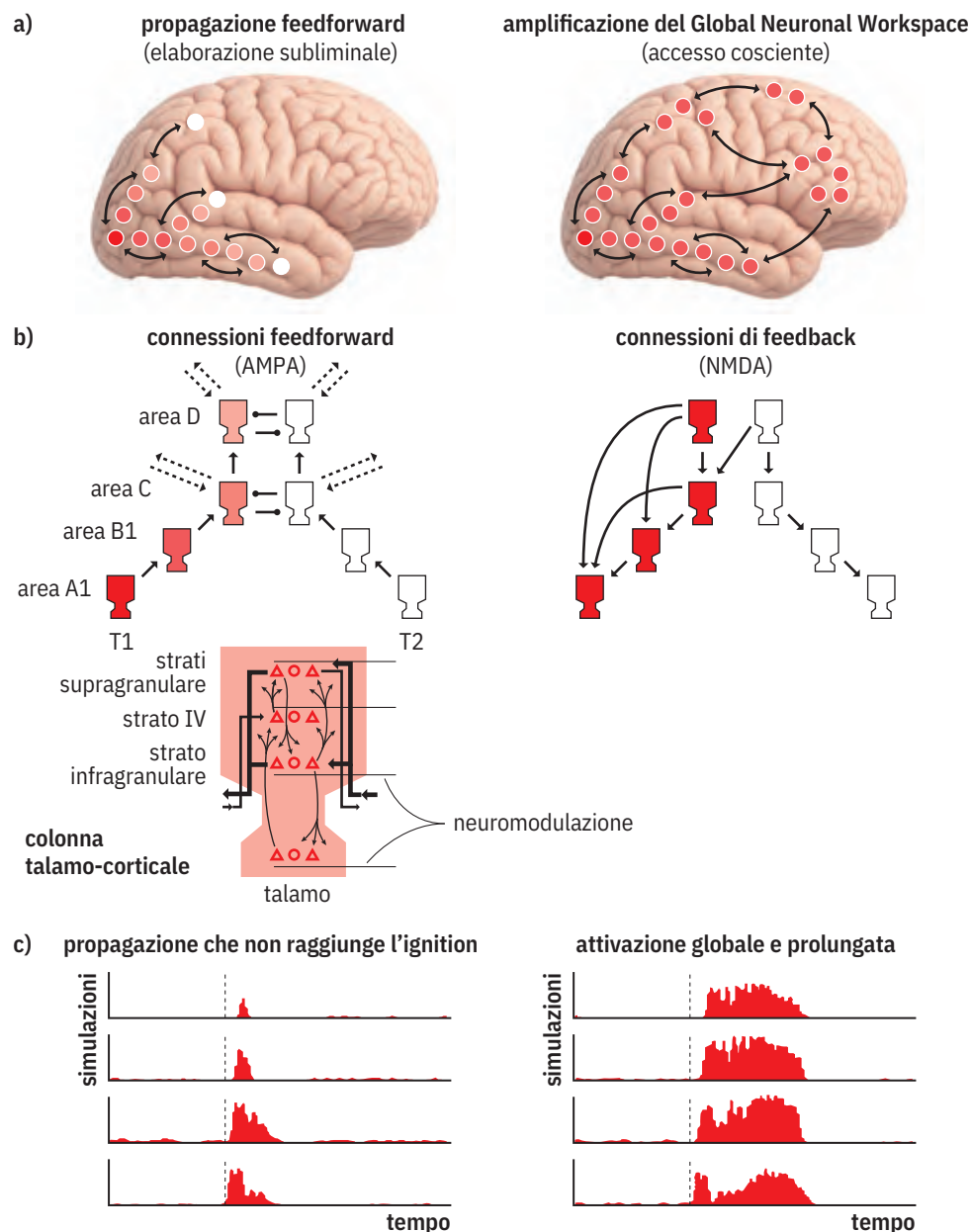
Figura 14.4 ■ La Global Neuronal Workspace Theory della coscienza.

(a) Nell'elaborazione subliminale, l'attività sensoriale si propaga in modo feedforward senza reclutare una rete globale. Nell'accesso cosciente, invece, l'attività supera una soglia critica (ignition) e si diffonde in una rete distribuita di aree corticali.

(b) Architettura del modello. Le connessioni feedforward trasmettono l'informazione lungo la gerarchia sensoriale, mentre le connessioni di feedback a lunga distanza ne consentono l'amplificazione, la stabilizzazione e la diffusione globale.

(c) Le simulazioni mostrano che stimoli identici possono non raggiungere l'ignition (sinistra) oppure innescano un'attivazione globale e sostenuta della rete (destra), corrispondente all'accesso cosciente.

[Basato su: Dehaene e Changeux, 2011 figura 7.]



A cura di

Raffaella Ida Rumiati Giuseppe di Pellegrino

Neuroscienze cognitive



Inquadra e scopri
i contenuti

Le neuroscienze cognitive studiano il rapporto tra cervello, mente e comportamento e costituiscono uno dei campi più dinamici della ricerca contemporanea.

Grazie ai progressi avvenuti nelle neuroimmagini, nella genetica, nella fisiologia, nella modellistica computazionale e nell'intelligenza artificiale, hanno vissuto negli ultimi decenni uno sviluppo senza precedenti. Nate dall'incontro e dall'integrazione di neuroscienze, psicologia, medicina, linguistica, filosofia, informatica e, di recente, intelligenza artificiale, sono influenzate dallo sviluppo delle scienze che le compongono, ma non si riducono a nessuna di esse.

Questo libro nasce con l'obiettivo di offrire a studenti e studentesse una visione organica, moderna e aggiornata delle acquisizioni raggiunte dalle neuroscienze cognitive. È un testo tagliato sulle esigenze didattiche reali, che tratta in modo conciso ma completo tutti gli argomenti di studio, ed è caratterizzato da una scrittura chiara e disegni originali di grande qualità.

L'opera è divisa in tre parti.

- La parte I, *Fondamenti teorici e metodologici*, fornisce le basi tecnico-scientifiche, ed è propedeutica alla parte successiva. Tratta la storia della disciplina, illustrandone i principali approcci; l'anatomia micro-

scopica e macroscopica del sistema nervoso, e più in generale l'anatomia funzionale; la fisiologia dei neuroni; lo sviluppo evolutivo del cervello; il contributo degli animali non umani alla ricerca neuroscientifica; i metodi utilizzati per studiare i processi mentali, dagli approcci comportamentali alle tecniche di neuroimmagine.

- La parte II, *Sistemi cognitivi*, raccoglie il cuore della materia. Dopo aver affrontato i sistemi sensoriali, la percezione e il riconoscimento visivo, analizza linguaggio, memoria, attenzione, funzioni esecutive, sistema motorio e controllo delle azioni, coscienza, emozioni. Per ogni funzione, i capitoli presentano una struttura ricorrente, che comprende: definizione e schema, modelli e teorie cognitive, principali disturbi neuropsicologici e psichiatrici, reti neurali.
- La parte III, *Applicazioni e prospettive*, affronta le applicazioni delle neuroscienze cognitive alla riabilitazione dei deficit cognitivi e motori e presenta le prospettive terapeutiche future e le linee di ricerca più innovative.

Ogni capitolo termina con l'elenco di *parole chiave*, utile per il ripasso, mentre sul sito del libro sono disponibili test interattivi per l'autovalutazione.

Gli autori e le autrici di *Neuroscienze cognitive*, curato da Raffaella Ida Rumiati e Giuseppe di Pellegrino, sono: Salvatore Maria Aglioti, Irene Altarelli, Alessio Avenanti, Caterina Bertini, Nicola Binetti, Luca Bonini, Elisa Ciaramelli, Corrado Corradi Dell'Acqua, Davide Crepaldi, Anna Gui, Marco Marelli, Bianca Monachesi, Massimiliano Oliveri, Giuseppe di Pellegrino, Pietro Perconti, Andrea Ravignani, Vincenzo Romei, Raffaella Ida Rumiati, Giorgia Silani, Marco Sperduti, Marco Tamietto, Antonino Vallesi.

Questo libro è stampato su carta proveniente da cartiere che rispettano gli standard di sostenibilità ambientale
www.zanichelli.it/footer/chi-siamo/obiettivo-10-in-sostenibilita/carta/

RUMIATI*NEUROSCIENZE COGNITIVE LUM

ISBN 978-88-08-39912-0



9 788808 399120

7 8 9 0 1 2 3 4 5 (60A)

Le risorse digitali

universita.zanichelli.it/rumiati

A questo indirizzo sono disponibili le risorse digitali di complemento al libro.

Per accedere alle risorse protette è necessario registrarsi su **my.zanichelli.it** inserendo il codice di attivazione personale contenuto nel libro.

Libro con Ebook

Chi acquista il libro nuovo può accedere gratuitamente all'Ebook, seguendo le istruzioni presenti nel sito.

L'accesso all'Ebook e alle risorse digitali protette è personale, non condivisibile e non cedibile, né autonomamente né con la cessione del libro cartaceo.