

Indice

Indice delle schede	xii
Presentazione all'edizione italiana	xiii
Prefazione	xv
Ringraziamenti	xix

Parte I

Una visione d'insieme 1

- 1 Cervello e comportamento 5
Le relazioni fra cervello e comportamento possono venire concepite in due maniere diverse 6
Le diverse regioni del cervello sono specializzate per particolari funzioni 8
Il linguaggio, ed altre funzioni cognitive hanno la loro localizzazione nella corteccia cerebrale 9
I processi mentali sono rappresentati nel cervello da una somma di operazioni elementari eseguite da circuiti nervosi 16
- 2 Cellule nervose e comportamento 21
Nel sistema nervoso sono presenti due classi di cellule 23
Le cellule nervose sono le unità che danno origine ai messaggi da cui dipendono le risposte comportamentali 29
Tutti i neuroni impiegano gli stessi meccanismi per inviare i propri messaggi 31
Le principali differenze funzionali fra le cellule nervose dipendono dal loro diverso corredo molecolare 39
La complessità delle connessioni nervose fa sì che neuroni relativamente simili possano inviare messaggi completamente diversi 39

Parte II

Biologia cellulare, anatomia e sviluppo del sistema nervoso 41

- 3 Il neurone 45
Le cellule nervose responsabili del riflesso da stiramento costituiscono un buon esempio per illustrare la citologia dei neuroni 47
Sia gli assoni dei neuroni sensitivi che quelli dei motoneuroni sono ricoperti di mielina 51
Una delle principali funzioni del corpo cellulare dei neuroni è la sintesi di macromolecole 53
Una visione d'insieme 55

- 4 Le proteine del neurone 57
L'RNA messaggero dà origine a tre diverse classi di proteine 58
Sia le proteine di membrana che le proteine secretorie vengono trasportate attivamente all'interno del neurone 62
La morfologia dei neuroni dipende dalle proteine fibrillari del citoscheletro 65
Una visione d'insieme 67
- 5 Il sistema nervoso 71
Il sistema nervoso è costituito da una componente periferica e da una componente centrale 77
Nel sistema nervoso centrale si distinguono sette regioni principali 77
La corteccia cerebrale è suddivisa in quattro lobi funzionali 81
L'interazione dei sistemi sensoriali, motori e motivazionali è essenziale anche per l'espressione di forme elementari di comportamento 83
L'organizzazione anatomica dei principali sistemi funzionali cerebrali segue quattro principi 84
Una visione d'insieme 87
- 6 Lo sviluppo del sistema nervoso 89
L'identità delle cellule nervose viene controllata dalla linea cellulare e da interazioni di natura induttiva 91
Le vie nervose si formano in risposta a segnali locali che guidano gli assoni 99
La formazione della sinapsi a livello della giunzione neuromuscolare avviene per interazioni induttive fra motoneurone e cellula muscolare 104
La sopravvivenza dei neuroni viene regolata da interazioni con le cellule bersaglio 107
Una visione d'insieme 107

Parte III

I meccanismi di comunicazione all'interno dei neuroni 111

- 7 I canali ionici 115
I canali ionici sono proteine che attraversano tutta la membrana della cellula 116
Oggi è possibile studiare i canali ionici con metodi sia funzionali che strutturali 118
I canali ionici di tutte le cellule hanno parecchie caratteristiche in comune 124
Una visione d'insieme 131

- 8 Il potenziale di membrana 133
Il potenziale di membrana si stabilisce in conseguenza alla separazione di cariche elettriche di segno opposto ai capi della membrana plasmatica 134
Il potenziale di riposo è determinato dai canali ionici passivi della membrana 134
L'equilibrio ionico che dà origine al potenziale di membrana di riposo cambia totalmente nel corso del potenziale d'azione 139
L'equazione di Goldman permette di esprimere in termini quantitativi il contributo dei diversi ioni al potenziale di membrana di riposo 140
Le proprietà funzionali del neurone possono venir rappresentate mediante un modello di circuito elettrico equivalente 140
Una visione d'insieme 144
Appendice: Le proprietà elettriche del modello di circuito equivalente di un neurone permettono la formulazione di un'equazione per il potenziale di membrana di riposo 144
- 9 Meccanismi di comunicazione locale: le proprietà elettriche passive del neurone 149
La resistenza della membrana influenza l'ampiezza dei segnali elettrici 150
La capacità della membrana prolunga la durata dei segnali elettrici 150
Le resistenze della membrana e dell'assoplasma influenzano l'efficienza con cui vengono condotti i messaggi 153
Sia le proprietà passive della membrana che il diametro degli assoni influenzano la velocità di propagazione del potenziale d'azione 156
Una visione d'insieme 159
- 10 I segnali propagati: il potenziale d'azione 161
L'insorgenza del potenziale d'azione è dovuta a flussi ionici che attraversano i canali voltaggio-dipendenti 161
È possibile separare la corrente che passa attraverso i canali voltaggio-dipendenti per il sodio da quella che passa attraverso i canali voltaggio-dipendenti per il potassio 168
Le conduttanze per il sodio e il potassio si possono calcolare a partire dalle rispettive correnti 170
I diversi tipi di neuroni hanno un diverso livello di eccitabilità 171
Una visione d'insieme 177
-
- Parte IV
 La trasmissione di messaggi fra neuroni 179
- 11 Introduzione ai problemi della trasmissione sinaptica 183
Le sinapsi possono essere elettriche o chimiche 184
Nelle sinapsi elettriche la trasmissione dei messaggi è praticamente istantanea 185
Le sinapsi chimiche fungono da amplificatori dei segnali 189
Una visione d'insieme 194
- 12 La trasmissione sinaptica a livello della giunzione neuromuscolare 197
La giunzione neuromuscolare costituisce il modello d'elezione per lo studio della trasmissione sinaptica diretta 198
L'eccitamento sinaptico a livello della giunzione neuromuscolare ha luogo attraverso canali ionici il cui accesso è regolato da un neurotrasmettitore 200
Il canale ionico della placca motrice è permeabile sia al sodio che al potassio 203
La tecnica del patch-clamp permette l'analisi dei flussi di corrente che passano attraverso singoli canali ionici 204
Il recettore nicotinico per l'acetilcolina è una proteina intrinseca della membrana 209
I canali dipendenti dai neurotrasmettitori hanno caratteristiche diverse dai canali voltaggio-dipendenti 210
Una visione d'insieme 212
Appendice: È possibile calcolare la corrente di placca partendo da un modello di circuito equivalente 213
- 13 I meccanismi di integrazione sinaptica 219
I neuroni del sistema nervoso centrale ricevono sia segnali eccitatori che inibitori 221
Sia i segnali eccitatori che quelli inibitori vengono integrati dai neuroni in un'unica risposta 222
Nei neuroni del sistema nervoso centrale le sinapsi hanno disposizione diversa a seconda della loro funzione 224
L'attività sinaptica eccitatoria è mediata da canali regolati da neurotrasmettitori e selettivi per il sodio e il potassio 227
In generale, l'attività sinaptica inibitoria è mediata da complessi recettore-canale selettivi per il cloro 232
Le sinapsi eccitatorie e inibitorie hanno morfologia ultrastrutturale diversa 234
I recettori sinaptici per il glutammato, il GABA e la glicina sono proteine integrali della membrana 236
Sia i canali ionici voltaggio-dipendenti, che quelli regolati da neurotrasmettitori e delle giunzioni comunicanti hanno in comune diverse caratteristiche strutturali 237
I segnali che prendono origine dai canali ionici regolati dai neurotrasmettitori hanno molte caratteristiche in comune con quelli che nascono dai canali voltaggio-dipendenti 239
Una visione d'insieme 239
- 14 La modulazione della trasmissione sinaptica: i sistemi di secondo messaggero

- 243
- Le diverse vie di secondo messaggero hanno alla base una logica molecolare comune* 245
- Le diverse vie controllate da secondi messaggeri hanno interazioni reciproche* 255
- L'apertura e la chiusura dei canali ionici da parte di secondi messaggeri comporta spesso la fosforilazione di proteine* 257
- I secondi messaggeri e le proteine-G possono anche agire direttamente sui canali ionici* 258
- I secondi messaggeri sono in grado di modificare le proprietà dei recettori controllati dai neurotrasmettitori: i meccanismi di desensitizzazione* 260
- I secondi messaggeri possono conferire alla trasmissione sinaptica conseguenze di lunga durata* 261
- Una visione d'insieme* 266
- 15** I meccanismi di liberazione dei neurotrasmettitori 269
- La liberazione dei neurotrasmettitori non dipende dall'ingresso di sodio o dalla fuoriuscita di potassio* 269
- La liberazione dei neurotrasmettitori è innescata dall'ingresso di calcio* 271
- I neurotrasmettitori vengono liberati in pacchetti unitari detti quanti* 273
- I quanti di neurotrasmettitore sono racchiusi all'interno delle vescicole sinaptiche* 276
- I neurotrasmettitori vengono liberati per esocitosi dalle vescicole sinaptiche a livello delle zone attive* 276
- L'ancoraggio delle vescicole sinaptiche sulla membrana, la loro fusione con la membrana stessa e il conseguente processo di esocitosi dipendono dalla quantità di calcio che entra nella cellula* 282
- Le vescicole sinaptiche vengono riciclate* 285
- Il numero delle vescicole di neurotrasmettitore liberate ad ogni potenziale d'azione viene modulato dall'ingresso di calcio* 286
- Una visione d'insieme* 290
- 16** I neurotrasmettitori 293
- Per entrare nel novero dei neurotrasmettitori i messaggeri chimici devono soddisfare quattro criteri* 293
- Esiste un numero limitato di neurotrasmettitori costituiti da sostanze di basso peso molecolare* 294
- Si conoscono numerosi peptidi neuroattivi* 298
- I neurotrasmettitori di natura peptidica e quelli costituiti da sostanze di basso peso molecolare sono diversi sotto molti aspetti* 301
- I neurotrasmettitori di natura peptidica e quelli costituiti da sostanze di basso peso molecolare possono coesistere nella stessa terminazione e venir liberati contemporaneamente* 301
- La trasmissione sinaptica ha termine con l'allontanamento del neurotrasmettitore dalla fessura sinaptica* 302
- Una visione d'insieme* 303

- 17 Un esempio clinico: la miastenia gravis 307
La miastenia gravis è una malattia che altera la trasmissione a livello della sinapsi neuromuscolare 307
Le alterazioni fisiologiche sono provocate da anticorpi contro i recettori per l'acetilcolina 310
Sotto la denominazione di miastenia gravis si nasconde più di una forma patologica 314
Una visione d'insieme 315

Parte V

Le neuroscienze cognitive 317

- 18 Dalle cellule nervose ai processi cognitivi 321
Le neuroscienze cognitive hanno come principale obiettivo lo studio delle rappresentazioni interne degli eventi mentali 322
Le neuroscienze cognitive fanno uso principalmente di cinque metodi di approccio 323
Il cervello possiede una rappresentazione ordinata dello spazio personale 324
La rappresentazione interna dello spazio personale è modificabile dall'esperienza 329
La rappresentazione interna dello spazio personale può essere studiata a livello cellulare: ogni neurone centrale è dotato di un campo recettivo specifico 335
Lo spazio reale e l'immagine e la memoria che di esso abbiamo sono rappresentati in aree della corteccia associativa parietale posteriore 339
Una visione d'insieme 345
- 19 Processi cognitivi e corteccia cerebrale 347
Le tre aree associative presiedono a funzioni cognitive diverse 348
Le aree associative frontali sono deputate alle strategie motorie e alla programmazione del movimento 351
Le aree associative parietali sono in rapporto con le funzioni sensoriali superiori e con il linguaggio 354
Le aree associative temporali hanno importanza per i processi di memorizzazione e per il comportamento emozionale 354
È possibile simulare le funzioni cognitive mediante reti neurali artificiali in grado di svolgere analisi distribuite in parallelo 355
Una visione d'insieme 362

Parte VI

La percezione 365

- 20 I sistemi sensoriali 369
Le informazioni sensoriali vengono utilizzate oltre che per le percezioni anche per il controllo motorio e per lo stato di vigilanza 371

Modalità, intensità, durata e localizzazione sono i quattro principali attributi delle sensazioni 371
I sistemi sensoriali hanno un piano organizzativo comune 372
Le informazioni relative allo stimolo vengono codificate a livello dell'ingresso del sistema nervoso centrale 375
I sistemi sensoriali hanno in comune il piano organizzativo anatomico, ma il fatto che esistano modalità sensoriali diverse richiede particolari soluzioni 383
Una visione d'insieme 385

- 21 Come il cervello costruisce l'immagine visiva 387
La percezione visiva è un processo creativo 388
Tre diverse vie poste in parallelo elaborano separatamente le informazioni relative alla profondità di campo, alle forme, al movimento e ai colori 393
Il processo dell'attenzione visiva permette di focalizzare la percezione visiva facilitando la coordinazione delle singole proprietà delle immagini analizzate separatamente in vie visive diverse 401
L'analisi promossa dall'attenzione visiva fornisce importanti elementi di valutazione che ci permettono di capire come venga a formarsi la consapevolezza del mondo esterno 403
Una visione d'insieme 404
- 22 Analisi delle informazioni visive nella retina 407
La retina contiene i recettori dell'occhio 408
I meccanismi di fototrasduzione comportano una serie di eventi biochimici, a cascata, nei fotorecettori 410
I fotorecettori si adattano con lentezza alle variazioni dell'intensità della luce 414
Le cellule gangliari sono i neuroni d'uscita della retina 414
I segnali provenienti dai fotorecettori sono ritrasmessi alle cellule gangliari attraverso una rete di interneuroni 420
Una visione d'insieme 423
- 23 La percezione delle forme e del movimento 425
Le immagini retiniche sono invertite rispetto a quelle del campo visivo 425
La retina proietta al corpo genicolato laterale 428
Le informazioni relative ai contrasti di luminosità non vengono modificate in maniera significativa a livello del corpo genicolato laterale 431
I particolari delle immagini vengono analizzati nella corteccia visiva primaria da cellule che hanno campi recettivi sensibili ai contrasti lineari di luminosità 433
La corteccia visiva primaria è organizzata in colonne e strati 440

- Oltre la corteccia visiva primaria: la rappresentazione dei volti e di altre forme complesse ha luogo nella corteccia inferotemporale* 445
- Il movimento delle immagini nel campo visivo viene analizzato da un particolare sistema neurale* 446
- È possibile oggi studiare a livello cellulare i problemi connessi con l'attenzione visiva* 449
- Una visione d'insieme* 450
- 24** I colori 453
- Esistono tre sistemi di cono, ciascuno dei quali è particolarmente sensibile a una parte diversa dello spettro visibile* 455
- La capacità di distinguere i colori richiede la presenza di almeno due tipi di fotorecettori con sensibilità spettrale diversa* 456
- Le caratteristiche principali su cui si basa la capacità di discriminare i colori sono l'opponenza cromatica, il contrasto simultaneo e la costanza dei colori* 459
- La cecità per i colori può essere dovuta ad alterazioni genetiche dei fotorecettori o ad affezioni retiniche* 464
- Una visione d'insieme* 467
- 25** L'esperienza sensoriale e la formazione dei circuiti visivi 469
- Per lo sviluppo delle percezioni visive sono necessarie esperienze sensoriali* 470
- Lo sviluppo delle colonne di dominanza oculare costituisce un modello per capire il ruolo dell'attività neurale nella modulazione fine dei circuiti visivi* 471
- Regioni cerebrali diverse hanno periodi critici differenti nel corso del loro sviluppo* 482
- Nelle prime fasi dello sviluppo del comportamento sociale esiste un periodo critico* 482
- Una visione d'insieme* 483
- Appendice** (James P. Kelly)
- La funzione uditiva 485
- Il suono è prodotto da vibrazioni e viene trasmesso attraverso l'aria da onde di pressione* 485
- Le vibrazioni dell'apparato di conduzione danno origine a onde di fluido che attraversano la coclea* 487
- Le onde di fluido nella coclea fanno vibrare le cellule ciliate* 489
- Le vibrazioni delle cellule ciliate vengono trasformate in segnali elettrici nel nervo acustico* 495
- Molti neuroni centrali delle vie uditive sono fisiologicamente specializzati a conservare inalterate le informazioni relative agli intervalli di tempo e alle frequenze degli stimoli acustici* 498
- Esistono vie uditive bilaterali deputate a fornire gli elementi necessari per localizzare la provenienza dei suoni* 500
- La corteccia uditiva è costituita da diverse aree funzionalmente distinte* 503
- Una visione d'insieme* 504
-
- Parte VII**
- L'azione 509
- 26** Introduzione al movimento 513
- Psicofisica del movimento* 514
- I sistemi motori generano tre tipi di movimento* 515
- Il midollo spinale, il tronco dell'encefalo e la corteccia motrice rappresentano tre livelli organizzativi dei sistemi di controllo del movimento* 516
- Il midollo spinale contiene i corpi cellulari dei motoneuroni* 517
- Il tronco dell'encefalo modula l'attività dei motoneuroni e degli interneuroni del midollo spinale attraverso due sistemi* 518
- La corteccia motrice controlla i motoneuroni spinali direttamente attraverso il tratto corticospinale ed indirettamente attraverso vie che prendono origine dal tronco dell'encefalo* 519
- Le aree motorie della corteccia cerebrale presentano un'organizzazione somatotopica* 520
- Il cervelletto e i nuclei della base controllano i sistemi motori corticali e troncoencefalici* 522
- Una visione d'insieme* 523
- 27** I muscoli e i recettori muscolari 525
- Il motoneurone e le fibre muscolari che esso innerva formano un'unità motrice* 525
- Il sistema nervoso gradua la forza della contrazione muscolare in due modi* 526
- I muscoli possiedono recettori specifici che rilevano le diverse caratteristiche del loro stato funzionale* 530
- Il sistema nervoso centrale controlla la sensibilità dei fusi neuromuscolari attraverso i motoneuroni gamma* 534
- Una visione d'insieme* 535
- 28** I riflessi spinali 539
- Il riflesso da stiramento costituisce un modello semplice di riflesso stereotipato* 540
- La maggior parte dei riflessi spinali sono mediati da circuiti polisinaptici attraverso i quali è possibile modificare l'azione riflessa* 542
- L'attività dei muscoli che agiscono su un'articolazione viene coordinata da interneuroni inibitori* 543
- Gli stimoli cutanei evocano riflessi complessi che svolgono funzioni protettive e posturali* 545
- Le caratteristiche principali dei movimenti di deambulazione sono mediate dal midollo spinale* 547
- Una visione d'insieme* 550
- 29** Il movimento volontario 553
- I neuroni della corteccia motrice primaria codificano la forza e la direzione dei movimenti volontari* 554
- Le aree corticali premotorie preparano i sistemi motori all'esecuzione del movimento* 557
- Il cervelletto regola il movimento in modo indiretto* 560

I nuclei della base integrano le informazioni che ricevono da aree diverse della corteccia cerebrale 567
Una visione d'insieme 571

Parte VIII

Geni, emozioni, e istinti 575

30 Geni e comportamento 579

Esiste nel comportamento dell'Uomo una componente genetica? 580
Quali componenti del comportamento vengono ereditate? 582
Quali sono i meccanismi attraverso i quali i geni organizzano il comportamento? 589
Una visione d'insieme 600

31 Sesso e cervello 603

Un unico gene indirizza lo sviluppo delle gonadi, da femminili a maschili 604
Gli ormoni che provengono sia dalle gonadi della madre che da quelle dei feti maschi assicurano la continuità dello sviluppo 604
Gli ormoni secreti nella fase perinatale imprimono un marchio permanente e diverso a seconda del sesso sullo sviluppo del sistema nervoso 606
Il cervello può venir androgenizzato non solo dagli ormoni maschili ma anche da molte altre sostanze 608
Dopo la differenziazione sessuale, il sistema nervoso centrale acquista proprietà fisiologiche e tendenze comportamentali diverse 610
Le differenze dell'organizzazione cerebrale legate al sesso influenzano numerosi tipi di comportamento 614
Una visione d'insieme 616

32 Gli stati emozionali 619

Una teoria delle emozioni per essere accettabile deve fornire una spiegazione delle relazioni intercorrenti fra stati cognitivi e stati fisiologici 620
L'ipotalamo è una struttura sottocorticale essenziale per la regolazione delle emozioni 621
I risultati delle ricerche sulla rappresentazione corticale e sottocorticale delle emozioni hanno messo in evidenza il ruolo dell'amigdala 629
Una visione d'insieme 635

33 La motivazione 637

Con il termine motivazione viene indicata una condizione interna dell'organismo la cui esistenza è stata postulata per spiegare la variabilità delle risposte comportamentali 638
I processi omeostatici come la regolazione della temperatura, l'assunzione di cibo e la sete corrispondono a stati motivazionali 638
La regolazione della temperatura comporta l'integrazione di risposte del sistema nervoso autonomo, endocrino e scheletro-motorio 640