

Indice generale

Presentazione all'edizione italiana	XXXI
Prefazione	XXXIII
Autori e collaboratori	XXXV

Parte I

Uno sguardo generale

1 Cervello e comportamento..... 5

Eric R. Kandel, A.J. Hudspeth

Sono stati proposti due modi alternativi di concepire le relazioni esistenti fra cervello e comportamento 6

Il cervello possiede regioni funzionalmente distinte 9

Le prime prove convincenti della localizzazione cerebrale delle facoltà cognitive sono nate dagli studi delle alterazioni del linguaggio 11

Anche i tratti affettivi sono mediati da sistemi specializzati a localizzazione cerebrale 16

I processi mentali sono i prodotti finali delle interazioni che si stabiliscono fra unità elementari di analisi localizzate nel cervello 17

Lecture scelte 19

Bibliografia 19

2 Cellule nervose, circuiti nervosi e comportamento..... 21

Eric R. Kandel, Ben A. Barres, A.J. Hudspeth

Nel sistema nervoso sono presenti due classi di cellule 22

Le cellule nervose costituiscono la fonte dei messaggi trasmessi dal sistema nervoso 22

Le cellule gliali sono elementi di sostegno 26

Ogni cellula nervosa entra a far parte di un circuito che possiede una o più funzioni comportamentali specifiche 27

Tutti i neuroni impiegano gli stessi meccanismi per inviare i propri messaggi 29

L'elemento d'ingresso genera segnali locali graduali 31

All'elemento d'innesco spetta la decisione di generare un potenziale d'azione 31

L'elemento di conduzione propaga un potenziale d'azione di tutto-o-nulla 33

L'elemento d'uscita libera un neurotrasmettitore 34

Le vie nervose del riflesso da stiramento rappresentano un buon esempio per illustrare come si modifica il messaggio nervoso passando da informazione sensitiva a comando motorio 35

Le principali differenze tra le cellule nervose riguardano il loro diverso corredo molecolare 35

Esistono modelli di reti nervose capaci di simulare i meccanismi in parallelo impiegati dal cervello per l'analisi delle informazioni 36

Le connessioni nervose possono venire modificate dall'esperienza 37

Lecture scelte 38

Bibliografia 38

3 Geni e comportamento..... 39

Cornelia I. Bargmann, T. Conrad Gilliam

Geni, analisi genetica ed ereditabilità del comportamento 41

Natura dei geni 41

I geni sono disposti sui cromosomi 42

Relazione fra genotipo e fenotipo 43

I geni vengono conservati attraverso l'evoluzione 45

Il ruolo dei geni nel comportamento può essere studiato su modelli animali 46

Nel Moscerino, nel Topo e nell'Uomo il ritmo circadiano viene generato da un oscillatore di trascrizione 47

Nel Moscerino e nelle api i ritmi di attività vengono regolati da modificazioni naturali di una proteina-chinasi 52

In numerose specie animali i comportamenti sociali vengono regolati da recettori neuropeptidici 54

Studi genetici del comportamento dell'Uomo e delle sue alterazioni 56

I disturbi neurologici presenti nell'Uomo fanno ritenere che le diverse funzioni cerebrali siano controllate da geni distinti 57

- La complessità delle basi genetiche dei tratti comportamentali è ben illustrata dai disturbi correlati all'autismo 58
- Le malattie psichiatriche e i tentativi di interpretare le caratteristiche multigeniche 58
 - La complessità dei meccanismi ereditari e dell'impronta genetica nell'Uomo 58
 - Caratteri multigenici: molte malattie rare o alcune modificazioni di tipo comune? 59
- Una visione d'insieme 62
- Glossario 63
- Lecture scelte 64
- Bibliografia 64

Parte II

Biologia cellulare e molecolare del neurone

4 Le cellule del sistema nervoso 71

James H. Schwartz, Ben A. Barres, James E. Goldman

- I neuroni e la glia posseggono molte caratteristiche strutturali e molecolari in comune 72
- Il citoscheletro determina la forma delle cellule 74
- Gli aggregati di proteine e gli organuli cellulari sono trasportati attivamente lungo gli assoni e i dendriti 78
 - Il trasporto assonale rapido convoglia gli organuli membranosi 80
 - Il trasporto assonale lento convoglia le proteine del citosol e gli elementi del citoscheletro 83
- La sintesi delle proteine nei neuroni è analoga a quella che ha luogo in altre cellule secretorie 84
 - Le proteine secretorie e di membrana vengono sintetizzate e modificate nel reticolo endoplasmatico 84
 - Le proteine secretorie vengono modificate nell'apparato del Golgi 86
- La membrana superficiale e le sostanze di origine extracellulare vengono riciclate nella cellula 87
- Le cellule gliali svolgono diversi ruoli nelle funzioni nervose 88
 - La glia forma gli strati isolanti degli assoni 88
 - Gli astrociti cooperano con i meccanismi sinaptici di segnalazione 88
 - Il plesso corioideo e le cellule ependimali producono il liquido cerebrospinale 95
 - La microglia cerebrale deriva dal midollo osseo 95
- Una visione d'insieme 96
- Lecture scelte 97
- Bibliografia 98

5 I canali ionici..... 100

Steven A. Siegelbaum, John Koester

- Nel sistema nervoso il rapido invio di segnali dipende dalla presenza dei canali ionici 101
- I canali ionici sono proteine che attraversano la membrana della cellula da parte a parte 101

- È possibile registrare le correnti dei singoli canali ionici 105
- I canali ionici di tutte le cellule hanno numerose caratteristiche in comune 106
 - I flussi ionici che attraversano i canali sono passivi 106
 - L'apertura e chiusura dei canali comporta una serie di modificazioni della loro conformazione 108
- La struttura dei canali ionici può essere desunta da ricerche di tipo biofisico, biochimico e di biologia molecolare 111
 - I geni che codificano i canali ionici possono venire raggruppati in famiglie 113
 - Le strutture dei canali selettivi per il potassio, allo stato chiuso e aperto, sono state chiarite da analisi cristallografiche ai raggi X 116
 - Le basi strutturali della selettività per i cloro ioni mettono in luce le strette relazioni che intercorrono fra i canali ionici e i trasportatori di ioni 119
- Una visione d'insieme 122
- Lecture scelte 124
- Bibliografia 124

6 Il potenziale di membrana e le proprietà elettriche passive del neurone 126

John Koester, Steven A. Siegelbaum

- Il potenziale di membrana di riposo dipende dalla separazione delle cariche elettriche presenti ai capi della membrana cellulare 127
- Il potenziale di membrana di riposo è determinato sia dai canali ionici passivi che da quelli ad apertura variabile 127
 - I canali ionici passivi delle cellule gliali sono permeabili soltanto al potassio 129
 - Nelle cellule nervose a riposo i canali passivi sono permeabili a numerose specie di ioni 130
 - I gradienti elettrochimici del sodio, del potassio e del calcio si stabiliscono come conseguenza del trasporto attivo di questi ioni 131
 - Anche gli ioni cloro vengono trasportati attivamente 134
- L'equilibrio dei flussi ionici che dà origine al potenziale di membrana di riposo scompare nel corso del potenziale d'azione 134
- L'equazione di Goldman permette di esprimere in termini quantitativi il contributo dei diversi ioni al potenziale di membrana di riposo 135
- Le proprietà funzionali del neurone possono venire rappresentate mediante un modello di circuito elettrico equivalente 136
- Le proprietà elettriche passive del neurone influenzano i segnali elettrici 138
 - La capacità della membrana rallenta l'andamento temporale dei segnali elettrici 139
 - Le resistenze della membrana e dell'assoplasma influenzano l'efficienza della conduzione dei segnali 139
 - Gli assoni di grandi dimensioni vengono eccitati più facilmente di quelli piccoli 143
 - Le proprietà passive della membrana e il diametro dell'assone influenzano la velocità con la quale si propaga il potenziale d'azione 144
- Una visione d'insieme 145
- Lecture scelte 147
- Bibliografia 147

7 I segnali propagati: il potenziale d'azione 148

John Koester, Steven A. Siegelbaum

L'insorgenza del potenziale d'azione è dovuta a flussi ionici che attraversano canali voltaggio-dipendenti 149

Le correnti di sodio e di potassio che passano attraverso i canali voltaggio-dipendenti vengono misurate con la tecnica di blocco del voltaggio 149

Le conduttanze voltaggio-dipendenti del sodio e del potassio si possono calcolare a partire dalle rispettive correnti 153

È possibile ricostruire il potenziale d'azione conoscendo le proprietà dei canali del sodio e del potassio 155

La presenza di canali voltaggio-dipendenti con proprietà diverse aumenta l'efficienza con cui i neuroni trasmettono messaggi 158

Il sistema nervoso è in grado di esprimere una ricca gamma di canali ionici voltaggio-dipendenti 158

I meccanismi d'accesso dei canali ionici voltaggio-dipendenti possono venire modificati da diversi fattori citoplasmatici 159

Il livello di eccitabilità varia da una zona all'altra del neurone 159

Il livello di eccitabilità varia a seconda del tipo di neurone 160

I meccanismi che regolano il transito degli ioni e i loro meccanismi di accesso in funzione del voltaggio sono stati desunti da misure elettrofisiologiche 162

I canali sodici voltaggio-dipendenti si aprono e si chiudono in risposta a una redistribuzione delle cariche all'interno dei canali stessi 162

La selettività del canale voltaggio-dipendente per il sodio dipende dalle dimensioni, dalla carica e dall'energia di idratazione di questo ione 164

I canali voltaggio-dipendenti per il potassio, il sodio e il calcio derivano tutti da un progenitore ancestrale e hanno strutture simili 164

L'analisi cristallografica ai raggi X della struttura dei canali voltaggio-dipendenti permette di interpretare i meccanismi della dipendenza dal voltaggio 166

La varietà dei canali voltaggio-dipendenti è dovuta a numerosi meccanismi genetici 167

Una visione d'insieme 170

Lecture scelte 170

Bibliografia 170

Parte III

La trasmissione sinaptica

8 Uno sguardo panoramico sui meccanismi della trasmissione sinaptica 177

Steven A. Siegelbaum, Eric R. Kandel

Le sinapsi possono essere elettriche o chimiche 177

Le sinapsi elettriche assicurano una trasmissione praticamente istantanea dei segnali 178

Nelle sinapsi elettriche le cellule sono connesse dai canali delle giunzioni comunicanti 180

La trasmissione elettrica permette la scarica rapida e sincrona delle cellule interconnesse 183

Le giunzioni comunicanti sono importanti per le funzioni della glia e per le sue alterazioni 184

Le sinapsi chimiche fungono da amplificatori dei segnali 184

I neurotrasmettitori si legano a recettori postsinaptici 185

I recettori postsinaptici regolano l'accesso ai canali ionici con meccanismi sia diretti che indiretti 186

Lecture scelte 187

Bibliografia 188

9 La trasmissione a livello della sinapsi neuromuscolare: trasmissione sinaptica diretta 189

Eric R. Kandel, Steven A. Siegelbaum

La giunzione neuromuscolare costituisce il modello d'elezione per lo studio della trasmissione sinaptica diretta 189

I motoneuroni eccitano il muscolo aprendo canali ionici attivati da un ligando a livello della placca motrice 191

Il potenziale sinaptico della placca motrice è determinato da correnti ioniche che passano attraverso i canali-recettori dell'acetilcolina 192

Il canale ionico della placca motrice è permeabile sia al sodio che al potassio 193

La tecnica del patch-clamp permette l'analisi dei flussi di corrente che passano attraverso singoli canali-recettori dell'acetilcolina 195

Attraverso ogni singolo canale-recettore passa una corrente unitaria di tutto-o-nulla 195

La corrente di placca è determinata da quattro fattori 197

Conosciamo oggi le proprietà molecolari del canale-recettore acetilcolinico 198

Una visione d'insieme 203

Appendice: è possibile calcolare la corrente di placca partendo da un modello di circuito equivalente 205

Lecture scelte 208

Bibliografia 208

10 I meccanismi di integrazione sinaptica nel sistema nervoso centrale 210

Steven A. Siegelbaum, Eric R. Kandel, Rafael Yuste

I neuroni del sistema nervoso centrale ricevono sia segnali eccitatori che inibitori 211

Le sinapsi eccitatorie e inibitorie hanno morfologia ultrastrutturale diversa 211

L'attività sinaptica eccitatoria è mediata da canali-recettori ionotropici del glutammato permeabili al sodio e al potassio 213

I recettori ionotropici eccitatori attivati dal glutammato sono codificati da una particolare famiglia di geni 216

I recettori del glutammato sono composti da un gruppo di moduli 218

I recettori NMDA e AMPA sono organizzati da una rete di proteine a livello delle densità postsinaptiche 220

In generale, l'attività sinaptica inibitoria è mediata da canali-recettori ionotropici del GABA e della glicina permeabili ai cloro ioni 222

È possibile registrare le correnti che passano attraverso singoli canali-recettori del GABA e della glicina 222

- Le correnti di cloro ioni dei canali-recettori inibitori GABA_A e della glicina, in generale, inibiscono la cellula postsinaptica 223
- I recettori ionotropici del glutammato, del GABA e della glicina sono proteine integrali di membrana codificate da due diverse famiglie di geni 225
- I recettori ionotropici GABA_A e della glicina sono omologhi ai recettori nicotinici dell'ACH 225
- Nel sistema nervoso centrale alcune attività sinaptiche sono mediate da altri tipi di recettori ionotropici 226
- Sia i segnali eccitatori che quelli inibitori vengono integrati dai neuroni in un'unica risposta 227
- I segnali sinaptici vengono integrati in modo da innescare un potenziale d'azione a livello del segmento iniziale dell'assone 227
- I dendriti sono strutture elettricamente eccitabili in grado di scaricare potenziali d'azione 228
- Le sinapsi dei neuroni del sistema nervoso centrale vengono classificate a seconda della loro funzione fisiologica 230
- Una visione d'insieme 232
- Lecture scelte 234
- Bibliografia 234

11 I meccanismi di modulazione della trasmissione sinaptica: i sistemi di secondo messaggero 236

Steven A. Siegelbaum, David E. Clapham, James H. Schwartz

- La via di secondo messaggero meglio conosciuta è quella dell'AMP ciclico. Essa comporta una serie di reazioni a cascata che nascono da recettori accoppiati a proteine G 237
- Tutte le vie di secondo messaggero attivate da recettori accoppiati a proteine G seguono una logica molecolare comune 240
- Una famiglia di proteine G attiva diverse vie di secondo messaggero 240
- L'idrolisi di fosfolipidi da parte della fosfolipasi C dà origine a due importanti secondi messaggeri: l'IP₃ e il diacilglicerolo 241
- L'idrolisi dei fosfolipidi da parte della fosfolipasi A₂ libera acido arachidonico determinando la comparsa di altri secondi messaggeri 244
- I messaggeri transcellulari sono importanti per la regolazione delle funzioni presinaptiche 245
- Gli endocannabinoidi derivano dall'acido arachidonico 245
- L'ossido nitrico e il monossido di carbonio sono secondi messaggeri gassosi che stimolano la sintesi del GMP ciclico 247
- Alcuni effetti dei recettori metabotropici sono mediati da una famiglia di recettori della tirosin-chinasi 248
- Le attività fisiologiche dei recettori ionotropici e metabotropici sono diverse 249
- Le reazioni a cascata di alcuni secondi messaggeri possono aumentare o diminuire l'apertura di molti tipi di canali ionici 249
- Le proteine G possono modulare direttamente i canali ionici 251
- La fosforilazione AMP ciclico-dipendente di alcune proteine può far chiudere canali del potassio 254
- Le attività sinaptiche mediate dalla fosforilazione hanno termine in seguito all'azione di fosfoprotein-fosfatasi 254
- I secondi messaggeri possono conferire alla trasmissione sinaptica effetti di lunga durata 256

- Una visione d'insieme 257
- Lecture scelte 258
- Bibliografia 258

12 La liberazione dei neurotrasmettitori .. 260

Steven A. Siegelbaum, Eric R. Kandel, Thomas C. Südhof

- La liberazione dei neurotrasmettitori è regolata dalla depolarizzazione delle terminazioni presinaptiche 260
- La liberazione dei neurotrasmettitori è innescata dall'ingresso di calcio 263
- Relazione fra concentrazione presinaptica di calcio e liberazione di neurotrasmettitori 264
- Diverse classi di canali del calcio mediano la liberazione di neurotrasmettitori 264
- I neurotrasmettitori vengono liberati in pacchetti unitari detti quanti 267
- I neurotrasmettitori sono custoditi e liberati dalle vescicole sinaptiche 271
- Le vescicole sinaptiche liberano i neurotrasmettitori per esocitosi e vengono riciclate per endocitosi 272
- Le misure di capacità elettrica delle membrane hanno permesso di capire la cinetica dei processi di esocitosi ed endocitosi 274
- I meccanismi di esocitosi comportano la formazione di un poro transitorio di fusione 274
- Il ciclo delle vescicole sinaptiche comporta numerosi passaggi 274
- L'esocitosi delle vescicole sinaptiche comporta l'intervento di complessi meccanismi proteici, altamente conservati dai processi evolutivi 278
- Le sinapsine rivestono grande importanza per l'accumulo e la mobilitazione delle vescicole sinaptiche 278
- Le proteine SNARE catalizzano la fusione delle vescicole con la membrana plasmatica 278
- La liberazione dei neurotrasmettitori è innescata dal legame del calcio con la sinaptotagmina 281
- Il complesso apparato che presiede alla fusione è custodito in una ben conservata impalcatura proteica a livello delle zone attive 281
- La modulazione della liberazione dei neurotrasmettitori sta alla base della plasticità sinaptica 282
- Le variazioni della concentrazione intracellulare del calcio libero, dovute all'attività neuronale, determinano variazioni di lungo termine nella liberazione di neurotrasmettitori 283
- Le sinapsi asso-assoniche localizzate sulle terminazioni presinaptiche regolano la liberazione di neurotrasmettitori 284
- Una visione d'insieme 285
- Lecture scelte 287
- Bibliografia 287

13 I neurotrasmettitori. 289

James H. Schwartz, Jonathan A. Javitch

- Per entrare nel novero dei neurotrasmettitori i messaggeri chimici devono soddisfare quattro criteri 289
- Soltanto poche sostanze di basso peso molecolare fungono da neurotrasmettitori 291
- Acetilcolina 291
- Neurotrasmettitori costituiti da amine biogene 291
- Neurotrasmettitori costituiti da catecolamine 292

- Serotonina 293
- Istamina 294
- Neurotrasmettitori di natura aminoacidica 294
- ATP e adenosina 294

I neurotrasmettitori a basso peso molecolare sono assunti con meccanismi attivi dalle vescicole 295

Numerosi peptidi neuroattivi possono fungere da neurotrasmettitori 297

I neurotrasmettitori di natura peptidica e quelli costituiti da sostanze di basso peso molecolare sono diversi sotto molti aspetti 299

I neurotrasmettitori di natura peptidica e quelli costituiti da sostanze di basso peso molecolare possono coesistere e venire liberati contemporaneamente 301

La trasmissione sinaptica ha termine con l'allontanamento del neurotrasmettitore dalla fessura sinaptica 301

Una visione d'insieme 305

Lecture scelte 306

Bibliografia 306

14 I disturbi del nervo e dell'unità motrice.....307

Robert H. Brown, Stephen C. Cannon, Lewis P. Rowland

È possibile distinguere clinicamente le malattie dei nervi periferici, della giunzione neuromuscolare e del muscolo 308

Sono numerose le forme morbose che interessano i motoneuroni e i nervi periferici 309

Le malattie del motoneurone non colpiscono i neuroni sensitivi 309

Le malattie dei nervi periferici alterano la conduzione dei potenziali d'azione 310

Sono state definite le basi molecolari di alcune neuropatie periferiche ereditarie 311

Le malattie della giunzione neuromuscolare hanno cause molteplici 312

La miastenia gravis è l'esempio meglio conosciuto di malattia della giunzione neuromuscolare 314

Il trattamento della miastenia tende ad alleviarne gli effetti fisiologici ed è mirato alla patogenesi autoimmune della malattia 317

Esistono due forme diverse di miastenia gravis congenita 318

La sindrome di Lambert-Eaton e il botulismo sono altre due alterazioni della trasmissione neuromuscolare 319

Le malattie del muscolo scheletrico possono essere ereditarie o acquisite 319

La dermatomiosite è il prototipo di una miopatia acquisita 320

Le distrofie muscolari sono le miopatie ereditarie più comuni 320

Alcune malattie ereditarie del muscolo scheletrico nascono da alterazioni genetiche dei canali ionici voltaggio-dipendenti 323

La paralisi periodica si accompagna a un'alterata eccitabilità muscolare e a livelli anormali di potassio serico 325

Una visione d'insieme 326

Appendice: la diagnosi delle alterazioni dell'unità motrice è facilitata da criteri di laboratorio 326

Lecture scelte 329

Bibliografia 329

Parte IV

Le basi nervose dei processi cognitivi

15 L'organizzazione del sistema nervoso centrale.....337

David G. Amaral, Peter L. Strick

Il sistema nervoso centrale è composto dal midollo spinale e dal cervello 338

I principali sistemi funzionali cerebrali sono organizzati in modo simile 343

Le informazioni vengono elaborate a livello di ogni stazione di ritrasmissione sinaptica 343

I neuroni di ogni stazione di ritrasmissione sinaptica formano una mappa neurale del corpo 343

Ogni sistema funzionale è organizzato in modo gerarchico 344

I sistemi funzionali di un lato del cervello controllano la parte contralaterale del corpo 344

La corteccia cerebrale è implicata in funzioni cognitive 344

I neuroni della corteccia cerebrale sono organizzati in strati e colonne 345

La corteccia cerebrale contiene numerose tipologie di neuroni 348

Le regioni cerebrali sottocorticali sono funzionalmente organizzate in nuclei 348

La motivazione, le emozioni e la memoria vengono influenzate da sistemi modulatori cerebrali 350

Il sistema nervoso periferico è anatomicamente distinto dal sistema nervoso centrale 352

Una visione d'insieme 353

Lecture scelte 354

Bibliografia 354

16 L'organizzazione funzionale della percezione e del movimento.....356

David G. Amaral

Le modalità di elaborazione delle informazioni sensoriali vengono illustrate prendendo come esempio il sistema somatosensitivo 357

Le informazioni somatosensitive provenienti dal tronco e dagli arti vengono convogliate al midollo spinale 357

I neuroni sensitivi primari del tronco e degli arti sono situati nei gangli delle radici dorsali 358

I rami centrali degli assoni dei neuroni dei gangli delle radici dorsali sono disposti in modo da formare una mappa della superficie corporea 360

Ogni submodalità somatica viene analizzata in un sottosistema distinto che va dalla periferia al cervello 360

Il talamo è una stazione di collegamento essenziale fra i recettori sensoriali e la corteccia cerebrale per tutte le modalità sensoriali a eccezione dell'olfatto 360

La corteccia cerebrale è la sede dove viene raggiunto il livello più elevato di elaborazione delle informazioni sensoriali 363

Il movimento volontario è mediato da connessioni dirette fra la corteccia cerebrale e il midollo spinale 365

Una visione d'insieme 368

Lecture scelte 368

Bibliografia 368

17 Dalle cellule nervose ai processi cognitivi: le rappresentazioni interne dello spazio e dell'azione.....370

Eric R. Kandel

- Le neuroscienze cognitive hanno come principale obiettivo lo studio delle rappresentazioni nervose dei processi mentali 371
- Il cervello possiede una rappresentazione ordinata dello spazio personale 374
- La corteccia cerebrale possiede una mappa della superficie recettiva per ciascuna delle modalità somatosensitive 375
 - L'accuratezza dell'esame neurologico dei pazienti si fonda sull'esistenza di mappe corticali del corpo 375
- La rappresentazione interna dello spazio personale può essere modificata dall'esperienza 377
- Lo spazio extrapersonale è rappresentato a livello della corteccia associativa parietale posteriore 380
- I processi mentali sono in larga misura inconsci 382
- Lo stato di coscienza è accessibile all'analisi neurobiologica? 384
- Il concetto di coscienza pone una serie di interrogativi fondamentali alle teorie biologiche della mente 384
 - Le ricerche neurobiologiche sui processi cognitivi non dipendono da una particolare teoria sulla coscienza 386
 - Le ricerche sulla rivalità binoculare hanno consentito di identificare dei circuiti che permettono di passare dalla percezione visiva inconscia a quella conscia 387
 - L'attenzione selettiva agli stimoli visivi può essere studiata a livello cellulare nei primati non umani 387
 - Come viene codificata l'autoconsapevolezza a livello del sistema nervoso centrale? 388
- Una visione d'insieme 389
- Lecture scelte 390
- Bibliografia 390

18 L'organizzazione dei processi cognitivi.....392

Carl R. Olson, Carol L. Colby

- Le aree corticali che sono funzionalmente correlate sono disposte vicine fra loro 393
- Le informazioni sensoriali vengono elaborate a livello corticale in vie organizzate in modo seriale 393
- Le vie devolute a ciascuna modalità sensoriale disposte in parallelo si dirigono verso aree associative dorsali e ventrali 396
- La via visiva dorsale trasmette informazioni di natura spaziale e si porta alla corteccia associativa parietale 397
 - La via visiva ventrale elabora informazioni sulla forma delle immagini visive e si porta alla corteccia associativa temporale 399
- Il comportamento motorio finalizzato è controllato dal lobo frontale 403
- La corteccia prefrontale è importante per il controllo esecutivo del comportamento 403
 - La corteccia prefrontale dorsolaterale è coinvolta nel controllo cognitivo del comportamento 404
 - La corteccia prefrontale orbitale-ventromediale è coinvolta nel controllo emozionale del comportamento 406
- La corteccia associativa limbica è una via d'ingresso al sistema della memoria che ha sede nell'ippocampo 409
- Una visione d'insieme 409

Lecture scelte 410

Bibliografia 410

19 Le funzioni cognitive dei sistemi premotori.....412

Giacomo Rizzolatti, Peter L. Strick

- Le connessioni dirette fra la corteccia cerebrale e il midollo spinale hanno un ruolo fondamentale nell'organizzazione del movimento volontario 413
- Anche le quattro aree premotorie della corteccia dei primati posseggono connessioni dirette con il midollo spinale 416
- L'organizzazione dei circuiti motori deputati alle azioni volontarie è finalizzata a compiti specifici 418
- La mano assume un ruolo fondamentale nel comportamento dei primati 419
- L'attività congiunta dei neuroni della corteccia parietale e di quella premotoria codifica atti motori potenziali 421
- Alcuni neuroni codificano le possibili interazioni con un oggetto 421
 - I neuroni specchio rispondono alle azioni motorie compiute da altri soggetti 422
 - Gli atti motori possibili vengono soppressi o fatti eseguire da centri di pianificazione motoria 423
- Una visione d'insieme 423
- Lecture scelte 424
- Bibliografia 424

20 Visualizzazione funzionale dei processi cognitivi.....426

Scott A. Small, David J. Heeger

- La visualizzazione funzionale è correlata con il fabbisogno metabolico per lo svolgimento dell'attività nervosa 426
- Le tecniche di visualizzazione funzionale hanno come fondamento gli studi sul flusso ematico 426
 - La visualizzazione funzionale è correlata con il metabolismo energetico 428
- La visualizzazione funzionale viene utilizzata per lo studio dei processi cognitivi 432
- Visualizzazione dei processi percettivi coscienti e di quelli inconsci 433
 - Visualizzazione della memoria cosciente e di quella non cosciente 436
 - Visualizzazione della modulazione dell'attenzione nella percezione cosciente 438
- La visualizzazione funzionale presenta alcune limitazioni 438
- Una visione d'insieme 441
- Lecture scelte 441
- Bibliografia 441

Parte V

La percezione

21 La codificazione sensoriale.....449

Esther P. Gardner, Kenneth O. Johnson

- La psicofisica studia le relazioni che intercorrono fra proprietà fisiche degli stimoli e sensazioni 451

- La percezione dell'intensità degli stimoli è regolata da leggi psicofisiche 451
- Le tecniche di misurazione dell'intensità delle sensazioni fanno uso di protocolli standardizzati 452
- Per studiare gli aspetti quantitativi delle sensazioni si fa ricorso alla statistica probabilistica 454
- I tempi delle decisioni sono correlati con i processi cognitivi 454

Gli stimoli fisici sono rappresentati nel sistema nervoso per mezzo di codici sensoriali 455

- I recettori sensoriali rispondono a un unico tipo di energia dello stimolo 457
- A livello di ogni organo di senso sono state identificate numerose sottoclassi di recettori sensoriali 460
- Le caratteristiche della scarica dei neuroni contengono informazioni sensoriali che vengono trasmesse al sistema nervoso centrale 462
- Il campo recettivo di un neurone sensoriale convoglia informazioni di natura spaziale 464

Nel sistema nervoso centrale vi sono vie a modalità specifica 466

- La superficie recettoriale è rappresentata in modo topografico a livello dei nuclei del sistema nervoso centrale 468
- La codificazione sensoriale è regolata da meccanismi a feedback 469
- L'elaborazione delle informazioni sensoriali è influenzata da meccanismi di apprendimento di tipo gerarchico 470

Una visione d'insieme 472

Lecture scelte 473

Bibliografia 473

22 Il sistema somatosensitivo: recettori e vie centrali. 475

Esther P. Gardner, Kenneth O. Johnson

I neuroni sensitivi primari del sistema somatosensitivo sono disposti nei gangli delle radici dorsali 476

Le fibre somatosensitive periferiche conducono i potenziali d'azione a velocità diverse 477

Il sistema somatosensitivo utilizza molti recettori specializzati 479

- I propriocettori rilevano l'attività dei muscoli e le posizioni delle articolazioni 482
- Il dolore è mediato dai nocicettori 484
- Le variazioni della temperatura della cute sono rilevate dai recettori termici 485
- Il prurito è una sensazione cutanea particolare 486
- Le sensazioni viscerali forniscono una rappresentazione dello stato dei vari organi interni 487

Le informazioni somatosensitive raggiungono il sistema nervoso centrale attraverso i nervi cranici e i nervi spinali 488

Le informazioni somatosensitive vengono ritrasmesse dal midollo spinale al talamo attraverso vie disposte in parallelo 488

Il sistema colonne dorsali-lemnisco mediale ritrasmette informazioni di natura tattile e propriocettiva 491

Il sistema spinotalamico ritrasmette informazioni di natura nociva, termica e viscerale 493

Il talamo possiede numerose regioni somatosensitive specializzate 494

Il nucleo ventrale posteriore ritrasmette informazioni di natura tattile e propriocettiva 494

Le informazioni di natura nociva, termica e viscerale vengono elaborate da parecchi nuclei talamici 494

Una visione d'insieme 495

Lecture scelte 495

Bibliografia 496

23 Il tatto. 498

Esther P. Gardner, Kenneth O. Johnson

Il tatto attivo e il tatto passivo evocano risposte simili nei meccanocettori 499

Nella mano sono presenti quattro tipi di meccanocettori 499

I campi recettivi definiscono la zona di sensibilità tattile 502

Con i test di discriminazione di due punti viene stimata la capacità di rilevare le caratteristiche della superficie degli oggetti 504

Le fibre a lento adattamento rilevano la pressione esercitata sugli oggetti e la loro forma 504

Le fibre a rapido adattamento rilevano gli stimoli in movimento e gli stimoli vibratorii 508

Sia le fibre a lento adattamento sia quelle a rapido adattamento sono importanti per il controllo della prensione 509

Le informazioni tattili vengono elaborate dalle regioni del sistema nervoso centrale devolute al tatto 510

I campi recettivi dei neuroni corticali integrano informazioni provenienti da recettori vicini fra loro 510

I neuroni della corteccia somatosensitiva sono organizzati in colonne specializzate dal punto di vista funzionale 513

Le colonne corticali sono organizzate in maniera somatotopica 516

Lungo le vie del sistema nervoso centrale le informazioni concernenti il tatto diventano sempre più astratte da una stazione sinaptica alla successiva 519

I processi cognitivi basati sul tatto sono mediati da neuroni della corteccia somatosensitiva secondaria 519

Il tatto attivo si avvale del contributo di circuiti sensori-motori della corteccia parietale posteriore 522

Le lesioni delle aree somatosensitive cerebrali provocano l'insorgenza di deficit specifici di natura tattile 524

Una visione d'insieme 527

Lecture scelte 527

Bibliografia 528

24 Il dolore. 530

Allan I. Basbaum, Thomas M. Jessell

Gli agenti lesivi per i tessuti attivano i nocicettori 531

I segnali provenienti dai nocicettori vengono trasmessi a neuroni del corno dorsale del midollo spinale 534

L'iperalgia può essere sia di origine periferica che centrale 536

Le informazioni nocicettive vengono ritrasmesse dal midollo spinale al talamo 541

Le informazioni nocicettive vengono ritrasmesse da cinque vie ascendenti principali 541

Le informazioni nocicettive vengono ritrasmesse alla corteccia cerebrale da alcuni nuclei talamici di ritrasmissione 544

Il dolore è controllato da meccanismi corticali 545

- Le aree del cingolo e dell'insula diventano attive durante la percezione del dolore 545
- La percezione del dolore viene regolata dal rapporto fra l'attività delle fibre afferenti nocicettive e quella delle fibre afferenti non nocicettive 545
- La stimolazione elettrica di particolari regioni del sistema nervoso centrale provoca analgesia 546
- Nel controllo endogeno del dolore sono implicati peptidi oppioidi 548
 - Nel sistema di modulazione del dolore sono presenti peptidi oppioidi endogeni e loro recettori 549
 - La morfina controlla il dolore mediante l'attivazione di recettori per gli oppioidi 550
 - La tolleranza e la tossicomania per gli oppioidi sono fenomeni diversi 552
- Una visione d'insieme 552
- Lecture scelte 553
- Bibliografia 553

25 La natura creativa dell'analisi visiva... 556

Charles D. Gilbert

- La percezione visiva è un processo creativo 556
- La percezione visiva è mediata dalla via genicolo-striata 557
- Le forme, i colori, il movimento e il senso della profondità vengono analizzati in aree diverse della corteccia cerebrale 559
- La struttura dei campi recettivi dei neuroni, nelle stazioni successive di una via afferente, suggerisce quale sia il modo con cui il cervello analizza le forme visive 564
- La corteccia visiva è organizzata in colonne di neuroni specializzati 567
- L'informazione nervosa viene rimaneggiata all'interno di singoli circuiti cerebrali 571
- L'informazione visiva è rappresentata da codici nervosi diversi 573
- Una visione d'insieme 576
- Lecture scelte 576
- Bibliografia 576

26 Analisi visiva di primo livello: la retina .. 577

Markus Meister, Marc Tessier-Lavigne

- Lo strato dei fotorecettori campiona l'immagine visiva 578
 - Le proprietà ottiche dell'occhio limitano la qualità dell'immagine visiva 578
 - Vi sono due tipi di fotorecettori: i bastoncelli e i coni 580
- Il meccanismo di fototrasduzione collega l'assorbimento di un fotone con una variazione della conduttanza di membrana 582
 - La luce attiva le molecole di pigmento dei fotorecettori 582
 - L'eccitamento della rodopsina attiva una fosfodiesterasi tramite la proteina G transducina 583
 - La cascata di reazioni viene interrotta mediante meccanismi diversi 583
 - Le alterazioni della fototrasduzione sono causa di malattie 583
- Le cellule gangliari trasmettono al cervello le immagini sotto forma di segnali nervosi 585
 - I due tipi principali di cellule gangliari sono le cellule ON e le cellule OFF 585

Molte cellule gangliari forniscono energiche risposte ai contorni delle immagini 585

Il segnale d'uscita delle cellule gangliari sottolinea le variazioni temporali degli stimoli 586

Il segnale d'uscita retinico sottolinea il movimento degli oggetti 587

Parecchi tipi di cellule gangliari proiettano al cervello tramite vie in parallelo 587

Il segnale d'uscita retinico viene modellato da una rete di interneuroni 589

Le cellule bipolari danno origine a vie parallele 589

L'inibizione laterale fornisce il filtro spaziale delle immagini 592

Il filtro temporale delle immagini nasce tramite sinapsi e circuiti a feedback 593

La visione dei colori prende inizio in alcuni circuiti selettivi dei coni 593

La cecità congenita per i colori può assumere forme diverse 594

I circuiti dei bastoncelli e dei coni confluiscono nella parte più interna della retina 595

La sensibilità della retina si adatta alle condizioni dell'illuminazione 596

L'adattamento alla luce risulta evidente nei processi di analisi retinica e nella percezione visiva 596

Nella retina vi sono diversi meccanismi di controllo del guadagno 597

L'adattamento alla luce modifica le analisi spaziali 599

Una visione d'insieme 599

Lecture scelte 600

Bibliografia 600

27 Analisi visiva di livello intermedio ed elementi visivi primari 601

Charles D. Gilbert

La presenza di modelli interni della struttura geometrica degli oggetti indirizza il cervello ad analizzarne le forme 603

La percezione del senso di profondità consente la separazione degli oggetti dallo sfondo 607

Una serie di assunzioni sui movimenti locali permette di definire la traiettoria degli oggetti e le loro forme 608

Il contesto dello scenario determina la percezione degli stimoli visivi 612

La percezione della luminosità e del colore dipende dal contesto visivo 612

Le proprietà dei campi recettivi dipendono dal contesto visivo 614

Le connessioni corticali, l'architettura funzionale dei circuiti e la percezione sono strettamente connesse 614

L'apprendimento percettivo richiede plasticità nelle connessioni corticali 614

La ricerca visiva degli oggetti si basa sulla rappresentazione corticale dei loro attributi e delle loro forme visive 617

I processi cognitivi influenzano la percezione visiva 617

Una visione d'insieme 618

Lecture scelte 618

Bibliografia 618

28 Analisi visive di livello superiore: le influenze cognitive.....620

Thomas D. Albright

Le analisi visive di livello superiore sono tese al riconoscimento degli oggetti 620

La corteccia inferotemporale è il centro primario di riconoscimento degli oggetti 621

Le esperienze cliniche indicano la corteccia inferotemporale come il centro primario per il riconoscimento degli oggetti 622

I neuroni della corteccia inferotemporale codificano stimoli visivi complessi 624

I neuroni della corteccia inferotemporale sono organizzati in colonne funzionali 625

La corteccia inferotemporale fa parte di una rete di aree corticali implicate nel riconoscimento degli oggetti 626

Il riconoscimento degli oggetti si basa sulla costanza delle percezioni 626

La percezione della categoria alla quale appartengono i singoli oggetti contribuisce a semplificare il comportamento 627

La memoria visiva è parte attiva delle analisi visive di ordine superiore 630

L'apprendimento visivo implicito è in grado di modificare la selettività delle risposte neuronali 630

L'apprendimento visivo esplicito dipende dalle connessioni fra il sistema visivo e i centri di formazione della memoria dichiarativa 631

Il richiamo associativo di memorie visive dipende dall'attivazione, in senso discendente, dei neuroni corticali che analizzano gli stimoli visivi 633

Una visione d'insieme 634

Lecture scelte 636

Bibliografia 636

29 Analisi visiva e attività motoria.....637

Michael E. Goldberg, Robert H. Wurtz

La nostra attenzione, all'interno del campo visivo, viene focalizzata da fissazioni successive 638

L'attenzione seleziona gli oggetti che riteniamo utile esaminare ulteriormente 638

L'attività nervosa del lobo parietale è correlata con l'attenzione che prestiamo ai diversi oggetti 639

La scena visiva resta stabile nonostante i continui spostamenti delle immagini retiniche 641

La visione viene meno nel corso dei movimenti saccadici 646

Il lobo parietale trasmette informazioni visive al sistema motorio 648

Una visione d'insieme 651

Lecture scelte 651

Bibliografia 652

30 La funzione uditiva: l'orecchio interno.....653

A. J. Hudspeth

L'orecchio comprende tre parti funzionalmente distinte 654

La funzione uditiva ha inizio con la concentrazione dell'energia sonora da parte dell'orecchio 655

L'apparato idrodinamico e meccanico della coclea trasmette stimoli meccanici alle cellule recettrici 657

La membrana basilare funge da analizzatore meccanico delle frequenze acustiche 657

L'organo del Corti è il sito della coclea dove avviene la trasduzione mecano-elettrica 659

Le cellule ciliate trasformano l'energia meccanica in segnali nervosi 663

La deflessione del fascio di ciglia dà inizio alla trasduzione mecano-elettrica 663

La forza meccanica apre direttamente i canali preposti alla trasduzione 664

La trasduzione mecano-elettrica è un processo rapido 665

La capacità delle cellule ciliate di rispondere a particolari frequenze temporali determina la loro sensibilità 666

Le cellule ciliate si adattano a una stimolazione prolungata 667

Le cellule ciliate sono sintonizzate per stimoli di particolari frequenze 668

L'energia del suono viene amplificata meccanicamente nella coclea 671

Le cellule ciliate impiegano particolari sinapsi a nastro 673

Il flusso delle informazioni uditive prende inizio dal nervo cocleare 674

I neuroni bipolari del ganglio spirale innervano le cellule ciliate della coclea 674

Le fibre del nervo cocleare codificano sia la frequenza che l'intensità degli stimoli 675

La perdita sensoriale dell'udito è un disturbo assai diffuso cui è spesso possibile porre rimedio 677

Una visione d'insieme 677

Lecture scelte 679

Bibliografia 679

31 Analisi della funzione uditiva nel sistema nervoso centrale.....681

Donata Oertel, Allison J. Doupe

Nel suono sono presenti diversi tipi di informazioni 682

La rappresentazione neurale del suono prende inizio nei nuclei cocleari 684

Il nervo cocleare determina l'organizzazione tonotopica dei nuclei cocleari e distribuisce le informazioni acustiche tramite vie disposte in parallelo 684

Il nucleo cocleare ventrale estrae le informazioni che riguardano la natura spettrale e temporale dei suoni 684

Il nucleo cocleare dorsale integra le informazioni acustiche con quelle somatosensitive impiegando elementi spettrali per la localizzazione dei suoni 687

Nei mammiferi, il complesso olivare superiore contiene circuiti diversi per rilevare le differenze interaurali di tempo e di intensità 689

L'oliva mediale superiore dà origine a una mappa delle differenze interaurali di tempo 690

L'oliva laterale superiore rileva le differenze interaurali di intensità 692

I segnali efferenti che provengono dal complesso olivare superiore assicurano informazioni a feedback per la coclea 693

- Le vie del tronco dell'encefalo convergono nel collicolo inferiore 693
- Le informazioni sulla localizzazione dei suoni che provengono dal collicolo inferiore creano una mappa spaziale acustica nel collicolo superiore 695
- Le vie della localizzazione dei suoni del mesencefalo sono sensibili alle esperienze fatte nella prima infanzia 695
- Il collicolo inferiore trasmette informazioni uditive alla corteccia cerebrale 699
- La corteccia uditiva contiene una mappa di diversi aspetti del suono 699
- Le informazioni acustiche vengono analizzate in diverse aree corticali 700
- I pipistrelli insettivori posseggono aree corticali specializzate per l'analisi delle caratteristiche del suono che hanno importanza per il comportamento 700
- Una seconda via proveniente dal collicolo inferiore e relativa alla localizzazione dei suoni viene impiegata dalla corteccia cerebrale per il controllo dello sguardo 702
- I circuiti uditivi presenti nella corteccia cerebrale sono segregati in vie diverse di analisi 703
- La corteccia cerebrale modula le analisi che hanno luogo nelle aree uditive sottocorticali 703
- L'udito ha un'importanza cruciale per l'apprendimento e l'emissione vocale sia nell'Uomo che negli uccelli da canto 704
- Il comportamento vocale normale non può venire appreso nell'isolamento 705
- L'apprendimento vocale è massimo nel corso di un periodo particolarmente sensibile 706
- Sia l'Uomo che gli uccelli da canto posseggono reti neurali specializzate per la vocalizzazione 707
- Gli uccelli da canto posseggono rivelatori di strutture vocali che riguardano le vocalizzazioni apprese 709
- Una visione d'insieme 709
- Lecture scelte 710
- Bibliografia 710

32 I sensi chimici: olfatto e gusto 712

Linda B. Buck, Cornelia I. Bargmann

- Un gran numero di recettori proteici dà inizio al senso dell'olfatto 713
- I mammiferi posseggono una grande famiglia di recettori olfattivi 713
- Combinazioni diverse di recettori codificano sostanze odoranti diverse 713
- Le informazioni olfattive vengono trasformate lungo le vie che portano al cervello 715
- Le sostanze odoranti sono codificate nel naso da neuroni sparsi 715
- Nel bulbo olfattivo le afferenze sensoriali sono disposte a seconda del tipo di recettore 716
- Il bulbo olfattivo trasmette informazioni alla corteccia olfattiva 719
- Le efferenze della corteccia olfattiva proiettano ad aree corticali superiori e ad aree limbiche 719
- L'acuità olfattiva nell'Uomo varia da soggetto a soggetto 719

Le sostanze odoranti risvegliano comportamenti innati caratteristici 719

- I feromoni sono presenti in due strutture olfattive 719
- I sistemi olfattivi degli invertebrati sono utili per lo studio della codificazione delle sostanze odoranti e per il comportamento 722
- L'anatomia del sistema olfattivo degli insetti è simile a quella dei vertebrati 722
- Nei nematodi gli stimoli olfattivi risvegliano comportamenti e risposte fisiologiche stereotipati 724
- I meccanismi nervosi del sistema olfattivo sono andati incontro a una rapida evoluzione 725
- Il sistema del gusto 726
- Il gusto possiede cinque submodalità o qualità diverse 726
- Il senso del gusto nasce nei bottoni gustativi 727
- Ogni tipo di gusto viene messo in evidenza da un particolare meccanismo di trasduzione sensoriale e da una popolazione particolare di cellule gustative 728
- I neuroni sensoriali trasportano le informazioni gustative dai bottoni gustativi al cervello 732
- Le informazioni gustative vengono trasmesse dal talamo alla corteccia gustativa 732
- La percezione dei sapori dipende dalle afferenze gustative, olfattive e somatosensitive 732
- Negli insetti gli organi del gusto sono distribuiti su tutto il corpo 732
- Una visione d'insieme 733
- Lecture scelte 734
- Bibliografia 734

Parte VI

Il movimento

33 L'organizzazione e la pianificazione del movimento 743

Daniel M. Wolpert, Keir G. Pearson, Claude P.J. Ghez

- I comandi motori derivano da trasformazioni sensori-motorie 744
- Il sistema nervoso centrale forma modelli interni delle trasformazioni sensori-motorie 746
- La mancanza di accuratezza dei movimenti dipende dagli errori e dalla variabilità delle trasformazioni sensori-motorie 747
- Nelle diverse fasi delle trasformazioni sensori-motorie possono essere utilizzati sistemi di coordinate diversi 749
- Per l'esecuzione di molti tipi di movimenti vengono utilizzate attività motorie stereotipate 751
- I segnali motori sono sottoposti a controlli a feed-forward e a feedback 754
- Per il controllo a feed-forward non vengono utilizzati segnali a feedback 754
- Nel controllo a feedback i segnali sensoriali vengono utilizzati per correggere i movimenti 755
- Per compensare gli effetti dei ritardi dei circuiti sensori-motori viene utilizzata la strategia della previsione 756

Le informazioni sensoriali vengono elaborate in modo diverso quando vengono usate per le azioni motorie o per la percezione 760

I sistemi motori devono adattarsi ai processi che sono in rapporto con lo sviluppo e l'esperienza 761

L'apprendimento motorio richiede l'adattamento dei modelli interni alle nuove condizioni cinematiche e dinamiche 762

L'apprendimento motorio della cinematica e della dinamica dei movimenti dipende da modalità sensoriali diverse 763

Una visione d'insieme 766

Lecture scelte 766

Bibliografia 766

34 Le unità motrici e l'azione dei muscoli.768

Roger M. Enoka, Keir G. Pearson

L'unità motrice è l'unità elementare del controllo motorio 768

L'unità motrice è composta di un motoneurone e di numerose fibre muscolari 768

Le varie unità motrici hanno proprietà diverse 770

Le proprietà delle unità motrici possono essere modificate dall'attività fisica 772

La forza muscolare viene controllata mediante il reclutamento delle unità motrici e la regolazione della loro frequenza di scarica 773

Le proprietà di ingresso-uscita dei motoneuroni vengono modificate da segnali in ingresso provenienti dal tronco dell'encefalo 774

La forza muscolare dipende dalla struttura del muscolo 775

I sarcomeri contengono le proteine contrattili 775

Gli elementi non contrattili forniscono una struttura di supporto essenziale 778

La forza contrattile dipende dall'attivazione delle fibre muscolari, dalla loro lunghezza e dalla loro velocità di accorciamento 778

La forza di torsione del muscolo dipende dalla geometria muscolo-scheletrica 781

I diversi tipi di movimento richiedono strategie di attivazione diverse 783

La velocità di contrazione può variare per entità e direzione 783

I movimenti richiedono la coordinazione di molti muscoli 784

Il lavoro di un muscolo dipende dalle caratteristiche della sua attivazione 786

Una visione d'insieme 788

Lecture scelte 788

Bibliografia 788

35 I riflessi spinali790

Keir G. Pearson, James E. Gordon

I riflessi sono adattabili agli aspetti specifici dei diversi compiti motori 791

I riflessi spinali generano contrazioni coordinate di gruppi muscolari 792

I riflessi di origine cutanea producono movimenti complessi che assolvono funzioni di natura protettiva e posturale 792

Il riflesso da stiramento si oppone all'allungamento del muscolo 794

Reti neuronali del midollo spinale contribuiscono alla coordinazione delle risposte riflesse 796

Il riflesso da stiramento è mediato da una via monosinaptica 796

I muscoli che agiscono su un'articolazione vengono coordinati dagli interneuroni inibitori Ia 797

L'organizzazione di tipo divergente delle vie riflesse permette l'amplificazione dei segnali afferenti e la coordinazione della contrazione dei muscoli 798

La convergenza di segnali d'ingresso diversi sugli interneuroni Ib aumenta la flessibilità delle risposte riflesse 799

I comandi motori centrali e i processi cognitivi possono modificare la trasmissione sinaptica lungo le vie riflesse spinali 801

I neuroni del sistema nervoso centrale possono regolare l'intensità dei riflessi spinali agendo a tre livelli delle vie riflesse 801

I motoneuroni gamma regolano la sensibilità dei fusi neuromuscolari 802

I riflessi propriocettivi svolgono un importante ruolo funzionale nella regolazione dei movimenti volontari e automatici 803

I riflessi che interessano i muscoli degli arti sono mediati da vie spinali e sovraspinali 804

I riflessi da stiramento rinforzano i comandi motori centrali 806

Le lesioni del sistema nervoso centrale provocano alterazioni caratteristiche delle risposte riflesse e del tono muscolare 807

L'interruzione delle vie discendenti dirette al midollo spinale provoca frequentemente spasticità 807

Nell'Uomo, dopo la sezione del midollo spinale, compare una condizione temporanea di shock spinale cui fa seguito una condizione di iperreflessia 809

Una visione d'insieme 809

Lecture scelte 810

Bibliografia 810

36 La locomozione811

Keir G. Pearson, James E. Gordon

Per camminare occorre eseguire una complessa sequenza di contrazioni muscolari 814

Lo schema motorio del cammino viene organizzato a livello spinale 816

La contrazione dei muscoli flessori ed estensori degli arti posteriori è controllata da reti nervose che si inibiscono reciprocamente 816

I generatori centrali di schemi motori non sono governati da segnali afferenti sensitivi 818

Le reti nervose spinali possono generare schemi locomotori complessi 818

Il cammino è regolato da segnali afferenti provenienti dagli arti in movimento 818

Le caratteristiche temporali e l'ampiezza del cammino vengono regolate da segnali propriocettivi 818

I segnali sensitivi provenienti dalla cute permettono di adeguare i movimenti del passo per superare gli ostacoli inattesi che si incontrano durante il cammino 823

Per iniziare il cammino e per controllarne l'adattamento alle condizioni ambientali sono necessari segnali ritrasmessi dalle vie discendenti 824

I segnali ritrasmessi dal tronco dell'encefalo danno l'avvio al cammino e ne controllano la velocità 824

Il cervelletto controlla l'accuratezza degli schemi locomotori regolando le caratteristiche temporali e l'intensità dei segnali discendenti 826

La corteccia motrice utilizza informazioni visive per controllare in modo accurato i movimenti del passo 827

Alla pianificazione e alla coordinazione dei movimenti di locomozione guidati dalla vista prende parte la corteccia parietale posteriore 827

Nel cammino dell'Uomo potrebbero essere implicati generatori spinali di schemi motori 828

Una visione d'insieme 832

Lecture scelte 832

Bibliografia 833

37 Il movimento volontario: la corteccia motrice primaria 834

John F. Kalaska, Giacomo Rizzolatti

Le funzioni motorie sono localizzate a livello della corteccia cerebrale 835

Al controllo del movimento volontario contribuiscono molte aree corticali 838

Il controllo motorio volontario sembra richiedere un processo di elaborazione in serie 838

L'anatomia funzionale delle aree motrici precentrali è complessa 839

Le connessioni anatomiche delle aree motrici precentrali non si uniformano al principio di un'organizzazione di tipo esclusivamente seriale 840

La corteccia motrice primaria ha un importante ruolo funzionale nella genesi dei comandi motori 842

I comandi motori vengono codificati mediante codici di popolazione 847

La corteccia motrice codifica sia la cinematica che la cinetica del movimento 849

I movimenti della mano e delle dita sono controllati direttamente dalla corteccia motrice 853

I segnali sensitivi provenienti dai meccanocettori somatici vengono utilizzati da circuiti a feedback e a feed-forward e nell'apprendimento degli adattamenti meccanici utili per rendere il movimento adeguato alle diverse condizioni ambientali esterne 855

La mappa motoria è dinamica e adattabile 855

La corteccia motrice contribuisce all'apprendimento di abilità motorie 857

Una visione d'insieme 860

Lecture scelte 862

Bibliografia 862

38 Il movimento volontario: la corteccia parietale e la corteccia premotoria 864

Giacomo Rizzolatti, John F. Kalaska

Il movimento volontario esprime l'intenzione di agire 865

Il movimento volontario necessita di informazioni sensoriali sul mondo esterno e sul proprio corpo 867

Il movimento di raggiungimento per prendere un oggetto necessita di informazioni sensoriali sulla localizzazione dell'oggetto nello spazio 869

Lo spazio è rappresentato a livello di parecchie aree corticali che hanno proprietà sensoriali e motorie diverse 869

La corteccia parietale inferiore e la corteccia premotoria ventrale contengono rappresentazioni dello spazio peripersonale 869

La corteccia parietale superiore utilizza le informazioni sensoriali per guidare i movimenti del braccio verso oggetti presenti nello spazio peripersonale 871

La corteccia premotoria e la corteccia motrice primaria formulano piani motori più specifici sui movimenti di raggiungimento che si intende eseguire 873

Per prendere un oggetto sono necessarie informazioni sensoriali sulle sue proprietà fisiche 874

I neuroni della corteccia parietale inferiore associano le proprietà fisiche di un oggetto con specifici atti motori 876

Lo scopo di un'azione motoria influenza l'attività dei neuroni della corteccia parietale inferiore 878

L'attività dei neuroni della corteccia premotoria ventrale è correlata con gli atti motori 878

La corteccia motrice primaria trasforma il piano d'azione per prendere un oggetto in movimenti appropriati delle dita 878

Il complesso delle aree motrici supplementari svolge un ruolo cruciale nella selezione e nell'esecuzione di azioni volontarie appropriate 881

Il sistema motorio corticale è implicato nella pianificazione delle azioni motorie 884

Le aree motorie corticali applicano le regole che governano il comportamento 884

La corteccia premotoria contribuisce alle decisioni percettive che guidano il comportamento motorio 885

La corteccia premotoria è implicata nell'apprendimento di abilità motorie 886

Le aree motorie corticali contribuiscono alla comprensione delle azioni altrui in base alla loro osservazione 887

Le relazioni che intercorrono fra atti motori, senso della propria volontà e libero arbitrio sono vaghe 890

Una visione d'insieme 891

Lecture scelte 892

Bibliografia 892

39 Il controllo dello sguardo 894

Michael E. Goldberg, Mark F. Walker

Sei sistemi neuronali di controllo mantengono la fovea sul bersaglio visivo 895

Un sistema di fissazione attiva mantiene gli occhi su un bersaglio visivo stazionario 895

Il sistema del movimento saccadico indirizza la fovea verso oggetti che suscitano interesse 895

Il sistema del movimento lento di inseguimento provvede a mantenere sulla fovea l'immagine degli oggetti in movimento 896

Il sistema del movimento di vergenza allinea gli occhi per consentire la fissazione degli oggetti a seconda della loro distanza dall'osservatore 896

Il globo oculare viene fatto ruotare da sei muscoli estrinseci dell'occhio 897

I movimenti dell'occhio fanno ruotare il globo oculare all'interno dell'orbita 897

I sei muscoli estrinseci dell'occhio formano tre coppie di muscoli agonisti-antagonisti 898

I movimenti degli occhi sono coordinati fra loro 898

I muscoli estrinseci dell'occhio sono controllati da tre nervi cranici 900

I motoneuroni dei muscoli estrinseci degli occhi codificano la posizione dell'occhio e la sua velocità di movimento 901

I circuiti motori che controllano i movimenti saccadici si trovano nel tronco dell'encefalo 901

I movimenti saccadici orizzontali vengono generati a livello della formazione reticolare pontina 901

I movimenti saccadici verticali vengono generati a livello della formazione reticolare mesencefalica 904

Lesioni del tronco dell'encefalo provocano deficit caratteristici della motilità oculare 906

I movimenti saccadici sono controllati dalla corteccia cerebrale per il tramite del collicolo superiore 906

Il collicolo superiore integra informazioni visive e motorie e ritrasmette segnali oculomotori al tronco dell'encefalo 906

La regione rostrale del collicolo superiore facilita la fissazione visiva 908

I nuclei della base inibiscono il collicolo superiore 908

Il collicolo superiore è controllato da due regioni della corteccia cerebrale 908

Il controllo dei movimenti saccadici può essere modificato con l'esperienza 912

Per l'esecuzione dei movimenti lenti di inseguimento è necessario l'intervento della corteccia cerebrale, del cervelletto e del ponte 912

I cambiamenti della direzione dello sguardo richiedono a volte l'esecuzione di movimenti coordinati del capo e degli occhi 913

Una visione d'insieme 914

Lecture scelte 915

Bibliografia 915

40 Il sistema vestibolare917

Michael E. Goldberg, Mark F. Walker, A.J. Hudspeth

L'apparato vestibolare dell'orecchio interno contiene cinque organi recettoriali 918

Le cellule ciliate trasducono stimoli meccanici in potenziali di recettore 919

I canali semicircolari rilevano la rotazione del capo 919

Gli organi otolitici rilevano accelerazioni lineari 921

La maggior parte dei movimenti agisce da stimolo complesso per i recettori vestibolari 922

I riflessi vestibolo-oculari stabilizzano gli occhi e il corpo quando si muove il capo 923

Il riflesso vestibolo-oculare di rotazione compensa la rotazione del capo 923

I riflessi otolitici compensano il movimento lineare e le deviazioni del capo 924

Le risposte optocinetiche completano e integrano i riflessi vestibolo-oculari 924

Le formazioni del sistema nervoso centrale con le quali è connesso l'apparato vestibolare integrano segnali vestibolari, visivi e motori 924

Il nervo vestibolare trasmette ai nuclei vestibolari informazioni sulla velocità del capo 924

Il sistema vestibolare è connesso al sistema oculomotore mediante una rete di neuroni del tronco dell'encefalo 926

I riflessi optocineticici sono attivati da due vie visive 926

La corteccia cerebrale integra segnali afferenti di natura vestibolare, visiva e somatosensitiva 928

Il cervelletto regola il riflesso vestibolo-oculare 929

Alcune sindromi cliniche forniscono un contributo alla comprensione delle funzioni vestibolari normali 931

L'ipofunzione vestibolare unilaterale provoca la comparsa di un nistagmo patologico 931

L'ipofunzione vestibolare bilaterale interferisce con la visione normale 931

Una visione d'insieme 933

Lecture scelte 933

Bibliografia 933

41 La postura935

Jane M. Macpherson, Fay B. Horak

L'equilibrio posturale e l'orientamento posturale sono processi sensorimotori distinti 936

L'equilibrio posturale richiede il controllo del centro di massa del corpo 936

Per mantenere l'equilibrio quando si sta in piedi occorre attivare alcuni gruppi muscolari 936

Le perturbazioni inattese vengono controbilanciate da risposte posturali automatiche 937

Le risposte posturali automatiche si adattano alle variazioni delle proprietà meccaniche della superficie che fa da supporto 939

Gli effetti meccanici dei movimenti volontari vengono compensati da aggiustamenti posturali anticipatori 941

L'orientamento posturale è importante per ottimizzare l'esecuzione dei compiti motori, per interpretare le sensazioni e per prevenire le conseguenze dei disturbi dell'equilibrio 941

Per il mantenimento dell'equilibrio e dell'orientamento posturale occorre integrare informazioni sensoriali di modalità diverse 943

Le informazioni afferenti somatosensitive sono importanti per la selezione delle caratteristiche temporali e della direzione delle risposte posturali automatiche 946

Le informazioni vestibolari sono importanti per il mantenimento dell'equilibrio su superfici instabili e durante i movimenti del capo 946

Le informazioni visive forniscono in anticipo elementi conoscitivi su situazioni potenzialmente destabilizzanti e contribuiscono all'orientamento nell'ambiente circostante 950

Le informazioni di una sola modalità sensoriale possono essere ambigue 950

Il sistema di controllo della postura fa uso di uno schema corporeo che incorpora modelli interni per il controllo dell'equilibrio 951

L'influenza di ciascuna modalità sensoriale sull'equilibrio e sull'orientamento posturale varia a seconda del compito motorio 953

Il controllo della postura è distribuito in tutta l'estensione del sistema nervoso 953

I circuiti del midollo spinale sono sufficienti per il mantenimento del supporto antigravitario ma non sono in grado di assicurare il mantenimento dell'equilibrio 953

Il tronco dell'encefalo e il cervelletto integrano le informazioni sensoriali che vengono utilizzate per il mantenimento della postura 953

Lo spino-cerebello e i nuclei della base sono importanti per l'adattamento della postura 955

Al controllo della postura prendono parte alcuni centri della corteccia cerebrale 957

Una visione d'insieme 959

Lecture scelte 959

Bibliografia 959

42 Il cervelletto961

Stephen G. Lisberger, W. Thomas Thach

Le malattie cerebellari presentano sintomi e segni caratteristici 962

Nel cervelletto si distinguono alcune regioni che sono implicate in funzioni differenti 963

Il microcircuito cerebellare ha un'organizzazione particolare che si ripete con regolarità 966

I neuroni della corteccia cerebellare sono organizzati in tre strati 966

I due sistemi di fibre afferenti codificano le informazioni in modo diverso 966

Vie disposte in parallelo mettono a confronto segnali eccitatori e segnali inibitori 968

A livelli diversi sono presenti circuiti di tipo ricorrente 969

Il vestibolo-cerebello regola l'equilibrio e i movimenti oculari 970

Lo spino-cerebello regola i movimenti del corpo e degli arti 971

Le informazioni somatosensitive raggiungono lo spino-cerebello direttamente e indirettamente attraverso fibre muscolari 971

Lo spino-cerebello modula i sistemi motori discendenti 972

Il verme controlla i movimenti saccadici e i movimenti lenti di inseguimento degli occhi 972

La regolazione del movimento a opera dello spino-cerebello si basa su tre principi organizzativi 973

Le fibre parallele fanno parte di un meccanismo per la coordinazione motoria? 974

Il cerebro-cerebello è implicato nella pianificazione dei movimenti 975

Il cerebro-cerebello fa parte di un circuito a feedback interno di livello elevato preposto alla pianificazione dei movimenti e alla regolazione dei programmi motori corticali 975

Le lesioni del cerebro-cerebello alterano la pianificazione dei movimenti e provocano aumenti dei tempi di reazione 976

Il cerebro-cerebello ha anche funzioni cognitive che non hanno alcun rapporto con il controllo motorio 976

Il cervelletto prende parte all'apprendimento motorio 977

L'attività delle fibre rampicanti produce effetti di lunga durata sull'efficacia sinaptica delle fibre parallele 977

L'apprendimento si realizza a livello di più siti del microcircuito cerebellare 977

Una visione d'insieme 980

Lecture scelte 981

Bibliografia 981

43 I nuclei della base983

Thomas Wichmann, Mahlon R. DeLong

I nuclei della base sono costituiti da alcune formazioni nervose interconnesse fra loro 983

Una serie di circuiti, che dalla corteccia si portano ai nuclei della base e poi al talamo e infine alla corteccia, svolgono funzioni diverse: scheleto-motoria, oculomotoria, associativa e limbica 986

Il circuito motorio che mette in connessione la corteccia con i nuclei della base, il talamo e di nuovo con la corteccia, origina e termina a livello di aree corticali implicate nel movimento 986

Il circuito motorio ha un ruolo funzionale in molti aspetti del movimento 988

Le afferenze dopaminergiche e colinergiche allo striato sono implicate nel rinforzo dell'apprendimento motorio 989

Altri circuiti dei nuclei della base sono implicati nella regolazione dei movimenti oculari, dell'umore, della ricompensa e di funzioni esecutive 991

Le malattie dei nuclei della base provocano disturbi del movimento, delle funzioni esecutive, del comportamento e dell'umore 992

I processi patologici che interessano il circuito motorio dei nuclei della base causano numerose anomalie del movimento 992

Il parkinsonismo è dovuto a una carenza di dopamina a livello dei nuclei della base 993

I disturbi di tipo ipercinetico sono provocati da riduzione e da alterazioni dei segnali efferenti dei nuclei della base 996

Alcuni disturbi neuropsichiatrici sono associati ad attività neuronale anormale dei circuiti non motori dei nuclei della base 998

Una visione d'insieme 999

Lecture scelte 999

Bibliografia 999

44 Meccanismi genetici delle malattie degenerative del sistema nervoso1000

Huda Y. Zoghbi

Alcune malattie neurodegenerative sono caratterizzate da espansioni di ripetizioni trinucleotidiche 1001

Nella malattia di Huntington si ha la degenerazione dello striato 1001

L'atrofia muscolare bulbospinale è dovuta a un'alterazione funzionale del recettore per gli androgeni 1002

Le atassie spinocerebellari ereditarie sono malattie che provocano la comparsa di sintomi simili ma hanno etiologie diverse 1002

Il morbo di Parkinson è una malattia degenerativa piuttosto diffusa che si manifesta negli anziani 1004

Lesioni di geni che vengono espressi in ogni parte dell'organismo possono dare origine ad alterazioni neuronali selettive 1005

I modelli animali sono molto utili per lo studio delle malattie neurodegenerative 1007

I modelli sperimentali murini riproducono molte caratteristiche delle malattie neurodegenerative 1007

In modelli sperimentali che fanno uso di invertebrati è stata provocata una neurodegenerazione progressiva 1008

Alla patogenesi delle malattie neurodegenerative contribuiscono alterazioni di vie diverse 1009

Al morbo di Parkinson contribuiscono alterazioni del normale ripiegamento di alcune proteine e della loro degradazione 1009

Il ripiegamento anomalo di proteine innesca alterazioni patologiche dell'espressione genica 1011

Le malattie neurodegenerative vengono esacerbate da disfunzioni dei mitocondri 1011

La gravità della neurodegenerazione viene modificata dall'apoptosi e dalla caspasi 1011

I progressi che si stanno conseguendo nelle nostre conoscenze sulle basi molecolari delle malattie neurodegenerative stanno fornendo la possibilità di utilizzare nuovi approcci di intervento terapeutico 1011

Una visione d'insieme 1013

Lecture scelte 1013

Bibliografia 1013

Parte VII

L'elaborazione inconscia e conscia delle informazioni neurali

45 Le funzioni sensoriali, motorie e riflesse del tronco dell'encefalo1023

Clifford B. Saper, Andrew G.S. Lumsden, George B. Richerson

I nervi cranici sono funzionalmente omologhi ai nervi spinali 1024

I nervi cranici mediano le funzioni sensitive e motorie della faccia e del capo e alcune funzioni vegetative del corpo 1025

I nervi cranici lasciano il cranio in gruppi e perciò spesso le lesioni possono interessarne contemporaneamente più di uno 1027

I nuclei dei nervi cranici, che si trovano nel tronco dell'encefalo, hanno la stessa organizzazione di base delle regioni sensitive e motorie del midollo spinale 1028

Nell'adulto i nuclei dei nervi cranici hanno un'organizzazione colonnare 1028

Nel periodo embrionale i nuclei dei nervi cranici hanno un'organizzazione segmentale 1032

L'organizzazione del tronco dell'encefalo differisce da quella del midollo spinale per tre importanti aspetti 1032

Aggregati di neuroni della formazione reticolare del tronco dell'encefalo coordinano riflessi e comportamenti semplici che sono necessari per l'omeostasi e la sopravvivenza 1034

I riflessi mediati dai nervi cranici utilizzano circuiti mono- e polisinpatici del tronco dell'encefalo 1034

I neuroni dei generatori di schemi motori coordinano comportamenti stereotipati e comportamenti controllati dal sistema nervoso autonomo 1035

La respirazione è regolata da un generatore di schemi motori molto complesso 1036

Una visione d'insieme 1040

Lecture scelte 1040

Bibliografia 1040

46 Le funzioni modulatorie del tronco dell'encefalo1042

George B. Richerson, Gary Aston-Jones, Clifford B. Saper

Proiezioni ascendenti monoaminergiche e colinergiche del tronco dell'encefalo modulano lo stato di vigilanza 1043

I neuroni monoaminergici e colinergici hanno in comune molte proprietà e funzioni 1044

Molti neuroni monoaminergici e colinergici sono implicati nel ciclo sonno-veglia 1045

I neuroni monoaminergici e colinergici assicurano il mantenimento dello stato di vigilanza modulando l'attività di neuroni del talamo e della corteccia 1045

Oltre allo stato di vigilanza le monoamine regolano molte altre funzioni del sistema nervoso centrale 1048

Le capacità cognitive vengono esaltate da proiezioni ascendenti di neuroni monoaminergici 1050

Le monoamine sono implicate nella regolazione del sistema nervoso autonomo e della respirazione 1052

Il dolore e le vie antinocicettive sono modulati dalle monoamine 1053

Le monoamine facilitano lo svolgimento delle attività motorie 1053

Una visione d'insieme 1054

Appendice: esame clinico del paziente in coma 1054

Lecture scelte 1059

Bibliografia 1059

47 Il sistema motorio autonomo e l'ipotalamo1061

John P. Horn, Larry W. Swanson

Il sistema motorio autonomo contribuisce al mantenimento dell'omeostasi 1062

Il sistema motorio autonomo contiene motoneuroni viscerali disposti in gangli periferici 1062

I neuroni pregangliari sono localizzati in tre regioni del tronco dell'encefalo e del midollo spinale 1063

I gangli ortosimpatici proiettano a numerosi organi bersaglio di tutto il corpo 1064

I gangli parasimpatici innervano singoli organi 1065

I gangli del sistema nervoso enterico regolano il tratto gastrointestinale 1066

Sia i neuroni presinaptici che i neuroni postsinaptici del sistema motorio autonomo utilizzano meccanismi di co-trasmissione a livello delle loro connessioni sinaptiche 1066

Le forme di comportamento controllate dal sistema motorio autonomo sono il risultato della cooperazione delle sue tre sezioni 1070

Le funzioni del sistema autonomo e del sistema endocrino sono coordinate da una rete di neuroni del sistema nervoso centrale regolata dall'ipotalamo 1074

L'ipotalamo integra risposte del sistema autonomo, endocrino e comportamentali 1077

I neuroni neuroendocrini magnocellulari controllano l'ipofisi in modo diretto 1077

I neuroni neuroendocrini parvocellulari controllano l'ipofisi in modo indiretto 1077

Una visione d'insieme 1080

Lecture scelte 1081

Bibliografia 1081

48 Emozioni e sentimenti1083*Joseph E. LeDoux, Antonio R. Damasio*

Le moderne ricerche sulla localizzazione cerebrale delle emozioni sono cominciate verso la fine del XIX secolo 1085

L'amigdala è risultata essere una struttura di importanza fondamentale nella regolazione dei circuiti preposti alle emozioni 1087

Le ricerche sul condizionamento delle risposte di evitamento sono state le prime a dimostrare che l'amigdala è implicata nelle risposte di paura 1088

Il condizionamento pavloviano è stato ampiamente utilizzato per studiare il contributo dell'amigdala all'apprendimento della paura 1088

Negli animali l'amigdala è implicata nella paura non condizionata (innata) 1089

L'amigdala è importante anche per la paura che avvertono gli uomini 1089

L'amigdala è implicata nelle emozioni positive degli animali e degli uomini 1092

All'elaborazione delle esperienze emotive contribuiscono anche altre aree cerebrali 1092

Si è cominciato a identificare i correlati neurali dei sentimenti 1094

Una visione d'insieme 1096

Lecture scelte 1097

Bibliografia 1097

49 Omeostasi, motivazione e stati di tossicodipendenza1099*Peter B. Shizgal, Steve E. Hyman*

I liquidi vengono assunti sia in risposta a uno stato di disidratazione sia in previsione che questo possa instaurarsi 1102

I liquidi del compartimento intracellulare e del compartimento extracellulare vengono regolati con meccanismi diversi 1102

Il compartimento intravascolare viene controllato in parallelo da sensori endocrini e nervosi 1102

Il compartimento intracellulare viene controllato da osmocettori 1104

I sistemi che sovrintendono alle motivazioni sono in grado di prevedere l'arrivo di segnali di errore o la loro cessazione 1104

Le riserve energetiche vengono regolate in modo estremamente accurato 1104

La leptina e l'insulina prendono parte alla regolazione del bilancio energetico di lungo termine 1104

Nel controllo dell'assunzione di cibo interagiscono segnali a breve termine e a lungo termine 1105

Gli stati motivazionali influenzano il comportamento finalizzato 1107

Gli stati motivazionali vengono influenzati sia da stimoli interni che da stimoli esterni 1107

Gli stati motivazionali forniscono risposte a bisogni sottoposti a regolazione e a esigenze che non richiedono regolazione 1108

I circuiti cerebrali implicati nella ricompensa possono fornire una logica unitaria per la selezione degli scopi del comportamento 1108

L'abuso di droghe e la tossicomania sono forme di comportamento finalizzato 1109

Le sostanze che portano alla tossicomania agiscono a livello dei circuiti cerebrali implicati nella ricompensa 1110

Le sostanze che portano alla tossicomania alterano i processi funzionali di lungo termine del sistema nervoso 1114

La dopamina può fungere da segnale che induce apprendimento 1115

Una visione d'insieme 1118

Lecture scelte 1118

Bibliografia 1118

50 Gli accessi epilettici e l'epilessia1121*Gary L. Westbrook*

La classificazione degli accessi epilettici e delle epilessie è importante per l'identificazione della loro patogenesi e per il loro trattamento 1122

Gli accessi epilettici sono un'interruzione temporanea delle funzioni cerebrali 1122

L'epilessia è una condizione cronica caratterizzata dalla comparsa ricorrente di accessi epilettici 1123

L'elettroencefalogramma riflette l'attività di popolazioni di neuroni corticali 1124

L'accesso epilettico focale origina da un piccolo gruppo di neuroni detto focolaio dell'accesso epilettico 1128

I neuroni dei focolai epilettici hanno un'attività particolare 1129

Quando viene meno l'inibizione circostante si ha la sincronizzazione dell'attività neuronale 1129

La diffusione degli accessi epilettici focali avviene attraverso circuiti corticali normali 1133

Gli accessi epilettici generalizzati primari vengono scatenati dall'attivazione di circuiti talamocorticali 1134

La localizzazione del focolaio dell'accesso epilettico è di fondamentale importanza per la terapia chirurgica dell'epilessia 1136

Gli accessi epilettici prolungati possono provocare lesioni cerebrali 1138

Gli accessi convulsivi ripetitivi sono condizioni patologiche che richiedono interventi terapeutici urgenti 1138

Alla base delle lesioni cerebrali indotte dagli accessi epilettici vi è una condizione di eccito-tossicità 1139

Si è cominciato a scoprire i fattori che conducono all'insorgenza dell'epilessia 1140

Fra le cause genetiche dell'epilessia vi sono mutazioni dei canali ionici 1141

Le epilessie caratterizzate da accessi epilettici focali possono essere causate da risposte patologiche alle lesioni 1143

Una visione d'insieme 1144

Lecture scelte 1144

Bibliografia 1144

51 Sonno e sogni1146*David A. McCormick, Gary L. Westbrook*

Il sonno è costituito da periodi REM e non-REM che si alternano fra loro 1147

Nel sonno non-REM si distinguono quattro stadi 1147

I sogni della fase REM e quelli della fase non-REM sono diversi 1149

Il sonno segue un ritmo circadiano e un ritmo ultradiano 1150

L'orologio del ritmo circadiano è basato sulla produzione ciclica di fattori nucleari di trascrizione 1152

- Il ritmo ultradiano del sonno viene controllato dal tronco dell'encefalo 1153
- L'attività dell'EEG correlata con il sonno viene generata mediante circuiti locali e circuiti di lungo raggio 1154
- Il sonno si modifica con l'età 1156
- Le caratteristiche del sonno variano in misura cospicua da una specie all'altra 1156
- I disturbi del sonno derivano da cause comportamentali, psicologiche e neurologiche 1157
- L'insonnia è la forma più comune di disturbo del sonno 1157
- Un'eccessiva sonnolenza diurna indica che vi è una condizione di alterazione del sonno 1158
- L'interruzione del respiro che si manifesta nell'apnea nel sonno provoca la frammentazione del sonno 1158
- La narcolessia è caratterizzata dall'attivazione patologica dei meccanismi del sonno 1159
- La sindrome delle gambe senza riposo e i movimenti periodici delle gambe provocano alterazioni del sonno 1161
- Le parasonnie comprendono il sonnambulismo, il sonniloquio e i terrori notturni 1161
- I disturbi del ritmo circadiano del sonno sono caratterizzati da un'attività ciclica che è sfasata rispetto a quella del mondo esterno 1162
- Una visione d'insieme 1162
- Lecture scelte 1163
- Bibliografia 1163

Parte VIII

Lo sviluppo del sistema nervoso e le origini del comportamento

52 Il modellamento del sistema nervoso ..1171

Thomas M. Jessell, Joshua R. Sanes

- Il tubo neurale si suddivide in più regioni nelle prime fasi dell'embriogenesi 1172
- Il destino delle cellule nervose viene promosso da segnali secretori 1174
- Lo sviluppo della placca neurale è indotto da segnali provenienti dalla regione dell'organizzatore 1174
- L'induzione neurale è mediata da fattori di crescita di natura peptidica e dai loro inibitori 1174
- Il modellamento rostrocaudale del tubo neurale si realizza per il tramite di gradienti di molecole di segnalazione e di centri organizzativi secondari 1176
- L'organizzazione rostrocaudale della placca neurale viene definita da segnali provenienti dal mesoderma e dall'endoderma 1177
- Il cervello anteriore, il cervello medio e il cervello posteriore vengono modellati da segnali provenienti da centri organizzativi del tubo neurale 1177
- Il modellamento dorsoventrale del tubo neurale si realizza per il tramite di meccanismi simili che operano a livelli rostrocaudali diversi 1178
- Il tubo neurale ventrale viene modellato dalla proteina sonic hedgehog secreta dalla notocorda e dalla lamina del pavimento 1180
- Il tubo neurale dorsale viene modellato da proteine morfogenetiche dell'osso 1182

- I meccanismi responsabili del modellamento dorsoventrale del tubo neurale vengono conservati per tutta la sua estensione rostrocaudale 1182
- Le diverse sottoclassi di neuroni vengono determinate da segnali locali 1182
- Il principale determinante dei diversi sottotipi di motoneuroni è la loro posizione rostrocaudale 1183
- Segnali locali e circuiti di trascrizione contribuiscono all'ulteriore diversificazione dei sottotipi di motoneuroni 1185
- Il cervello anteriore in via di sviluppo viene modellato da influenze intrinseche ed estrinseche 1188
- La differenziazione regionale è determinata da segnali di induzione e da gradienti di fattori di trascrizione 1188
- Al processo di regionalizzazione contribuiscono anche segnali afferenti 1188
- Una visione d'insieme 1191
- Lecture scelte 1191
- Bibliografia 1191

53 Differenziazione e sopravvivenza delle cellule nervose1193

Thomas M. Jessell, Joshua R. Sanes

- La proliferazione delle cellule progenitrici del sistema nervoso avviene con modalità di divisione cellulare simmetriche e asimmetriche 1194
- Le cellule gliali radiali fungono da progenitrici delle cellule del sistema nervoso e da impalcature strutturali 1194
- La generazione dei neuroni o delle cellule gliali viene regolata da segnali Delta-Notch e da fattori di trascrizione con un dominio basico adiacente a un motivo elica-ansa-elica 1194
- L'organizzazione a strati della corteccia cerebrale si forma a seguito della migrazione dei neuroni 1199
- I neuroni del sistema nervoso centrale migrano lungo le cellule gliali e gli assoni di altri neuroni per raggiungere la loro posizione finale 1201
- Le cellule gliali fungono da impalcatura per la migrazione radiale 1201
- Fasci di assoni fungono da impalcatura per la migrazione tangenziale 1201
- La migrazione delle cellule della cresta neurale nel sistema nervoso periferico non utilizza strutture che fungono da impalcatura 1203
- Il fenotipo del neurotrasmettitore dei neuroni è plasmabile 1205
- Il fenotipo del neurotrasmettitore dei neuroni periferici viene influenzato da segnali provenienti dai neuroni bersaglio 1205
- Il fenotipo del neurotrasmettitore dei neuroni del sistema nervoso centrale viene controllato da fattori di trascrizione 1205
- La sopravvivenza dei neuroni viene regolata da segnali neurotrofici provenienti dai neuroni bersaglio 1206
- L'ipotesi dei fattori neurotrofici è stata confermata dalla scoperta del fattore di crescita nervoso 1207
- Le neurotrofine sono i fattori neurotrofici che sono stati studiati in modo più approfondito 1208
- I fattori neurotrofici sopprimono un programma latente di morte cellulare 1210
- Una visione d'insieme 1213
- Lecture scelte 1213
- Bibliografia 1214

54 L'accrescimento degli assoni e la guida ai loro bersagli. 1215

Joshua R. Sanes, Thomas M. Jessell

Le differenze nelle proprietà molecolari degli assoni e dei dendriti cominciano a comparire nelle prime fasi dello sviluppo 1215

La polarità dei neuroni viene a formarsi attraverso un processo di riorganizzazione del citoscheletro 1216

I dendriti vengono modellati da fattori intrinseci ed estrinseci 1216

Il cono di accrescimento è sia un trasduttore sensitivo che una struttura motoria 1219

Gli assoni vengono guidati ai loro bersagli da segnali molecolari 1223

L'accrescimento degli assoni delle cellule gangliari della retina viene indirizzato mediante una serie di fasi distinte 1227

I coni di accrescimento divergono a livello del chiasma ottico 1227

Nel cervello le efrine generano gradienti di segnali inibitori 1230

Gli assoni di alcuni neuroni spinali attraversano la linea mediana 1233

Le netrine dirigono gli assoni dei neuroni commessurali in via di sviluppo attraverso la linea mediana 1233

La linea mediana viene modellata da fattori chimici che possono esercitare attrazione e repulsione 1235

Una visione d'insieme 1235

Lecture scelte 1237

Bibliografia 1237

55 La formazione e l'eliminazione delle sinapsi. 1239

Joshua R. Sanes, Thomas M. Jessell

Il riconoscimento dei bersagli sinaptici è estremamente specifico 1240

La formazione selettiva delle sinapsi è promossa da molecole di riconoscimento 1240

Afferenze sinaptiche diverse sono dirette a particolari regioni della cellula postsinaptica 1243

L'attività neurale incrementa il grado di specificità delle sinapsi 1244

I principi che governano la differenziazione delle sinapsi sono ben evidenti a livello della giunzione neuromuscolare 1245

La differenziazione delle terminazioni degli assoni motori è organizzata dalle fibre muscolari 1249

La differenziazione della membrana della cellula muscolare postsinaptica è organizzata dall'assone motore 1251

L'assone motore regola la trascrizione dei geni dei recettori dell'acetilcolina 1253

La giunzione neuromuscolare matura attraverso una serie di fasi 1255

Le sinapsi centrali si sviluppano con modalità simili a quelle delle giunzioni muscolari 1255

Nelle sinapsi centrali i recettori dei neurotrasmettitori tendono a localizzarsi in zone circoscritte 1255

Le molecole che presiedono all'organizzazione delle sinapsi modellano le terminazioni dei neuroni del sistema nervoso centrale 1258

La formazione delle sinapsi è promossa da cellule gliali 1261

Dopo la nascita alcune sinapsi vengono eliminate 1261

Una visione d'insieme 1263

Lecture scelte 1264

Bibliografia 1264

56 Esperienze sensoriali e fine regolazione delle connessioni sinaptiche. 1266

Joshua R. Sanes, Thomas M. Jessell

Nell'Uomo, lo sviluppo delle funzioni mentali viene influenzato dalle esperienze precoci 1267

Le esperienze precoci hanno effetti duraturi sui comportamenti sociali 1267

Lo sviluppo della percezione visiva richiede esperienze visive 1268

Lo sviluppo dei circuiti binoculari nella corteccia visiva dipende dall'attività nervosa del periodo postnatale 1269

Le esperienze visive modificano la struttura e la funzione della corteccia visiva 1269

L'organizzazione dei circuiti binoculari della corteccia visiva dipende dall'attività elettrica 1271

La riorganizzazione dei circuiti visivi nel corso di periodi critici comporta la modificazione delle connessioni sinaptiche 1274

La riorganizzazione dipende dalla modificazione dell'equilibrio tra afferenze eccitatorie e inibitorie 1275

Le strutture postsinaptiche vengono riorganizzate durante un periodo critico 1276

Anche le afferenze talamiche vengono rimodellate 1277

La stabilizzazione delle sinapsi contribuisce a chiudere il periodo critico 1278

La ripartizione delle afferenze retiniche nel corpo genicolato laterale è diretta dall'attività nervosa spontanea che ha luogo nel corso della vita intrauterina 1280

La fine regolazione delle connessioni a seconda dell'attività nervosa è una caratteristica generale dei circuiti del sistema nervoso centrale 1280

Molti aspetti dello sviluppo del sistema visivo sono attività-dipendenti 1281

Le mappe uditive vanno incontro a una fine regolazione nel corso di un periodo critico 1282

Nelle singole regioni cerebrali i periodi critici dello sviluppo sono diversi 1284

Periodi critici possono ricomparire anche nell'età adulta 1284

Una visione d'insieme 1287

Lecture scelte 1288

Bibliografia 1289

57 La riparazione delle lesioni cerebrali . . . 1290

Joshua R. Sanes, Thomas M. Jessell

Le lesioni degli assoni si ripercuotono sui neuroni e sulle cellule circostanti 1291

La degenerazione degli assoni è un processo attivo 1291

L'assotomia induce risposte reattive nelle cellule circostanti 1292

Dopo una lesione le capacità rigenerative degli assoni del sistema nervoso centrale sono modeste 1294

La rigenerazione dei neuroni del sistema nervoso centrale che hanno subito una lesione può essere promossa da interventi terapeutici 1295

- La rigenerazione degli assoni lesionati viene favorita da fattori presenti nell'ambiente circostante 1296
- Componenti della mielina inibiscono l'accrescimento dei neuriti 1298
- La rigenerazione degli assoni viene ostacolata dalla cicatrice indotta dalla lesione 1298
- La rigenerazione è promossa da un programma intrinseco di accrescimento 1300
- La formazione di nuove connessioni da parte degli assoni integri può indurre un recupero funzionale 1300
- Nel sistema nervoso centrale lesionato alcuni neuroni vanno incontro a morte ma altri ne possono nascere 1301
- Interventi terapeutici possono mantenere in vita o sostituire i neuroni del sistema nervoso centrale lesionati 1305
- Il trapianto di neuroni o di loro progenitori può rimpiazzare i neuroni che sono andati persi 1305
- La stimolazione della neurogenesi a livello delle regioni lesionate può contribuire al ripristino delle funzioni 1305
- Il trapianto di cellule di natura non nervosa o dei loro progenitori può contribuire al miglioramento delle funzioni dei neuroni 1306
- Le terapie rigenerative hanno lo scopo di ripristinare le funzioni che sono andate perse 1307
- Una visione d'insieme 1308
- Lecture scelte 1309
- Bibliografia 1309

58 La differenziazione sessuale del sistema nervoso1311

Nirao M. Shah, Thomas M. Jessell, Joshua R. Sanes

- Le differenze fisiche tra maschi e femmine sono determinate da geni e da ormoni 1312
- Il sesso cromosomico dirige la differenziazione delle gonadi dell'embrione 1312
- Le gonadi sintetizzano ormoni che promuovono la differenziazione sessuale 1313
- Gli ormoni steroidei agiscono legandosi a recettori specifici 1314
- La differenziazione sessuale del sistema nervoso genera comportamenti sessualmente dimorfici 1315
- La funzione erettile viene controllata da un circuito nervoso sessualmente dimorfico 1317
- Negli uccelli la produzione del canto viene controllata da un circuito sessualmente dimorfico 1320
- Il comportamento dell'accoppiamento viene controllato da un circuito nervoso sessualmente dimorfico dell'ipotalamo 1323
- Alcune forme di comportamenti sessualmente dimorfici sono controllate da segnali provenienti dall'ambiente 1323
- Nei topi la scelta del partner viene controllata da feromoni 1323
- Le esperienze che si fanno nelle prime fasi della vita modificano il comportamento materno dell'età adulta 1325
- Il dimorfismo sessuale del sistema nervoso centrale dell'Uomo può essere correlato con l'identità di genere e con l'orientamento sessuale 1326
- Una visione d'insieme 1329
- Lecture scelte 1331
- Bibliografia 1331

59 L'invecchiamento del cervello.....1333

Joshua R. Sanes, Thomas M. Jessell

- La struttura e la funzione del cervello cambiano con l'età 1334
- In una piccola percentuale di persone anziane il declino cognitivo è particolarmente pronunciato 1338
- La demenza senile più comune è il morbo di Alzheimer 1339
- Nel morbo di Alzheimer il cervello viene alterato dall'atrofia e dalla presenza di placche amiloidi e di matasse neurofibrillari 1340
- Le placche amiloidi contengono peptidi tossici che danno un contributo alle manifestazioni patologiche del morbo di Alzheimer 1340
- Le matasse neurofibrillari contengono proteine che derivano dai microtubuli 1344
- Sono stati identificati alcuni fattori di rischio per il morbo di Alzheimer 1346
- La diagnosi del morbo di Alzheimer è agevole ma le terapie disponibili sono assai modeste 1346
- Una visione d'insieme 1349
- Lecture scelte 1349
- Bibliografia 1349

Parte IX

Il linguaggio, il pensiero, gli affetti e l'apprendimento

60 Il linguaggio1357

Patricia K. Kuhl, Antonio R. Damasio

- Il linguaggio possiede molti livelli funzionali: fonemi, morfemi, parole e frasi 1358
- L'apprendimento del linguaggio nei bambini segue uno schema universale 1359
- I bambini acquistano proprietà linguistiche "universali" che si specializzano all'età di circa un anno 1360
- Per il linguaggio è necessario il sistema visivo 1361
- Elementi di prosodia aiutano l'apprendimento di parole e frasi 1362
- I bambini impiegano la probabilità di transizione per identificare le parole nel contesto del discorso 1363
- Esiste un periodo critico per l'apprendimento del linguaggio 1363
- Il cosiddetto "maternese" migliora l'apprendimento del linguaggio 1364
- Parecchie regioni corticali hanno un ruolo nello sviluppo del linguaggio 1364
- I circuiti cerebrali del linguaggio furono inizialmente identificati nelle ricerche sull'afasia 1364
- L'emisfero sinistro è specializzato per l'analisi dei fonemi, delle parole e delle frasi 1365
- La prosodia chiama in causa sia l'emisfero destro che quello sinistro a seconda delle informazioni che vi sono indirizzate 1365
- L'analisi del linguaggio nei soggetti bilingui dipende dall'età dell'acquisizione e dall'uso delle diverse lingue 1365
- Il modello relativo alle basi neurali del linguaggio sta ora cambiando 1365

Le lesioni cerebrali responsabili delle afasie forniscono informazioni importanti sull'analisi del linguaggio 1368

L'afasia di Broca consegue a vaste lesioni del lobo frontale sinistro 1368

L'afasia di Wernicke consegue a lesioni di strutture del lobo temporale posteriore sinistro 1369

L'afasia di conduzione dipende da lesioni che colpiscono un settore specifico delle aree posteriori del linguaggio 1369

L'afasia globale dipende da alterazioni diffuse di parecchi centri del linguaggio 1371

Le afasie transcorticali dipendono da alterazioni di aree vicine a quelle di Broca e di Wernicke 1372

Le afasie classiche non interessano tutte le aree corticali importanti per il linguaggio 1372

Una visione d'insieme 1374

Lecture scelte 1375

Bibliografia 1376

61 Turbe dei processi mentali consci e inconsci1378

Christopher D. Frith

I processi cognitivi consci e inconsci posseggono correlazioni neurali diverse 1379

Le differenze tra i diversi processi percettivi consci si accentuano in seguito a lesioni cerebrali 1381

Il controllo delle nostre azioni è prevalentemente inconscio 1384

Il richiamo cosciente dei ricordi è un processo creativo 1386

È necessario accompagnare le osservazioni sul comportamento con i resoconti soggettivi 1388

I metodi di visualizzazione cerebrale possono confermare i resoconti soggettivi 1389

La simulazione e l'isterismo possono condurre a resoconti soggettivi inattendibili 1389

Una visione d'insieme 1391

Lecture scelte 1392

Bibliografia 1392

62 Turbe del pensiero e della volizione: la schizofrenia1393

Steven E. Hyman, Jonathan D. Cohen

La diagnosi di schizofrenia si basa su criteri clinici classici 1393

I sintomi della schizofrenia possono venire suddivisi in positivi, negativi e cognitivi 1394

La schizofrenia è caratterizzata da episodi psicotici 1394

Alla schizofrenia danno un contributo sia fattori di rischio genetici che non genetici 1395

Un fattore etiologico della schizofrenia può essere rappresentato da alterazioni neuroanatomiche 1397

La perdita di materia grigia nella corteccia cerebrale sembra dipendere dalla perdita di contatti sinaptici piuttosto che dalla perdita di cellule 1398

Anomalie dello sviluppo cerebrale nel corso dell'adolescenza possono dare un contributo alla genesi della schizofrenia 1398

I farmaci antipsicotici agiscono sui sistemi dopaminergici cerebrali 1399

Una visione d'insieme 1403

Lecture scelte 1403

Bibliografia 1403

63 Turbe dell'umore, gli stati ansiosi ... 1405

Steven E. Hyman, Jonathan D. Cohen

Le turbe più comuni dell'umore sono la depressione unipolare e le turbe bipolari 1406

La depressione unipolare spesso inizia precocemente 1406

Le turbe bipolari comprendono anche episodi maniacali 1408

Le turbe dell'umore sono comuni e comportano effetti inabilitanti 1408

Nelle turbe dell'umore hanno grande importanza sia fattori di rischio genetici che non genetici 1408

Nelle turbe dell'umore sono interessati regioni e circuiti cerebrali specifici 1409

Gli stati di depressione e quelli di stress sono correlati 1411

Esistono trattamenti efficaci per le turbe depressive maggiori 1412

I farmaci antidepressivi agiscono sui sistemi neurali monoaminergici 1412

La psicoterapia è efficace per il trattamento delle forme depressive maggiori 1418

La terapia elettroconvulsiva è particolarmente efficace contro le forme depressive maggiori 1418

Le turbe bipolari vengono curate con il litio e con altri farmaci inizialmente impiegati come anticonvulsivanti 1419

Gli stati ansiosi nascono da un anormale controllo della paura 1421

I disturbi dell'ansia hanno una componente genetica 1422

I modelli della paura negli animali possono aiutare a capire gli stati ansiosi dell'Uomo 1422

Nell'Uomo, negli stati di paura e di ansietà, le immagini di neurovisualizzazione chiamano in causa circuiti neurali che hanno origine nell'amigdala 1423

Le turbe ansiose vengono curate efficacemente sia con i farmaci che con la psicoterapia 1424

Una visione d'insieme 1425

Lecture scelte 1425

Bibliografia 1425

64 L'autismo e altre turbe dello sviluppo nervoso che alterano le capacità cognitive. 1427

Uta Frith, Francesca G. Happé, David G. Amaral, Stephen T. Warren

L'autismo presenta particolari caratteristiche comportamentali 1427

L'autismo ha una forte componente genetica 1429

Nell'autismo sono presenti alterazioni neurologiche particolari 1429

Nell'autismo sono presenti particolari alterazioni cognitive 1431

La capacità di comunicare è alterata: l'ipotesi della cecità mentale 1431

Nell'autismo hanno un ruolo anche altri meccanismi sociali 1434

Le persone affette da autismo dimostrano una rigidità comportamentale 1435

Alcuni soggetti affetti da autismo sono in possesso di particolari talenti intellettivi 1435

Alcune alterazioni dello sviluppo nervoso sono dovute ad alterazioni genetiche note 1436

Sindrome dell'X fragile 1437

Sindrome di Rett 1437

Sindrome di Down 1437

Sindrome di Prader-Willi, di Angelman e altri disturbi 1438

Una visione d'insieme 1440

Lecture scelte 1441

Bibliografia 1441

65 Apprendimento e memoria1443

Daniel L. Schacter, Anthony D. Wagner

La memoria a breve termine e la memoria a lungo termine comportano l'intervento di circuiti neurali diversi 1444

La memoria a breve termine conserva rappresentazioni transitorie di informazioni importanti per scopi immediati 1444

La memoria a breve termine viene trasferita a quella a lungo termine in modo selettivo 1444

La memoria a lungo termine può venire classificata come implicita o esplicita 1447

La memoria esplicita comprende una forma episodica e una forma semantica 1448

I meccanismi della memoria esplicita comportano almeno quattro operazioni distinte 1449

Le cognizioni della memoria episodica dipendono dall'interazione fra il lobo temporale mediale e le corteccie associative 1449

Le cognizioni della memoria semantica vengono conservate in corteccie associative diverse e il loro richiamo dipende dalla corteccia prefrontale 1451

La memoria implicita facilita l'innesco percettivo 1454

La memoria implicita può essere associativa o non associativa 1457

Il condizionamento classico comporta l'associazione di due stimoli 1457

Il condizionamento operante comporta l'associazione di un particolare comportamento con un evento di rinforzo 1458

L'apprendimento associativo trova una limitazione nella struttura biologica dell'organismo 1459

Gli errori e le imperfezioni della memoria gettano luce sui meccanismi dei normali processi mnemonici 1459

Una visione d'insieme 1460

Lecture scelte 1461

Bibliografia 1461

66 I meccanismi cellulari di conservazione della memoria implicita e le basi biologiche dell'individualità1463

Eric R. Kandel, Steven A. Siegelbaum

La conservazione delle tracce di memoria implicita dipende da modificazioni dell'efficacia della trasmissione sinaptica 1464

L'abitudine è dovuta a una depressione presinaptica attività-dipendente della trasmissione sinaptica 1465

La sensibilizzazione comporta una facilitazione presinaptica della trasmissione sinaptica 1467

Il condizionamento classico della paura comporta una facilitazione coordinata, pre- e postsinaptica, della trasmissione sinaptica 1469

La conservazione a lungo termine delle tracce della memoria implicita comporta una variazione della struttura della cromatina e dell'espressione genica, mediate dalla via AMPc-PKA-CREB 1470

La via dell'AMP ciclico svolge un ruolo nella sensibilizzazione a lungo termine 1470

La facilitazione sinaptica di lungo termine è specifica per ciascuna sinapsi 1475

Per il mantenimento della facilitazione di lungo termine è necessaria la presenza di una proteina di tipo prionico che regola la sintesi proteica locale 1477

Nel Moscerino, il condizionamento classico della paura impiega la via AMPc-PKA-CREB 1478

Nei mammiferi, per la memoria relativa all'apprendimento della paura, è necessaria l'amigdala 1480

L'apprendimento e la memoria delle abitudini richiedono l'intervento dello striato 1482

Le variazioni indotte dall'apprendimento nella struttura del cervello danno un contributo al determinismo delle basi biologiche dell'individualità 1485

Una visione d'insieme 1485

Lecture scelte 1487

Bibliografia 1487

67 Corteccia prefrontale, ippocampo e la biologia della conservazione della memoria esplicita1489

Steven A. Siegelbaum, Eric R. Kandel

La memoria operativa dipende da una persistente attività neurale della corteccia prefrontale 1489

L'attività persistente nasce da particolari proprietà intrinseche delle membrane 1490

L'attività persistente viene mantenuta dalle particolari connessioni della rete nervosa 1490

La memoria operativa dipende dall'azione modulatoria del neurotrasmettitore dopamina 1490

Nei mammiferi, la memoria esplicita comporta diverse forme di potenziamento a lungo termine nell'ippocampo 1492

Il potenziamento a lungo termine nella via delle fibre muscolari è non associativo 1495

Il potenziamento a lungo termine nella via delle collaterali di Schaffer è associativo 1495

Il potenziamento a lungo termine nella via delle collaterali di Schaffer segue le regole dell'apprendimento hebbiano 1499

Il potenziamento a lungo termine ha una fase precoce e una fase tardiva 1500

La memoria spaziale dipende da un potenziamento a lungo termine nell'ippocampo 1503

Nell'ippocampo si forma una mappa spaziale del mondo esterno 1512

La capacità di distinguere e di completare gli schemi mnemonici ha luogo in zone diverse dell'ippocampo 1513

La memoria dipende anche da una depressione a lungo termine della trasmissione sinaptica 1515

Le variazioni epigenetiche della struttura della cromatina sono importanti per la plasticità sinaptica di lungo termine, per l'apprendimento e la memoria 1517

L'apprendimento dipende da una costruzione fatta con blocchi molecolari diversi di memoria? 1517

Una visione d'insieme 1518

Lecture scelte 1521

Bibliografia 1522

Appendici

A Rassegna della teoria dei circuiti.1527

Steven A. Siegelbaum, John Koester

Parametri elettrici di base 1527

Differenza di potenziale (V o E) 1527

Corrente (I) 1527

Conduttanza (g) 1528

Capacità (C) 1528

Regole per l'analisi dei circuiti 1529

Conduttanza 1529

Corrente 1530

Capacità 1530

Differenza di potenziale 1531

Flusso delle correnti nei circuiti dotati di capacità 1531

Circuiti con capacità 1531

Circuito con resistenze e capacità in serie 1531

Circuiti con resistenze e capacità in parallelo 1533

B L'esame neurologico del paziente1535

Arnold R. Kriegstein, John C.M. Brust

Condizioni mentali 1535

Stato di vigilanza e livello di attenzione 1535

Comportamento, umore e pensiero 1535

Orientamento e memoria 1536

Capacità cognitive 1536

Disturbi del linguaggio 1536

Funzioni dei nervi cranici 1539

Nervo olfattivo (I n. cranico) 1539

Nervo ottico (II n. cranico) 1539

Nervi oculomotorio, trocleare e abducente (III, IV e VI n. cranico) 1540

Nervo trigemino (V n. cranico) 1542

Nervo facciale (VII n. cranico) 1542

Nervo vestibolococleare (VIII n. cranico) 1543

Nervi glossofaringeo e vago (IX, X n. cranico) 1543

Nervo accessorio spinale 1544

Nervo ipoglosso (XII n. cranico) 1544

Sistema muscolo-scheletrico 1544

Sistemi sensitivi 1546

Coordinazione motoria 1549

Andatura e stazione eretta 1550

Equilibrio 1550

Riflessi tendinei profondi 1550

C La circolazione cerebrale1552

John C.M. Brust

L'irrorazione ematica cerebrale può venire suddivisa in diversi territori arteriosi 1552

I vasi cerebrali danno risposte fisiologiche particolari 1554

L'apoplezia cerebrale è causata da alterazioni patologiche dei vasi sanguigni 1556

Le sindromi vascolari possono essere dovute a occlusione, a ipoperfusione o a emorragia 1556

Infarto nel territorio dell'arteria cerebrale media 1556

Infarto nel territorio dell'arteria cerebrale anteriore 1557

Infarto nel territorio dell'arteria cerebrale posteriore 1558

Occlusione dell'arteria coroidea anteriore e delle arterie perforanti 1558

Occlusione dell'arteria carotide 1559

Il tronco dell'encefalo e il cervelletto sono irrorati da rami delle arterie vertebrale e basilare 1559

Gli infarti che interessano prevalentemente strutture mediali e laterali del tronco dell'encefalo producono sindromi caratteristiche 1559

Alcuni infarti interessano solo il cervelletto 1563

Alcuni infarti interessano il midollo spinale 1563

L'ipoperfusione diffusa può provocare ischemia o infarto 1563

La demenza può essere provocata da malattie cerebrovascolari 1564

La rottura di microaneurismi provoca emorragie intraparenchimali 1565

La rottura di aneurismi sacculari provoca emorragie subaracnoidee 1565

L'apoplezia cerebrale altera le condizioni fisiologiche del sistema vascolare cerebrale 1566

Lecture scelte 1566

D Barriera emato-encefalica, plessi coroidei e liquido cerebrospinale.1567

John J. Laterra, Gary W. Goldstein

La barriera emato-encefalica regola i liquidi interstiziali presenti a livello cerebrale 1568

La barriera emato-encefalica è dovuta alle particolari proprietà delle cellule endoteliali dei capillari cerebrali 1568

Le giunzioni strette rappresentano la caratteristica principale della composizione e della struttura anatomica dei capillari cerebrali 1568

La barriera emato-encefalica deve la sua permeabilità a tre diversi meccanismi 1569

Trasporti facilitati ed energia-dipendenti 1572

I sistemi enzimatici delle cellule endoteliali formano una barriera emato-encefalica metabolica 1573

- Alcune zone cerebrali sono prive di una barriera emato-encefalica 1573
- L'espressione della barriera emato-encefalica viene indotta da segnali cerebrali sulle cellule endoteliali 1573
- La barriera emato-encefalica può venire alterata dagli stati morbosi 1574
- Il liquido cerebrospinale viene secreto dai plessi coroidei 1575
- Il liquido cerebrospinale svolge numerose funzioni 1576
- La barriera fra il sangue e il liquido cerebrospinale è dovuta alle cellule epiteliali dei plessi coroidei 1576
- I plessi coroidei assicurano le sostanze necessarie al cervello in via di sviluppo 1577
- Un aumento della pressione intracranica può ledere le strutture cerebrali 1577
- L'edema cerebrale è caratterizzato da un aumento del volume cerebrale dovuto all'aumento del suo contenuto di acqua 1578
- L'idrocefalo è dovuto a un aumento del volume dei ventricoli cerebrali 1579
- Lecture scelte 1580
- Bibliografia 1581

E Le reti neurali1583

Sebastian Seung, Rafael Yuste

- I primi modelli di reti neurali 1584
- I neuroni sono strumenti di calcolo 1585
- I neuroni sono in grado di calcolare le congiunzioni e le disgiunzioni 1585
- Una rete di neuroni è in grado di calcolare tutte le funzioni logiche booleane 1587
- Nel sistema visivo i percettroni sanno modellare valutazioni in serie e in parallelo 1587
- Le cellule semplici e complesse valutano le congiunzioni e le disgiunzioni 1588
- Il modello della corteccia visiva primaria può venire considerato come quello di un percettrone a molti strati 1589
- Ogni modello della visione deve poter spiegare la selettività e l'invarianza 1590
- Il riconoscimento degli oggetti visivi potrebbe essere compiuto dalla replicazione di processi di congiunzione e di disgiunzione 1591
- Le reti della memoria associativa impiegano la plasticità hebbiana per conservare e richiamare i diversi schemi di attività nervosa 1594
- La plasticità hebbiana può conservare schemi di attività creando "assemblee di cellule" 1594
- Le assemblee di cellule completano gli schemi dell'attività nervosa 1596

- Le assemblee di cellule sono in grado di mantenere un'attività nervosa persistente 1597
- L'interferenza fra le diverse memorie ne limita la capacità 1597
- I circuiti sinaptici ad ansa sono in grado di dare origine a stati stabili diversi 1598
- Reti simmetriche minimizzano le funzioni di tipo energetico 1599
- La plasticità hebbiana dà origine a sequenze di vie sinaptiche 1600
- Una visione d'insieme 1601
- Lecture scelte 1601
- Bibliografia 1601

F Approccio teorico alle neuroscienze: esempi da singoli neuroni e da reti neurali.1603

Laurence F. Abbott, Stefano Fusi, Kenneth D. Miller

- I modelli di singoli neuroni consentono lo studio dell'integrazione delle afferenze sinaptiche e delle conduttanze intrinseche 1604
- In condizioni di bassa attività simili a quelle presenti *in vitro*, i neuroni hanno una soglia di sensibilità molto precisa verso il numero e la sincronizzazione delle afferenze sinaptiche 1605
- In presenza di un rumore di fondo, come accade *in vivo*, i neuroni presentano una sensibilità graduale verso il numero e la sincronizzazione delle afferenze sinaptiche 1605
- I messaggi neuronali dipendono sia dall'attività intrinseca che da segnali estrinseci 1607
- I modelli di reti neurali consentono di approfondire le nostre conoscenze sulle dinamiche collettive dei neuroni 1607
- Reti bilanciate di neuroni attivi sono in grado di dare origine a un'attività irregolare e continua simile a quella che si osserva *in vivo* 1608
- Le reti a feed-forward e quelle ricorrenti amplificano o integrano le afferenze con dinamiche diverse 1610
- Le reti ricorrenti bilanciate si comportano come reti a feed-forward 1612
- Gli effetti paradossi nelle reti ricorrenti bilanciate sono in grado di spiegare la soppressione dei contorni nella corteccia visiva 1613
- Le reti ricorrenti possono rappresentare un modello dei circuiti che portano ad assumere una decisione operativa 1615
- Lecture scelte 1618
- Bibliografia 1619

Indice analitico 1621