

Fisiologia del Comportamento

NEIL R. CARLSON

University of Massachusetts, Amherst

III Edizione italiana condotta sulla XI americana a cura di

Luigi De Gennaro

Professore di “Psicobiologia e Psicologia Fisiologica”

Facoltà di Medicina e Psicologia

Sapienza-Università di Roma

Traduzione italiana a cura di

Laura Buonarrivo

Psicologa, Specialista in Psicologia Clinica, Psicoterapeuta, Milano

PICCIN

Titolo dell'edizione originale in lingua inglese:
PHYSIOLOGY OF BEHAVIOR, 11th Edition
by CARLSON, NEIL R.
Copyright © 2013 by Pearson Education, Inc.

Authorized translation from the English language edition,
entitled PHYSIOLOGY OF BEHAVIOR, 11th Edition
by CARLSON, NEIL R.;
published by Pearson Education, Inc, publishing as Pearson,
Copyright © 2013 by Pearson Education, Inc.
All rights reserved.

No part of this book may be reproduced or transmitted in any form or by any means,
electronic or mechanical, including photocopying, recording or by any information storage retrieval system,
without permission from the Publisher.

ITALIAN language edition published by PICCIN NUOVA LIBRARIA SpA, Copyright © 2014

Tutti i diritti sono riservati

**È VIETATA PER LEGGE LA RIPRODUZIONE IN FOTOCOPIA
E IN QUALSIASI ALTRA FORMA**

È vietato riprodurre, archiviare in un sistema di riproduzione
o trasmettere sotto qualsiasi forma o con qualsiasi mezzo elettronico,
meccanico, per fotocopia, registrazione o altro,
qualsiasi parte di questa pubblicazione senza autorizzazione scritta dell'Editore.
Ogni violazione sarà perseguita secondo le leggi civili e penali.

ISBN 978-88-299-2317-5

Stampato in Italia

Copyright © 2014, by Piccin Nuova Libreria S.p.A., Padova
www.piccin.it

Presentazione dell'edizione italiana

La storia dei volumi di Psicologia Fisiologica di Neil R. Carlson ha accompagnato per più di 35 anni l'espansione delle conoscenze nelle Neuroscienze. Nella mia personale esperienza, questa è la quarta volta che ho il piacere di presentare una sua nuova edizione.

Coerentemente con lo stile degli altri volumi preparati da Carlson, l'undicesima edizione di *Fisiologia del Comportamento* incorpora le più recenti conoscenze delle Neuroscienze comportamentali, offrendo un esteso e integrato panorama di ricerche e teorie, con un'apprezzabile attenzione all'interazione dinamica tra il piano dei processi biologici e quello del comportamento. L'esame del comportamento sia normale che patologico, infatti, è integrato dalle conoscenze delle diverse aree delle Neuroscienze, senza ridurre lo studio del sistema nervoso al livello della descrizione anatomica, fisiologica o biochimica. In ogni caso, affermazioni e teorie sono discusse con un'ampia disamina degli studi empirici ad essi relativi. Molto spesso la descrizione dei singoli esperimenti permette di apprezzare l'eleganza formale della logica utilizzata nel metodo scientifico e, spesso implicitamente, comunica la necessaria passione che deve accompagnare l'approfondimento delle conoscenze nelle Neuroscienze.

Di edizione in edizione, Neil Carlson procede eliminando conoscenze che non hanno retto alla verifica e replica indipendente. Parallelamente introduce nuove conoscenze che si sostituiscono alle precedenti o si aggiungono all'impalcatura del sapere consolidato. Questo peculiare osservatorio che mi è offerto permette di apprezzare il rigore e la dedizione che accompagna il lavoro di Carlson, ma soprattutto un aspetto della natura delle conoscenze nelle Neuroscienze. Il sistema delle conoscenze sul Sistema Nervoso e le sue interazioni con il comportamento non solo si arricchisce continuamente, anche grazie alle insostituibili possibilità offerte da nuove tecniche di ricerca, ma dinamicamente si modifica anche per quanto è già noto. Per confutazione di studi o conoscenze che nuovi esperimenti non hanno replicato. Questo processo potrà certamente comunicare un iniziale disagio allo studente, in

genere all'inizio del nuovo percorso universitario, che si aspetta una natura della conoscenza "data" e formalizzata. Un diseducativo aspetto della nostra Cultura in diversi gradi dell'Istruzione mutua, implicitamente o esplicitamente, questa assunzione. La conoscenza scientifica non è data "una volta per tutte". Ogni singolo aspetto delle conoscenze nelle Neuroscienze è basato su esperimenti (a volte, su centinaia di esperimenti). La sintesi elegante che ne fornisce un manuale come il Carlson è necessariamente *provvisoria*, in attesa di nuovi studi e conoscenze che confuteranno parzialmente o completamente alcune delle esistenti. Questo certamente può dare un certo disagio e precarietà a chi si avvicina allo studio universitario alla ricerca di elementi di conoscenza che orienteranno e accompagneranno la sua formazione, in teoria, per tutta la vita. La grande sfida della ricerca scientifica, invece, è quella di discutere criticamente l'esistente e perfezionare e ampliare quanto già si sa. In qualche modo, abituando chi si appresta ad un percorso di formazione universitaria che l'aspetto *critico* costituisce una caratteristica insita nel metodo scientifico e, in teoria, in qualsiasi forma di sapere.

Questa nuova edizione esce dopo 13 anni dalla prima edizione italiana e dopo 6 anni dalla seconda edizione italiana di *Fisiologia del Comportamento*, che così favorevolmente sono stati accolte dagli studenti e dai docenti delle discipline psicobiologiche presenti nei Corsi di Laurea di Psicologia. In questi anni il manuale di Neil Carlson ha contrassegnato anche in Italia il percorso formativo di molte centinaia di studenti, ha contribuito ad avvicinare con passione sempre più studenti alle Neuroscienze o, comunque, ad assumere la prospettiva psicobiologica come una parte integrante del sapere nelle scienze psicologiche. Se una precedente presentazione concludeva con l'augurio che gli studenti, ultimi destinatari di questo volume, avessero la fortuna di sviluppare una passione per gli argomenti trattati, per la logica del metodo scientifico e per il necessario rigore intellettuale

che contrassegna le discipline psicobiologiche, oggi ci piace presentare questa nuova edizione attraverso le parole di una studentessa di un corso di Psicologia Fisiologica, una religiosa che ha incontrato il mondo della conoscenza nelle Neuroscienze attraverso lo studio del Carlson.

“... La disciplina che ho scoperto leggendo il Carlson è uno “spettacolo”, non ho mai contemplato tanto la bellezza creatrice di Dio come mentre studiavo per questo esame.”

A tutti gli studenti che stanno per affrontare lo studio di questo manuale una storiella creata da questa studentessa che ha applicato in maniera decisamente originale la tecnica ciceroniana dei *loci*. Anche questo contribuisce a raccontare di una passione per lo studio che può anche portare a divertirsi nel costruire metodi/storielle per ricordare.

La storia è relativa al neurotrasmettitore **acetilcolina** (cfr., pag. 111 del presente volume); in grassetto sono indicati gli elementi che intendeva memorizzare. *“... Un giorno una vanitosa vedova si aggirava in uno splendido giardino; quando vide tra le*

*foglie di un albero del fumo, incuriosita si avvicinò. Si trattava di **muscarina** che svolazzando tra una foglia e l'altra fumava la sua affusolata sigaretta, prendendo una delle sue dosi giornaliere di **nicotina**. La vedova cercò di vederla meglio e avvicinandosi si accorse che la muscarina aveva un **neostigmina** posticcio sul volto e che questo la faceva apparire più bella di lei. L'idea di una tale realtà la faceva impazzire e decise di andare dal suo medico per farsi **curaro**. **Emicolinio**, così si chiamava il suo medico, le chiese subito se avesse per caso contratto una **tossina botulinica** e voleva auscultarla. La vedova gli disse che la cura che desiderava riguardava la sua bellezza... Emicolinio, rimase un po' stupito di ciò e guardando tra le sue medicine trovò dell'**atropina**, si disse che avrebbe fatto gli occhi di lei ancora più belli. Non aveva però riflettuto sul fatto che la vanitosa vedova non avrebbe potuto rimirare in modo limpido la sua bellezza. La vedova divenne nera di rabbia e andò via dal suo studio.”*

A tutti l'augurio di “buono studio” e la speranza che riusciate anche ad emozionarvi e appassionarvi nello studio delle Neuroscienze.

LUIGI DE GENNARO

Prefazione

Ho scritto la prima edizione di *Fisiologia del Comportamento* più di trent'anni fa. Quando iniziai non avevo idea che un giorno sarei arrivato a scrivere la 11^a edizione. Mi diverto ancora a farlo, quindi spero di scriverne ancora qualche altra, in futuro. L'interessante lavoro svolto nei laboratori dei miei colleghi, risultato della loro creatività e del loro impegno, mi ha dato qualcosa di nuovo da dire a ogni successiva edizione. Poiché vi era così tanto da imparare, mi sono divertito a scrivere questa edizione tanto quanto la prima. Questo è ciò che rende divertente scrivere le nuove edizioni: imparare qualcosa di nuovo ed escogitare un modo per trasmettere questa informazione al lettore.

La prima parte del libro è dedicata ai fondamenti della psicologia fisiologica: la storia di questo settore di studi, la struttura e la funzione del neurone, la neuroanatomia, la psicofarmacologia e i metodi di ricerca. La seconda parte si occupa di *input* e di *output*: cioè, i sistemi sensoriali e il sistema motorio. La terza parte riguarda classi di comportamenti specie-specifici: il sonno, la riproduzione, il comportamento emotivo e l'alimentazione. Il Capitolo sul comportamento riproduttivo include il comportamento genitoriale così come quello di accoppiamento. Il Capitolo sulle emozioni include la trattazione di paura, rabbia e aggressività, della comunicazione delle emozioni e della percezione delle emozioni. Il Capitolo sul comportamento alimentare descrive le basi neurali e metaboliche dell'assunzione di liquidi e dell'alimentazione.

La quarta parte del libro tratta dell'apprendimento, incluse le ricerche sulla plasticità sinaptica, i meccanismi neuronali responsabili dell'apprendimento percettivo e dell'apprendimento stimolo-risposta (inclusi il condizionamento classico ed operante), l'amnesia umana ed il ruolo della formazione ippocampale nell'apprendimento relazionale. La parte finale del libro si occupa della comunicazione verbale e dei disturbi mentali e del comportamento. Quest'ultimo argomento è trattato in tre Capitoli. Il primo affronta il tema della schizofrenia e dei disturbi dell'umore. Il secondo i disturbi d'ansia, l'autismo, il disturbo da deficit dell'attenzione ed i disturbi da stress. Infine, il terzo contiene una disamina dell'abuso di sostanze.

Ogni Capitolo comincia con un *Caso clinico*, che descrive un episodio relativo a un disturbo neurologico o ad un argomento delle neuroscienze. Nel testo dei capitoli sono riportati altri casi clinici.

Ogni parte principale del testo è seguita da un *Sommario*, con *Spunti di Riflessione*. I sommari non solo sono utili a ripassare ma anche dividono il Capitolo in porzioni più piccole e maneggevoli; gli *Spunti di Riflessione* servono a stimolare lo sviluppo di un pensiero critico su ciò che è stato appena appreso. Le *Domande di Ripasso*, fornite al termine di ciascun capitolo, aiutano a valutare la comprensione del materiale. Le *Definizioni delle Parole Chiave* sono stampate ai margini delle stesse pagine in cui sono introdotti i termini in questione.

Novità in questa edizione

Le ricerche riportate in questa edizione, con approssimativamente 400 nuovi riferimenti bibliografici, riflettono gli enormi progressi effettuati nei metodi di ricerca. Oggigiorno, non appena si sviluppa un nuovo metodo in un laboratorio, esso viene adottato dagli altri laboratori e applicato ad una varietà di problemi.

L'apparato iconografico di questo libro continua a evolversi. Jay Alexander della *I-Hua Graphics* ed io abbiamo revisionato le illustrazioni esistenti e ne abbiamo preparate di nuove, per illustrare la ricerca descritta in questa edizione per la prima volta. Il risultato è un insieme di illustrazioni aggiornate, chiare, coerenti e belle.

L'elenco che segue riporta alcuni degli aggiornamenti che compaiono in questa edizione.

Capitolo 6

Ricerca sul modello animale sulla terapia genica per la cecità al colore
Prosopagnosia congenita
Sindrome di Williams e area fusiforme della faccia
Aumento delle connessioni tra la corteccia uditiva e la corteccia visiva, nei non vedenti

Capitolo 7

Reazioni alla dissonanza nei neonati
Chinestesia dai recettori cutanei
Nuove ricerche sull'analgesia da placebo
Nuove ricerche sul gusto del grasso
Nuove ricerche sulla codifica olfattiva nella corteccia

Capitolo 8

Trasferimento interemisferico dell'apprendimento motorio

Ruolo della corteccia frontopolare nelle decisioni di muoversi
Via iperdiretta del circuito gangliare corticobasale

Capitolo 9

Effetti sulla salute della deprivazione di sonno cronica
Ruolo delle varianti del genere dell'adenosina deaminasi nel bisogno di sonno
Nuovi studi optogenetici sul ruolo dei neuroni noradrenergici e orexinergici nel sonno e nella veglia

Capitolo 10

Ruolo della *kisspeptina* nella stimolazione della pubertà e nel controllo della secrezione degli ormoni sessuali
Stimolazione della neurogenesi tramite l'odore di potenziali partner sessuali
Nuove ricerche sull'ipertrofia surrenalica congenita
Ricerche sul ruolo del nucleo uncinato nell'identità di genere
Ricerche sulla prolattina nel comportamento paterno, nell'uomo

Capitolo 11

Nuove ricerche sul ruolo della corteccia prefrontale nel coraggio
"Contagio emozionale" nelle persone con visione cieca
L'ipotesi simulazionista del riconoscimento delle espressioni emotive
Effetti sull'umore del trattamento con Botox dei muscoli facciali

Capitolo 12

Ruolo del gene FTO nell'obesità

Capitolo 13

Scoperta del ruolo di PKM-zeta nel potenziamento a lungo termine di lunga durata
Ruolo dei gangli della base nel filtraggio delle informazioni irrilevanti dalla memoria a breve termine
Nuove ricerche su *place cell* (cellule posto), *grid cell* (cellule griglia), cellule per la direzione della testa e *border cell* (cellule margine)
Ruolo dei complessi SWR ("oscillazioni di onde aguzze") durante il sonno a onde lente nel consolidamento della memoria
Nuove ricerche sul riconsolidamento delle memorie

Capitolo 14

Ruolo della funzione sensomotoria e dei circuiti di neuroni specchio nella percezione del linguaggio
Ruolo dell'articolazione subvocale nel riconoscimento delle parole nei non udenti
Nuovo paragrafo sul riconoscimento delle voci delle persone

Ricerche sulla relazione tra riconoscimento d'oggetto e lettura

Capitolo 15

Ruolo delle cellule che iniziano i tumori nei gliomi maligni
Nuove ricerche sulla terapia dei coaguli ematici cerebrali
Nuovo paragrafo sul trauma cranico
Comportamento simile a quello dei prioni delle proteine α -sinucleina e β A mal ripiegate
Metodi optogenetici nella ricerca sul morbo di Parkinson

Capitolo 16

Ricerca sul ruolo di DISC1 nella schizofrenia e in altri disturbi mentali
Ruolo dell'abuso di sostanze materno nello sviluppo di schizofrenia della prole
Stagione di nascita nello sviluppo del disturbo depressivo
Stimolazione cerebrale profonda come terapia per la depressione
Nuovo paragrafo sul ruolo della corteccia frontale nello sviluppo di depressione
Aumento dell'apoptosi e del comportamento depressivo dopo prolungata esposizione al buio

Capitolo 17

Ruolo delle variazioni nel genere per la BDNF nei disturbi d'ansia
Ricerche sull'efficacia di un esaltatore neurosteroidico nella terapia dei disturbi d'ansia
Ricerche sulla terapia con ossitocina per migliorare le interazioni sociali nei disturbi dello spettro autistico
Ruolo degli androgeni prenatali nello sviluppo dei disturbi dello spettro autistico
Ruolo delle variazioni del gene per la COMT nello sviluppo di PTSD
Stimolazione magnetica transcranica della corteccia prefrontale dorso laterale nella terapia del PTSD

Capitolo 18

Scoperta del ruolo di orexina e MCH nelle tossicodipendenze
Ruolo dell'abenula mediale e del nucleo interventricolare nella dipendenza da nicotina
Ruolo delle variazioni del gene per i recettori acetilcolinergici $\alpha 5$ nella dipendenza da nicotina
Ruolo inibitorio del cannabidiolo sul potenziale di dipendenza da marijuana
Ruolo delle sirtuine sul potenziale di dipendenza da cocaina
Stimolazione cerebrale profonda e stimolazione magnetica transcranica come terapie della tossicodipendenza

Oltre ad aver aggiornato i dati sulla ricerca, ho aggiornato anche il mio stile espositivo. Scrivere è una sfida difficile che richiede molto tempo, e ho scoperto che sto ancora imparando a farlo bene. Ma sono sicuro che, con la pratica, la mia scrittura sta diventando meglio organizzata, più fluida e più coerente.

Scrivere bene significa includere tutti i passaggi di un discorso logico. La mia esperienza di docente mi ha insegnato che un'intera lezione può essere del tutto inutile, se gli studenti non colgono tutte le "ovvie" conclusioni di un particolare esperimento, prima di affrontare quello seguente. Sfortunatamente gli studenti, confusi, scrivono note febbrilmente nello sforzo di organizzare i fatti in modo che essi possano studiarli – e comprenderli – in seguito. Un'aula piena di studenti attenti e impegnati tende a rinforzare il comportamento del docente. Sono sicuro che tutti i miei colleghi sono rimasti sgomenti di fronte alla domanda di uno studente che rivelava la mancanza di comprensione di dettagli già esposti da tempo, accompagnata da sguardi interrogativi da parte di altri studenti, che dimostravano di aver pensato la stessa domanda. Dolorose esperienze simili a questa mi hanno insegnato a esaminare i passaggi logici tra la discussione di un esperimento e l'altro, e assicurarmi che fossero chiaramente esplicitati. Chi scrive manuali deve rivolgersi agli studenti che leggeranno il libro, non solo ai colleghi che sono già a conoscenza di quanto egli andrà dicendo.

Poiché la ricerca sulla fisiologia del comportamento è un'impresa interdisciplinare, un manuale deve fornire allo studente il *background* necessario a comprendere una varietà di approcci. Sono stato ben attento a fornire un'introduzione biologica nelle prime parti del libro, cosicché gli studenti sprovvisti di una precedente preparazione in fisiologia possano comprendere ciò che viene detto in seguito, mentre quelli dotati di tali conoscenze preliminari possano trarre profitto dai dettagli che già conoscono.

Ho concepito questo libro per studenti interessati, che hanno voglia di lavorare. In cambio dei loro sforzi, mi sono impegnato a fornire loro delle fondamenta solide per gli studi successivi. Quegli studenti che non intraprenderanno studi ulteriori in questo settore o in settori affini dovrebbero trarre dal libro una maggiore conoscenza del proprio comportamento. Inoltre, essi saranno in grado di apprezzare meglio i progressi futuri della medicina che riguardano la percezione, l'umore o il comportamento delle persone. Io spero che gli studenti che leggeranno attentamente questo libro guarderanno al comportamento umano in una luce nuova.

Ringraziamenti

Sebbene il biasimo per ogni difetto del libro debba essere rivolto unicamente a me, voglio ringraziare i molti colleghi che mi hanno aiutato, rispondendo alle mie richieste di riproduzione dei loro articoli, proponendo argomenti che avrei dovuto trattare, permettendomi di riprodurre nel libro illustrazioni e fotografie di loro proprietà e sottolineando le mancanze dell'edizione precedente.

Numerosi colleghi hanno rivisto il manoscritto di parti del libro e hanno dato suggerimenti per migliorarne la versione finale. Ringrazio per questo:

Massimo Bardi, Marshall University

Kyle Baumbauer, Texas A&M University

Lora Becker, University of Evansville

Annie Cardell, Mountain State University

James Cherry, Boston University

Gary Dunbar, Central Michigan University

Walter Isaac, Georgia College & State University

Eric Jackson, University of New Mexico

Karen Jennings, Keene State College

Linda Lockwood, Metropolitan State College
of Denver

Christopher May, Carroll University

Khaleel Razak, University of California, Riverside

Christian Reich, Ramapo College of New Jersey

Christopher Sletten, University of North Florida

Alicia Swan, Southern Illinois University

Lorey Takahashi, University of Hawaii

Sheralee Tershner, Western New England
University

Charles Trimbach, Roger Williams University

Steve Weinert, Cuyamaca College

Erin Young, Texas A&M University

Voglio anche ringraziare tutte le persone coinvolte nell'edizione e pubblicazione del mio libro: Amber Chow, *Acquisition Editor*, Amber Mackey, *Senior Sponsoring Editor*, Diane Szulecki, *Editorial Assistant*; Annemarie Franklin, *Production Project Manager*, Kathy Smith, *Production Coordinator*, e Margaret Pinette, *copy editor*.

Infine, desidero ringraziare mia moglie Mary per il suo sostegno. Scrivere è un'impresa solitaria, perché si deve stare soli con i propri pensieri per molte ore al giorno. Io la ringrazio per avermi dato il tempo di leggere, riflettere e scrivere senza avere la sensazione di trascurarla troppo.

Mi ha fatto molto piacere entrare in contatto con i molti studenti e colleghi che hanno letto la precedente edizione del libro, e spero che questo dialogo possa continuare. Vi prego di scrivermi per dirmi ciò che vi piace e ciò che non vi piace di questo libro. Il mio indirizzo di posta elettronica è: nrc@psych.umass.edu. Mentre scrivo, io immagino di parlare con voi, i lettori. Se voi mi scrivete, possiamo rendere questa conversazione uno scambio reciproco.

Indice dei capitoli

- Capitolo 1** Introduzione 1
- Capitolo 2** Struttura e funzioni delle cellule del sistema nervoso 27
- Capitolo 3** La struttura del sistema nervoso 66
- Capitolo 4** Psicofarmacologia 99
- Capitolo 5** Metodi e strategie di ricerca 130
- Capitolo 6** La visione 164
- Capitolo 7** L'udito, i sensi corporei e i sensi chimici 207
- Capitolo 8** Controllo del movimento 255
- Capitolo 9** Il sonno e i ritmi biologici 288
- Capitolo 10** Il comportamento riproduttivo 323
- Capitolo 11** Emozione 359
- Capitolo 12** Il comportamento nutritivo 393
- Capitolo 13** Apprendimento e memoria 434
- Capitolo 14** La comunicazione umana 479
- Capitolo 15** Disturbi neurologici 516
- Capitolo 16** Schizofrenia e disturbi affettivi 552
- Capitolo 17** Disturbi d'ansia, disturbo autistico,
disturbo da deficit dell'attenzione/iperattività
e disturbi da stress 584
- Capitolo 18** Abuso di sostanze 614

Indice generale



1

Introduzione 1

Comprendere la coscienza umana: un approccio fisiologico 3

- Visione cieca 4
- Cervelli divisi 4
- Neglect* unilaterale 7
- Percezione del Sé 8

■ SOMMARIO DELLA PRIMA PARTE 9

La natura delle neuroscienze comportamentali 9

- Gli scopi della ricerca 10
- Le radici biologiche delle neuroscienze comportamentali 11

■ SOMMARIO DELLA SECONDA PARTE 14

Selezione naturale ed evoluzione 14

- Il funzionalismo e l'ereditarietà dei tratti (o caratteri) 14
- L'evoluzione della specie umana 17
- L'evoluzione di cervelli voluminosi 19

■ SOMMARIO DELLA TERZA PARTE 21

Problemi etici della ricerca su animali 22

Specializzarsi nelle neuroscienze 24

■ SOMMARIO DELLA QUARTA PARTE 25

Strategie per lo studio 25

Domande di ripasso 26



2

Struttura e funzioni delle cellule del sistema nervoso 27

Le cellule del sistema nervoso 29

- I neuroni 29
 - Le cellule di sostegno 36
 - La barriera ematoencefalica 39
- #### ■ SOMMARIO DELLA PRIMA PARTE 40

La comunicazione all'interno del neurone 41

- La comunicazione neuronale: una visione generale 41
- La misurazione dei potenziali elettrici dell'assone 43
- Il potenziale di membrana: un equilibrio tra due forze 45
- Il potenziale d'azione 47
- La conduzione del potenziale d'azione 49

■ SOMMARIO DELLA SECONDA PARTE 51

La comunicazione tra i neuroni 51

- La struttura delle sinapsi 52
- Il rilascio dei neurotrasmettitori 54
- L'attivazione dei recettori 56
- I potenziali postsinaptici 57
- La cessazione dei potenziali postsinaptici 58
- Gli effetti dei potenziali postsinaptici: l'integrazione neuronale 60
- Gli autorecettori 60
- Altri tipi di sinapsi 61
- La comunicazione chimica non sinaptica 62

■ SOMMARIO DELLA TERZA PARTE 63

Domande di ripasso 65



3

La struttura del sistema nervoso 66

Caratteristiche di base del sistema nervoso 67

- Una visione d'insieme 70
- Le meningi 70
- Il sistema ventricolare e la produzione di LCS 71

■ **SOMMARIO DELLA PRIMA PARTE 74****Il sistema nervoso centrale 74**

- Lo sviluppo del sistema nervoso centrale 74
- Il proencefalo 80
- Il mesencefalo 88
- Il rombencefalo 89
- Il midollo spinale 91

■ **SOMMARIO DELLA SECONDA PARTE 92****Il sistema nervoso periferico 93**

- I nervi spinali 93
- I nervi cranici 93
- Il sistema nervoso autonomo 94

■ **SOMMARIO DELLA TERZA PARTE 98****Domande di ripasso 98**

4

Psicofarmacologia 99

Principi di psicofarmacologia 101

- Farmacocinetica 101
- Efficacia dei farmaci 103
- Effetti della somministrazione ripetuta 104
- Effetti placebo 105

■ **SOMMARIO DELLA PRIMA PARTE 106****Siti d'azione dei farmaci 106**

- Effetti sulla produzione di neurotrasmettitori 107
- Effetti sull'immagazzinamento e il rilascio dei neurotrasmettitori 108
- Effetti sui recettori 108
- Effetti sulla ricaptazione o distruzione dei neurotrasmettitori 110

■ **SOMMARIO DELLA SECONDA PARTE 110****Neurotrasmettitori e neuromodulatori 111**

- Acetilcolina 111
- Monoamine 114
- Aminoacidi 121
- Peptidi 123
- Lipidi 124
- Nucleosidi 125
- Gas solubili 126

■ **SOMMARIO DELLA TERZA PARTE 127****Domande di ripasso 129**



5

Metodi e strategie di ricerca 130

Ablazione sperimentale 132

- Valutazione degli effetti comportamentali del danno cerebrale 132
- Produzione di lesioni cerebrali 132
- Chirurgia stereotassica 134
- Metodi istologici 135
- Tracciamento delle connessioni neurali 139
- Studio delle strutture del cervello umano *in vivo* 142
- SOMMARIO DELLA PRIMA PARTE 144

Registrazione e stimolazione dell'attività neurale 146

- Registrazione dell'attività neurale 146
- Registrazione dell'attività metabolica e sinaptica del cervello 149
- Stimolazione dell'attività neurale 151
- SOMMARIO DELLA SECONDA PARTE 154

Metodi neurochimici 156

- Individuazione di neuroni che producono particolari sostanze neurochimiche 156
- Localizzazione di recettori specifici 157
- Misurazione delle secrezioni cerebrali 158
- SOMMARIO DELLA TERZA PARTE 159

Metodi genetici 160

- Studi sui gemelli 160
- Studi sull'adozione 161
- Studi sul genoma 161
- Mutazioni mirate 161
- Oligonucleotidi antisenso 162
- SOMMARIO DELLA QUARTA PARTE 162

Domande di ripasso 163



6

La visione 164

Lo stimolo 166

Anatomia del sistema visivo 167

- Gli occhi 167
- I fotorecettori 170
- Le connessioni tra occhio e cervello 171
- SOMMARIO DELLA PRIMA PARTE 173

La codifica dell'informazione visiva nella retina 174

- La codifica della luce e del buio 174
- La codifica del colore 176
- SOMMARIO DELLA SECONDA PARTE 180

L'analisi dell'informazione visiva: il ruolo della corteccia striata 181

- L'anatomia della corteccia striata 181
- L'orientamento e il movimento 181
- La frequenza spaziale 182

La disparità retinica 184

Il colore 184

L'organizzazione modulare della corteccia striata 185

- SOMMARIO DELLA TERZA PARTE 186

L'analisi dell'informazione visiva: il ruolo della corteccia visiva associativa 187

- I due canali dell'analisi visiva 187
- La percezione del colore 190
- L'analisi della forma 191
- La percezione del movimento 198
- La percezione della localizzazione spaziale 201

- SOMMARIO DELLA QUARTA PARTE 204

Domande di ripasso 206



7

L'udito, i sensi corporei e i sensi chimici 207

Il sistema uditivo 208

- Lo stimolo 208
- L'anatomia dell'orecchio 209
- Le cellule ciliate uditive e la trasduzione dell'informazione uditiva 211
- La via uditiva 213
- La percezione del tono 216
- La percezione dell'ampiezza 218
- La percezione del timbro 218
- La percezione della localizzazione spaziale 219
- La percezione dei suoni complessi 223
- SOMMARIO DELLA PRIMA PARTE 226

Il sistema vestibolare 227

- L'anatomia dell'apparato vestibolare 228
- Le cellule recettoriali 229
- La via vestibolare 229
- SOMMARIO DELLA SECONDA PARTE 230

Il sistema somatosensoriale 231

- Gli stimoli 231
- L'anatomia della pelle e i suoi organi recettivi 231

- La percezione della stimolazione cutanea 232
- Le vie somatosensoriali 235
- La percezione del dolore 237
- SOMMARIO DELLA TERZA PARTE 242

Il sistema gustativo 243

- Gli stimoli 243
- L'anatomia dei bottoni gustativi e delle cellule gustative 244
- La percezione dell'informazione gustativa 244
- La via gustativa 246
- SOMMARIO DELLA QUARTA PARTE 247

Il sistema olfattivo 248

- Gli stimoli 248
- L'anatomia dell'apparato olfattivo 248
- La trasduzione dell'informazione olfattiva 250
- La percezione di odori specifici 250
- SOMMARIO DELLA QUINTA PARTE 253

Domande di ripasso 254



8

Controllo del movimento 255

Muscoli scheletrici 256

- Anatomia 257
- Basi fisiche della contrazione muscolare 258
- Feedback sensoriale dai muscoli 258
- SOMMARIO DELLA PRIMA PARTE 260

Controllo riflesso del movimento 261

- Riflesso monosinaptico da stiramento 261
- Sistema motorio gamma 261
- Riflessi polisinpatici 263
- SOMMARIO DELLA SECONDA PARTE 264

Controllo cerebrale del movimento 264

- Organizzazione della corteccia motoria 265
- Controllo corticale del movimento: le vie discendenti 266

- Pianificazione e iniziazione dei movimenti:
 - il ruolo della corteccia motoria associativa 268
- Imitazione e comprensione dei movimenti:
 - il ruolo del sistema dei neuroni specchio 273
- Controllo dei movimenti di raggiungimento e prensione 275
- Deficit dei movimenti di precisione:
 - le aprassie 276
- Gangli della base 277
- Cervelletto 282
- Formazione reticolare 285
- SOMMARIO DELLA TERZA PARTE 286

Domande di ripasso 287



9

Il sonno e i ritmi biologici 288

Una descrizione fisiologica e comportamentale del sonno 289

- Stadi del sonno 290
- Attività mentale durante il sonno 293
- SOMMARIO DELLA PRIMA PARTE 294

Disturbi del sonno 294

- Insomnia 294
- Narcolessia 295
- Disturbo comportamentale del sonno REM 297
- Problemi associati con il sonno ad onde lente 297
- SOMMARIO DELLA SECONDA PARTE 298

Perché dormiamo? 299

- Funzioni del sonno ad onde lente 299
- Funzioni del sonno REM 301
- Sonno e apprendimento 302
- SOMMARIO DELLA TERZA PARTE 303

Meccanismi fisiologici del sonno e della veglia 304

- Controllo chimico del sonno 304
- Controllo neurale dell'*arousal* 305
- Controllo neurale del sonno ad onde lente 308
- Controllo neurale del sonno REM 311
- SOMMARIO DELLA QUARTA PARTE 314

Orologi biologici 315

- Ritmi circadiani e *zeitgeber* 315
- Nucleo sovrachiasmatico 316
- Controllo dei ritmi stagionali: ghiandola pineale e melatonina 319
- Alterazioni dei ritmi circadiani: sindrome dei turnisti e *jet lag* (sindrome da volo transmeridiano) 320
- SOMMARIO DELLA QUINTA PARTE 321

Domande di ripasso 322



10

Il comportamento riproduttivo 323

Sviluppo sessuale 324

- Gametogenesi e fecondazione 324
- Sviluppo degli organi riproduttivi 325
- Maturazione sessuale 328
- SOMMARIO DELLA PRIMA PARTE 331

Controllo ormonale del comportamento sessuale 331

- Controllo ormonale dei cicli riproduttivi femminili 331
- Controllo ormonale del comportamento sessuale in animali di laboratorio 332
- Effetti organizzativi degli androgeni sul comportamento: mascolinizzazione e defemminizzazione 334
- Effetti dei feromoni 335
- Comportamento sessuale umano 338
- Orientamento sessuale 340
- SOMMARIO DELLA SECONDA PARTE 345

Controllo neurale del comportamento sessuale 346

- Maschi 346
- Femmine 348
- Formazione dei legami di coppia 350
- SOMMARIO DELLA TERZA PARTE 351

Comportamento di cura della prole 352

- Comportamento materno dei roditori 352
- Controllo ormonale del comportamento materno 353
- Controllo neurale del comportamento materno 354
- Controllo neurale del comportamento paterno 356
- SOMMARIO DELLA QUARTA PARTE 357

Domande di ripasso 358



11

Emozione 359

Emozioni come modelli organizzati di risposta 360

- Paura 361
- Rabbia, aggressività e controllo degli impulsi 365
- Controllo ormonale del comportamento aggressivo 371
- SOMMARIO DELLA PRIMA PARTE 375

Comunicazione delle emozioni 376

- Espressioni facciali delle emozioni: risposte innate 377
- Substrato neuronale della comunicazione delle emozioni: riconoscimento 378

Substrato neuronale della comunicazione delle emozioni: espressione 384

■ SOMMARIO DELLA SECONDA PARTE 387

Sensazioni emozionali 388

- La teoria di James-Lange 388
- Feedback* da emozioni simulate 390
- SOMMARIO DELLA TERZA PARTE 391

Domande di ripasso 392



12

Il comportamento nutritivo 393

Meccanismi di regolazione fisiologica 394

Assunzione di liquidi 396

- Alcune nozioni sul bilancio idrico 396
- Due tipi di sete 397
- Meccanismi neurali della sete 401
- SOMMARIO DELLA PRIMA PARTE 402

Alimentazione: qualche nozione sul metabolismo 403

- SOMMARIO DELLA SECONDA PARTE 406

Cosa dà inizio all'assunzione di cibo? 406

- Segnali ambientali 406
- Segnali gastrici 407
- Segnali metabolici 408
- SOMMARIO DELLA TERZA PARTE 409

Cosa fa cessare l'assunzione di cibo? 410

- Fattori cefalici 410
- Fattori gastrici 410
- Fattori intestinali 410
- Fattori epatici 411

Insulina 412

Sazietà a lungo termine: segnali dal tessuto adiposo 412

■ SOMMARIO DELLA QUARTA PARTE 413

Meccanismi cerebrali 414

- Tronco dell'encefalo 414
- Ipotalamo 414
- SOMMARIO DELLA QUINTA PARTE 420

Obesità 421

- Cause potenziali 421
- Trattamento 424
- SOMMARIO DELLA SESTA PARTE 427

Anoressia nervosa/Bulimia nervosa 428

- Cause potenziali 429
- Terapia 431
- SOMMARIO DELLA SETTIMA PARTE 432

Domande di ripasso 432



13

Apprendimento e memoria 434

La natura dell'apprendimento 435

- SOMMARIO DELLA PRIMA PARTE 438

Plasticità sinaptica: potenziamento a lungo termine e depressione a lungo termine 439

- Induzione del potenziamento a lungo termine 439
- Ruolo dei recettori NMDA 441
- Meccanismi di plasticità sinaptica 443
- Depressione a lungo termine 447
- Altre forme di potenziamento a lungo termine 448

- SOMMARIO DELLA SECONDA PARTE 448

Apprendimento percettivo 449

- Apprendere a riconoscere stimoli visivi 449
- Memoria percettiva a breve termine 451

- SOMMARIO DELLA TERZA PARTE 452

Condizionamento classico 452

- SOMMARIO DELLA QUARTA PARTE 453

Condizionamento operante 454

- Gangli della base 454
- Rinforzo 455

- SOMMARIO DELLA QUINTA PARTE 458

Apprendimento associativo 459

- Amnesia anterograda nell'uomo 459
- Abilità di apprendimento risparmiate 461
- Memoria dichiarativa e memoria non-dichiarativa 462
- Anatomia dell'amnesia anterograda 464
- Ruolo della formazione ippocampale nel consolidamento delle memorie dichiarative 466
- Memorie episodiche e semantiche 467
- Memoria spaziale 468
- Apprendimento associativo negli animali da laboratorio 469

- SOMMARIO DELLA SESTA PARTE 476

Domande di ripasso 478



14

La comunicazione umana 479

Produzione e comprensione del linguaggio: meccanismi cerebrali 480

- Lateralizzazione 480
- Produzione del linguaggio 481
- Comprensione del linguaggio 485
- L'afasia nei non udenti 494
- Prosodia: ritmo, tono ed enfasi del linguaggio 496
- Riconoscimento della voce delle persone 497
- Balbutie 497

- SOMMARIO DELLA PRIMA PARTE 499

Disturbi di lettura e di scrittura 500

- Relazione con l'afasia 500
- Alessia pura 501
- Verso una comprensione della lettura 503
- Dislessie evolutive 509
- Verso una comprensione della scrittura 511

- SOMMARIO DELLA SECONDA PARTE 513

Domande di ripasso 515



15

Disturbi neurologici 516

Tumori 517

Disturbi da crisi (epilettiche) 519

Accidenti cerebrovascolari (ictus) 522

Trauma cranico 526

- SOMMARIO DELLA PRIMA PARTE 527

Disturbi dello sviluppo 528

Sostanze tossiche 528

Disturbi metabolici ereditari 529

Sindrome di Down 530

- SOMMARIO DELLA SECONDA PARTE 531

Disturbi degenerativi 531

Encefalopatie spongiformi trasmissibili 531

Morbo di Parkinson 533

Morbo di Huntington 538

Malattia di Alzheimer 540

Sclerosi laterale amiotrofica 545

Sclerosi multipla 546

Sindrome di Korsakoff 547

- SOMMARIO DELLA TERZA PARTE 547

Disturbi causati da malattie infettive 549

- SOMMARIO DELLA QUARTA PARTE 550

Domande di ripasso 551



16

Schizofrenia e disturbi affettivi 552

Schizofrenia 554

Descrizione 554

Ereditarietà 555

Farmacologia della schizofrenia:
l'ipotesi dopaminergica 556

Schizofrenia come disturbo neurologico 559

- SOMMARIO DELLA PRIMA PARTE 568

L'ipotesi monoaminergica 575

Ruolo del trasportatore
della serotonina 576

Ruolo della corteccia frontale 576

Ruolo della neurogenesi 577

Ruolo dei ritmi circadiani 578

- SOMMARIO DELLA SECONDA PARTE 582

Disturbi affettivi maggiori 570

Descrizione 570

Ereditarietà 571

Stagione di nascita 571

Terapie biologiche 571

Domande di ripasso 583



17

Disturbi d'ansia, disturbo autistico, disturbo da deficit dell'attenzione/iperattività e disturbi da stress 584

Disturbi d'ansia 586

Disturbo di panico, disturbo d'ansia
generalizzato e disturbo da ansia sociale 586

Disturbo ossessivo-compulsivo 588

■ **SOMMARIO DELLA PRIMA PARTE 592**

Disturbo autistico 593

Descrizione 593

Cause potenziali 594

■ **SOMMARIO DELLA SECONDA PARTE 597**

Disturbo da deficit dell'attenzione/iperattività 598

Descrizione 598

Cause potenziali 599

■ **SOMMARIO DELLA TERZA PARTE 601**

Disturbi da stress 601

Fisiologia della risposta di stress 602

Effetti dello stress a lungo
termine sulla salute 603

Effetti dello stress sul cervello 604

Disturbo post-traumatico da stress 606

Psiconeuroimmunologia 609

■ **SOMMARIO DELLA QUARTA PARTE 612**

Domande di ripasso 613



18

Abuso di sostanze 614

Caratteristiche comuni della tossicomania 615

Breve rassegna storica 615

Rinforzo positivo 616

Rinforzo negativo 620

Desiderio smodato di assunzione
e recidiva 621

■ **SOMMARIO DELLA PRIMA PARTE 624**

Sostanze di frequente abuso 624

Oppiacei 625

Sostanze stimolanti: cocaina
e amfetamina 626

Nicotina 627

Alcol 631

Cannabis 633

■ **SOMMARIO DELLA SECONDA PARTE 635**

Ereditarietà e abuso di sostanze 636

■ **SOMMARIO DELLA TERZA PARTE 638**

Approcci terapeutici alle tossicomanie 638

■ **SOMMARIO DELLA QUARTA PARTE 641**

Domande di ripasso 642

BIBLIOGRAFIA 643

INDICE DEI NOMI 711

INDICE ANALITICO 721