

T E M I

MULTIMODALITÀ DEL SISTEMA NERVOSO

di Irene Ronga

ABSTRACT - Per multimodalità del sistema nervoso si intende la capacità di alcune aree del cervello di svolgere funzioni differenti. Nel corso del Novecento, le ricerche di neurofisiologia hanno spostato la loro attenzione dallo studio della struttura del sistema nervoso e della specializzazione funzionale delle diverse regioni cerebrali, all'osservazione delle interazioni fra le aree e fra le diverse modalità sensoriali. Nel mio contributo, cercherò di mostrare come l'impiego di design ecologici negli esperimenti di neurofisiologia metta in luce la forte multimodalità del sistema nervoso umano, diffusa sia al livello della cellula singola, che al livello della regione. L'indagine neurofisiologica contemporanea e, in particolare, lo studio della multimodalità si ricollegano al dibattito filosofico e linguistico più recente, rimandando direttamente a tematiche come il radicamento esperienziale dei concetti (*embodiment*) e la complessità.

1. STRUTTURA, INTERAZIONE E CONTESTO, FRA NEUROFISIOLOGIA E SCIENZE UMANE
 - 1.1 *Il cervello del secolo scorso*: l'attenzione alla struttura e alla specializzazione funzionale delle aree cerebrali
 - 1.2 Contesto e interazione: la scoperta di una multimodalità pervasiva
2. UNA MULTIMODALITÀ A VARI LIVELLI: CONNESSIONI E CIRCUITI, REGIONI, SINGOLE CELLULE
 - 2.1 Verso un'organizzazione parallela: l'insuccesso del modello gerarchico
 - 2.2 La multisensorialità delle corteccie primarie
 - 2.3 La multimodalità dei *neuroni specchio*
 - 2.4 Neuroni multimodali e integrazione multisensoriale
3. INTERAZIONI CROSSMODALI E ILLUSIONI PERCETTIVE
 - 3.1 Interazioni fra visione e udito
 - 3.2 Interazioni fra tatto e udito
4. Dalla multimodalità alla complessità
 - 4.1 Multimodalità ed *embodiment*
 - 4.2 Verso la complessità

BIBLIOGRAFIA

Cosa ci sembra di percepire in questo preciso istante? [...] Con l'orecchio percepiamo oggetti silenziosi, con il tatto corpi che non ci sfiorano neanche, con l'olfatto stimoli privi di odori [...]. E tutto questo contemporaneamente. Simili attività sono essenziali per il nostro contatto con il mondo e per la nostra stessa sopravvivenza.

(Rosenblum 2011, *Lo straordinario potere dei nostri sensi*)

1. STRUTTURA, INTERAZIONE E CONTESTO, FRA NEUROFISIOLOGIA E SCIENZE UMANE

1.1 *Il cervello del secolo scorso: l'attenzione alla struttura e alla specializzazione funzionale delle aree cerebrali*

Fino alla fine del secolo scorso, la maggior parte degli studi di neurofisiologia e neurobiologia era rivolta a comprendere la funzione *unica e specifica* delle diverse aree cerebrali o di una certa popolazione di neuroni [per una *review* critica sul tema, ad es. Ghazanfar e Schroeder 2006, Driver e Noesselt 2008]. Per questo motivo, anche se nel mondo reale il sistema nervoso è continuamente esposto a stimoli sensoriali differenti, nel secolo scorso i paradigmi sperimentali impiegavano perlopiù una sola tipologia di stimolazione alla volta (ad esempio, unicamente visiva o uditiva). L'idea alla base di questo approccio sperimentale era che le corteccie potessero essere principalmente suddivise in:

- sensoriali *primarie*, specializzate nell'elaborazione di *una sola* categoria di stimoli (si riteneva che la corteccia uditiva primaria raccogliesse ed elaborasse solo ed esclusivamente stimoli uditivi e così via);
- *associative*, tipicamente multisensoriali [ad es. Felleman e Van Essen 1991].

Questo paradigma teorico prevedeva un'organizzazione gerarchica fra le corteccie, secondo cui l'input sensoriale, scomposto in base alla sua modalità, venisse elaborato separatamente nelle corteccie primarie ed unisensoriali di riferimento e soltanto in

seguito inviato alle corteccie associative, dove gli stimoli ricevuti venivano esaminati globalmente [ib.]. In base a questo paradigma, una semplice esperienza multisensoriale come potrebbe essere quella del caffè che esce dalla caffettiera verrebbe immediatamente scomposta dal nostro sistema nervoso che analizzerebbe le caratteristiche di ogni stimolo in base alla sua modalità all'interno di ciascuna corteccia unisensoriale. In altre parole, la visione del caffè sarebbe esaminata separatamente dal rumore prodotto dalla caffettiera e dagli stimoli olfattivi. Solo in un secondo momento, gli stimoli elaborati dalle corteccie unisensoriali sarebbero inviati alle corteccie associative, affinché l'esperienza "caffè che esce" possa essere esaminata nel suo complesso.

L'ipotesi che le corteccie primarie fossero sostanzialmente unisensoriali e che i *cluster* di neuroni all'interno fossero specializzati in una singola funzione venne confermata principalmente da studi su animali [tramite registrazioni di cellula singola o lesioni sperimentali localizzate – si veda ad es. Massopust et al. 1967, Massopust et al. 1969] e da ricerche svolte su pazienti umani che presentavano lesioni localizzate [ad es. Zihl et al. 1983, Zihl et al. 1991]. Successivamente, alcuni studi sfruttarono la tecnica della stimolazione magnetica transcranica per inibire temporaneamente l'attività di alcune specifiche aree corticali in soggetti umani sani, verificando così l'effetto di una 'lesione' virtuale e transitoria dell'area stimolata [Beckers, Homberg 1992, Walsh et al. 1998]. Queste ricerche mostrarono che lesioni localizzate (virtuali o reali) di alcune aree specifiche danneggiavano selettivamente lo svolgimento di una singola funzione. Secondo questi studi, ad esempio, una lesione localizzata nell'area della corteccia visiva 'V5', produce un deficit selettivo nella capacità di osservare i movimenti, mentre non

intacca minimamente altri aspetti della visione, come la possibilità di distinguere le forme e i colori [Beckers, Homberg 1992].

È importante notare come, durante il Novecento, questa attenzione rivolta alla struttura del sistema nervoso e alla specializzazione delle diverse aree che lo compongono risulti complementare, da una parte, all'idea generativista della mente modulare, in cui il linguaggio viene visto come autonomo ed indipendente dalle altre funzioni cognitive [Chomsky 1957], dall'altra a un quadro teorico ancora profondamente influenzato dallo strutturalismo.

Semplificando il complesso quadro generale, l'attenzione verso gli aspetti formali e astratti, diffusa in linguistica e filosofia nel secolo scorso, contrapposta allo scarso interesse verso fattori pragmatici (che aumenterà successivamente), si può osservare anche nei paradigmi sperimentali della prima metà del secolo scorso, in cui a *setting* ecologici che riproducessero in una maniera controllata condizioni *reali*, si preferivano perlopiù stimolazioni unimodali e artificiali, che permettessero di analizzare l'attivazione selettiva di alcune aree del sistema nervoso rispetto a una singola componente [si veda anche Ghazanfar e Schroeder 2006, Shimojo e Shams 2001, Stein e Stanford 2008].

1.2 Contesto e interazione: la scoperta di una multimodalità pervasiva

Nel corso del Novecento, l'importanza teorica riconosciuta alla struttura formale e astratta viene ridimensionata in alcune prospettive teoriche, sia filosofiche che linguistiche, accompagnandosi ad una significativa attenzione al dato *reale*, raccolto e analizzato all'interno del suo *contesto* naturale (o *setting* ecologico). Sinclair,

contrapponendo il suo approccio “empirico” a quello introspettivo e “idealista” dei generativisti, sostiene: «Non si studia tutta la botanica facendo fiori artificiali» [Sinclair 1991: 6]. In Italia, nel 1994 Bazzanella scrive (parlando di linguaggio, ma il discorso è certamente estendibile ad altri domini di ricerca): «è aumentato recentemente il numero degli studiosi che insistono sempre con maggior forza e convinzione sulla necessità di analizzare la lingua, e di costruire le teorie, partendo dai dati reali.» [Bazzanella 1994: 75].

Se i dati devono essere analizzati all’interno del loro contesto naturale, certamente non è più possibile osservare l’effetto di singoli parametri in isolamento, ma diventa indispensabile prendere in considerazione più fattori alla volta, studiando la loro *interazione*, come avviene in ambito linguistico, dove gli studiosi di pragmatica sottolineano l’importanza strategica dell’interazione nello studio del linguaggio [fra gli altri si veda, Levinson 1983, Bazzanella 1994, Bazzanella 2005/2008, Bublitz e Norrick 2011].

Analogamente a quanto si osserva per le scienze umane, anche in neurofisiologia l’impiego di *setting* sperimentali ecologici, in cui stimoli sensoriali differenti co-occorrono,¹ diventa un aspetto cruciale così come lo studio delle interazioni fra diverse modalità sensoriali.

Ghazanfar e Schroeder fanno notare che «nonostante la percezione sensoriale e la neurobiologia tradizionalmente siano state studiate prendendo in considerazione una sola modalità sensoriale alla volta, nel mondo reale il comportamento e la percezione

¹ Per una *review* sull’influenza del contesto negli esperimenti di neurofisiologia si veda Ronga et al. 2012.

sono guidati dall'integrazione di informazioni provenienti da differenti domini sensoriali». [Ghazanfar e Schroeder 2006: 1 – traduzione dell'autore].²

L'utilizzo di stimolazioni sensoriali differenti all'interno degli stessi paradigmi sperimentali ha permesso di esaminare dettagliatamente le interazioni fra le modalità a livello percettivo, producendo una svolta nella concezione del funzionamento del sistema nervoso. In molteplici ambiti delle neuroscienze e delle scienze cognitive, studi differenti (come quelli legati alle scoperte dei *neuroni specchio*) hanno mostrato come il sistema nervoso rappresenti non tanto la somma di piccoli moduli altamente specializzati in funzioni differenti e non interscambiabili, quanto un complesso di regioni in cui le diverse popolazioni di neuroni sono costantemente sfruttate per più di una funzione alla volta: si consideri la *Neural exploitation hypothesis* di Vittorio Gallese [Gallese 2008] e le teorie di Lawrence Barsalou [si veda ad es. Barsalou 2008], a cavallo fra linguistica e neurofisiologia, sul radicamento esperienziale dei concetti astratti.

In questo quadro, il sistema nervoso sembrerebbe essere caratterizzato da una multimodalità pervasiva [si veda fra gli altri, Shimojo e Shams 2001, Budinger et al. 2006, Ghazanfar e Schroeder 2006, Allman et al. 2009, Shams et al. 2011, Liang et al. 2013a], che supera le differenti specializzazioni funzionali.

² Simili considerazioni sono proposte da Shimojo e Shams [2001: 1]: «Storicamente, la percezione è stata considerata come una funzione modulare, per cui le varie modalità operano indipendentemente. Studi recenti, comportamentali e di *brain imaging*, mettono in dubbio questa tesi, proponendo che le interazioni fra differenti modalità sono la norma più che l'eccezione». Si veda anche Berger e Erhsson [2013: 1]: «molti studi differenti sull'interazione e l'integrazione dei sensi hanno dimostrato l'importanza di combinare l'informazione sensoriale proveniente da differenti modalità nella percezione del mondo esterno». (Traduzioni dell'autore).

2. UNA MULTIMODALITÀ A VARI LIVELLI: CONNESSIONI E CIRCUITI, REGIONI, SINGOLE CELLULE

2.1 Verso un'organizzazione parallela: l'insuccesso del modello gerarchico

Studi recenti, progettati in modo da impiegare stimoli differenti all'interno del medesimo paradigma sperimentale (ad es. stimoli somatosensoriali e uditivi, stimoli visivi e movimenti, ecc.), hanno permesso di cogliere la multimodalità del sistema nervoso, ovvero la capacità di regioni corticali e sottocorticali di svolgere più di una funzione [ad es. Shimojo e Shams 2001, Ghazanfar e Schroeder 2006, Liang et al. 2013a, Berger e Ehrsson 2013]. In particolare, quando un'area è in grado di attivarsi in risposta a stimoli sensoriali differenti viene definita *multisensoriale* [ad es. Budinger et al. 2006, Ronga et al. 2012a, Foxworthy et al. 2013].

Come discusso nel paragrafo 1.1, il modello teorico prevalente di organizzazione delle cortece del sistema nervoso era di carattere gerarchico. Si riteneva che l'input sensoriale, raggiunto il talamo, raggiungesse le cortece primarie unisensoriali in base alla sua modalità e, dopo essere stato elaborato, venisse inviato alle cortece associative multisensoriali [ad es. Felleman e Van Essen 1991, Macaluso e Driver 2005]. Nel corso del tempo, però, a questo modello è stata progressivamente affiancata l'ipotesi di una *organizzazione parallela* fra cortece sensoriali primarie e associative. È stato più volte dimostrato che, parallelamente alle connessioni fra talamo e aree unisensoriali primarie, esiste una connessione diretta fra talamo e aree associative (come l'insula e la corteccia cingolata), che fa pensare che gli input sensoriali siano elaborati contemporaneamente

nelle cortecce sensoriali primarie e nelle aree associative multisensoriali [cfr. ad es. Dum et al. 2009].³

Questa “doppia via” potrebbe essere indice di due percorsi paralleli funzionalmente differenti:

- il primo classico percorso, dal talamo alle cortecce unisensoriali e dalle cortecce unisensoriali a quelle associative, sarebbe utile per una elaborazione fine e dettagliata dell’input sensoriale;
- il secondo percorso, dal talamo direttamente alle cortecce associative, potrebbe invece servire per una prima sommaria, ma rapida elaborazione degli stimoli nel loro complesso.

Liang et al. 2013b propendono per questa interpretazione. Tramite uno studio di *dynamic causal modelling*⁴ applicato a dati di risonanza magnetica funzionale raccolti su soggetti umani sani, Liang e colleghi hanno dimostrato come stimoli di modalità diverse fossero elaborati parallelamente nelle cortecce primarie unisensoriali da un lato e dall’altro nell’insula anteriore e nella corteccia cingolata anteriore (ACC). Questo dato è particolarmente importante in quanto insula anteriore e ACC sono considerate le regioni principali del cosiddetto “saliency network” – un insieme di aree associative deputate al riconoscimento e all’elaborazione degli stimoli *salienti* [in grado, cioè, di emergere dal *background* sensoriale; si veda ad es. Corbetta e Shulman 2002, Seeley et

³ Lo studio di Constantinople e Bruno [2013] ha recentemente dimostrato (impiegando modelli animali) che il talamo invia le informazioni sensoriali a diversi strati della corteccia somatosensoriale parallelamente e non in maniera sequenziale.

⁴ Il *dynamic causal modelling* (DCM) è un metodo di analisi dei dati ottenuti tramite risonanza magnetica funzionale, utilizzato per comprendere quando l’attività di una certa regione possa essere considerata la causa dell’attività in una regione differente. Studiare il nesso causale, e quindi anche la sequenza, delle attivazioni osservate in risposta a stimoli sensoriali permette di comprendere in che modo l’informazione ricavata dagli stimoli fluisca da un’area all’altra.

al. 2007, Iannetti e Mouraux 2010, Cauda et al. 2011, Legrain et al. 2011, Mouraux et al. 2011]. In questo senso, mentre il primo percorso, più lungo, dal talamo alle cortece unisensoriali e infine alle cortece associative, rappresenterebbe la via per l'elaborazione fine degli stimoli sensoriali, il secondo percorso, diretto dal talamo all'insula e ad ACC, permetterebbe un riconoscimento rapido degli stimoli salienti [Liang et al. 2013b].⁵ La possibilità di poter elaborare in tempi brevi gli stimoli salienti per l'organismo, al di là delle distinzioni nelle varie modalità sensoriali, rappresenta una strategia ottimale per orientare in maniera efficace e veloce il comportamento dei soggetti in base agli input esterni più rilevanti [ib., si veda anche Ronga et al. 2013].

Tramite uno studio di elettroencefalografia svolto su soggetti umani sani, è stato dimostrato che l'incremento di ampiezza dei potenziali evocati dovuto alla presentazione di stimoli salienti (*disabituazione*) rappresenta un fenomeno *tutto o nulla*, non graduabile, che influenza anche le componenti più precoci del segnale [Ronga et al. 2013]. In altre parole, la disabituazione osservata nei potenziali evocati è costante e non varia in base a quanto lo stimolo saliente differisca dagli altri stimoli. La presenza di un effetto *tutto o nulla*, osservabile già nelle componenti precoci dei potenziali evocati, si può interpretare come una possibile conferma all'ipotesi di una elaborazione rapida, ma scarsamente dettagliata, degli stimoli salienti ad opera delle cortece associative [cfr. ib.].

⁵ Parallelamente alla scoperta di questa "doppia via", recentemente si è osservato come le stesse cortece sensoriali primarie siano ampiamente collegate fra loro [Klemen e Chambers 2012]. La presenza di connessioni diffuse fra cortece dello stesso livello (tutte primarie) si può considerare come una ulteriore conferma di una organizzazione parallela, più che sequenziale [ib.].

2.2 La multisensorialità delle corteccie primarie

La scoperta di connessioni dirette fra talamo e corteccie associative multisensoriali sembra indicare che elaborazioni unisensoriali e multisensoriali degli stimoli rappresentino stadi di processamento contemporanei anziché sequenziali. Dato che, nella stragrande maggioranza dei casi, gli eventi che osserviamo nel mondo hanno caratteristiche multisensoriali, non sorprende che il sistema nervoso elabori parallelamente e contemporaneamente gli input a livello unisensoriale – distinguendo fra stimoli diversi – e a livello multisensoriale – mantenendo l’input nella sua completezza.

Una scoperta piuttosto recente è quella che riguarda le corteccie primarie. Tradizionalmente, le corteccie primarie (ovvero la prima stazione corticale di elaborazione dell’informazione sensoriale) erano considerate le aree unisensoriali *par excellence*. Tuttavia, ricerche portate avanti negli ultimi vent’anni hanno dimostrato che perfino le corteccie primarie possono essere attivate da stimoli di modalità diverse, mostrando così dei tratti di multimodalità [si veda ad esempio Klemen, Chambers 2012].

La prima dimostrazione (seppure indiretta) della capacità delle corteccie primarie di elaborare stimoli sensoriali differenti va probabilmente rintracciata nelle ricerche che hanno esaminato, nell’umano e nell’animale, la plasticità delle aree corticali primarie e secondarie in seguito alla lesione di una specifica via sensoriale in età precoce (come la perdita dell’udito nella prima infanzia).

Nel caso di individui affetti da cecità congenita, inoltre, studi svolti con tecniche differenti presentano prove convergenti riguardo a un ampio sfruttamento della

corteccia visiva primaria per l'elaborazione di stimoli uditivi e somatosensoriali [per quanto riguarda gli studi condotti su animali si veda Rauschecker 1995].

Sadato et al. [1996] hanno dimostrato come, in soggetti non vedenti, la corteccia visiva primaria (V1) risultasse attiva durante compiti di discriminazione tattile, mentre non era presente attivazione nel caso di soggetti di controllo normovedenti. Secondo gli autori, questo risultato indica una sorta di riconversione della corteccia visiva primaria, che in mancanza di input visivi, è stata utilizzata per elaborare stimoli sensoriali di tipo diverso.

L'interpretazione di Sadato et al. [1996] è stata in seguito confermata da nuove ricerche. Tramite un paradigma sperimentale di stimolazione magnetica transcranica, Amedi et al. [2004] hanno dimostrato che, inibendo temporaneamente l'attività di V1, soggetti non vedenti presentavano difficoltà nello svolgimento di compiti prettamente linguistici (in particolare di natura semantica); mentre in soggetti normovedenti l'inibizione di V1 lasciava completamente inalterate le abilità linguistiche. Stevens et al. [2007], in uno studio svolto con risonanza magnetica funzionale, hanno indicato come l'attività di V1 in soggetti non vedenti sia direttamente correlata a compiti di discriminazione di stimoli acustici.

In generale, gli studi presentati convergono verso la tesi di una riorganizzazione della corteccia visiva a vantaggio di altre modalità, nel caso in cui il soggetto nasca privo della vista o la perda in età precoce.

Sebbene la nozione di plasticità sia collegata a quella di multimodalità, si tratta in realtà di due proprietà distinte del sistema nervoso. La riorganizzazione del sistema nervoso in seguito a lesione dimostra che le cortecce sensoriali primarie sono tutte in grado di

elaborare stimoli di modalità differenti. In questo caso specifico, la plasticità del sistema nervoso umano è il presupposto per lo sviluppo della multimodalità. Esistono però esempi differenti in cui la multimodalità rappresenta una proprietà indipendente e non direttamente correlata con la plasticità del sistema nervoso (è questo il caso dei neuroni multimodali, in grado di rispondere, per loro stessa natura, a stimoli di modalità differenti, § 2.4).

Gli studi presentati fino ad ora, tuttavia, non sono in grado di chiarire se V1 e le altre corteccie primarie siano in ogni caso in grado di elaborare stimoli di modalità differenti o se sia necessaria la presenza di una lesione affinché la corteccia sensoriale corrispondente si “adatti” e “sviluppi” la capacità di elaborare stimoli differenti.

Impiegando un design molto elegante, Meyer et al. [2010] hanno dimostrato, tramite studi di risonanza magnetica funzionale condotti su soggetti sani, che la corteccia uditiva primaria (A1) può attivarsi in risposta a stimoli unicamente visivi che contengano un suono implicito.⁶ Ai partecipanti allo studio venivano mostrati alcuni video privi di sonoro. Questi video, della durata di pochi secondi, rappresentavano degli eventi a cui si associa tipicamente un suono: un cane che abbaia, un vaso che va in pezzi, il tasto di un pianoforte premuto ripetutamente. Osservando l’attività della corteccia uditiva primaria, Meyer e colleghi dimostrarono non soltanto che A1 si attiva sempre in corrispondenza del video privo di sonoro che rappresenta un suono implicito (cioè non presente, ma ricavabile automaticamente dall’immagine), ma anche che il *pattern* di attivazione è significativamente differente in base al suono evocato. In altre parole, la corteccia uditiva primaria è in grado di distinguere efficacemente stimoli

⁶ Calvert et al. [1997], tramite un lavoro pionieristico di risonanza magnetica funzionale, avevano scoperto che era possibile attivare diverse aree della corteccia uditiva (fra cui anche A1), tramite la semplice lettura delle labbra, in mancanza di suono.

visivi che contengano suoni impliciti. Meyer et al. [2011] hanno poi dimostrato che questo risultato è estendibile ad altre cortecce primarie. Utilizzando dei video che mostrassero l'esplorazione tattile di oggetti differenti (cioè la loro manipolazione, in inglese *haptic exploration*), è stato osservato che la corteccia somatosensoriale primaria presenta dei *pattern* di attivazione significativamente differenti in base all'oggetto esplorato [ib.].

Le ricerche appena descritte sembrerebbero indicare che le cortecce sensoriali primarie posseggano in generale, anche in mancanza di una qualunque lesione, una certa dose di multisensorialità⁷. Questa interpretazione è stata confermata da uno studio di recente pubblicazione. Liang et al. [2013a], tramite un paradigma di risonanza magnetica funzionale che ha coinvolto soltanto soggetti umani sani, hanno provato che le cortecce sensoriali primarie sono in grado di distinguere la modalità di un qualunque stimolo sensoriale. In sintesi:

- ogni corteccia sensoriale primaria si attiva in corrispondenza di un qualunque stimolo (la corteccia uditiva primaria si attiva sempre anche in corrispondenza di stimoli visivi o tattili; la corteccia visiva primaria si attiva sempre anche in corrispondenza di stimoli tattili o uditivi e così via);
- in ciascuna corteccia sensoriale primaria si osservano *pattern* di attivazioni significativamente differenti in base alla modalità dello stimolo stesso [Liang et al. 2013a].

Gli stimoli impiegati da Liang et al. [2013a] non contenevano alcun riferimento implicito ad altre modalità: gli stimoli uditivi erano dei semplici *beep* (toni di frequenza

⁷ Per un *commentary* molto recente che discute la possibilità che siano connessioni dirette fra le aree sensoriali primarie a modulare l'attività multisensoriale delle stesse, si veda Mancini [2013].

800 Hz), gli stimoli visivi erano rappresentati da un disco bianco e luminoso, mentre gli stimoli tattili erano impulsi elettrici innocui e non dolorosi, applicati al dito indice della mano destra.

L'attività multimodale delle corteccie primarie, dunque, non è limitata agli stimoli in qualche modo collegati alla modalità sensoriale di riferimento di ciascuna corteccia (come nel caso degli stimoli visivi con suono implicito impiegati da Meyer e colleghi), ma sembra essere generalizzabile a un qualunque tipo di stimolazione.

Per comprendere meglio fino a che punto le corteccie primarie sono in grado di distinguere stimoli di modalità differenti, in un secondo esperimento, Liang et al. [2013a] verificarono la capacità della corteccia uditiva primaria di distinguere due stimoli tattili applicati a due dita differenti della mano destra (indice e mignolo) e due stimoli visivi presentati in porzioni diverse del campo visivo destro (superiore e inferiore). È importante sottolineare che, fatta eccezione per la porzione di spazio in cui erano presentati, i due stimoli tattili e i due stimoli visivi erano identici in tutto e per tutto: i due stimoli tattili, cioè, erano impulsi elettrici di identica intensità e della medesima durata in ms; i due stimoli visivi avevano lo stesso grado di luminanza e venivano presentati per un tempo identico in ms.

È interessante osservare che A1 presenta *pattern* di attivazione significativamente diversi per ciascuno stimolo, dimostrando di poter distinguere efficacemente stimoli tattili applicati a due dita differenti e stimoli visivi presentati in porzioni differenti del campo visivo.

2.3 La multimodalità dei *neuroni specchio*

Questo tipo di multimodalità, per cui V1, A1 e S1 (la corteccia somatosensoriale primaria) sono in grado di elaborare stimoli di diverse modalità sensoriali, può essere esteso anche alla corteccia motoria primaria (M1).

I neuroni specchio (*mirror neurons*), scoperti dal gruppo di ricerca di Giacomo Rizzolatti all'inizio degli anni Novanta, rappresentano una popolazione di cellule in grado di attivarsi sia per l'esecuzione di un movimento specifico che per l'osservazione del medesimo movimento svolto da altri [ad es. Fadiga et al. 1995, Rizzolatti et al. 1996, Gallese et al. 1996, Rizzolatti e Arbib 1998, Umiltà et al. 2001, Ferrari et al. 2003, Iacoboni et al. 2005, Keysers e Gazzola 2010]. Un sottogruppo di questi neuroni presenta proprietà diverse, attivandosi in concomitanza con l'esecuzione di un certo movimento, l'osservazione del medesimo movimento svolto da altri e in seguito all'ascolto del rumore prodotto dal movimento stesso quando è eseguito da altri [Kohler et al. 2002]. I neuroni specchio, dunque, si possono considerare a pieno titolo multimodali.

Di norma questi neuroni vengono rintracciati al di fuori di M1, ma recentemente Vigneswaran et al. [2013] hanno dimostrato la loro presenza all'interno della corteccia motoria primaria delle scimmie.

Questo risultato sembrerebbe suggerire che la multimodalità rappresenti una proprietà molto comune e diffusa a tutte le cortecce primarie.

Il fatto che i neuroni specchio possano considerarsi come un esempio particolare di multimodalità li pone al centro del dibattito teorico contemporaneo presente in neurofisiologia e in filosofia (si veda in riferimento a questi temi il contributo di

Eleonora Severini in questa stessa rivista – n° 5, Gennaio 2012). In primo luogo, la scoperta di questi neuroni, alla fine degli anni Novanta del secolo scorso, segna uno dei punti di svolta dell'indagine neurofisiologica. L'attenzione verso i neuroni specchio testimonia, infatti, il passaggio ad una neurofisiologia che si basa sul presupposto che una stessa popolazione di neuroni possa svolgere più di una funzione e che, di conseguenza, osserva l'effetto degli stimoli in interazione. In secondo luogo, i neuroni specchio [come Rizzolatti e colleghi, ad es. Rizzolatti, Sinigaglia 2006, Caggiano et al. 2012, Cattaneo et al. 2013], attivandosi sia per azioni eseguite che osservate, sembrerebbero dare origine a una conoscenza automatica (in termini motori) delle azioni per cui si attivano.

Quest'ultima ipotesi interpretativa è fondamentale per due ragioni:

- suggerisce che la rappresentazione mentale di una specifica azione si sviluppi all'interno della corteccia motoria e non in aree associative di livello superiore;
- traccia un legame diretto fra conoscenza sensoriale/motoria e rappresentazioni mentali.

La comprensione dell'atto motorio che il circuito dei neuroni specchio fornisce è di natura completamente automatica e, in questo senso, costituirebbe un meccanismo di conoscenza alternativo (del tutto sensoriale) a quello cognitivo classico [ad es. Gallese, Lakoff 2005]. In altre parole, i neuroni specchio potrebbero costituire una prova sperimentale dell'*embodiment* (ossia del radicamento esperienziale dei concetti). [Id.; § 4.1].

In ambito filosofico, la posizione presentata da Gallese e Lakoff è stata spesso criticata perché considerata riduzionista [per un'analisi più specificatamente filosofica del

dibattito, si rimanda al contributo di Severini; si veda anche Paternoster 2002]. A questo proposito, è importante sottolineare che i neuroni specchio possono certamente rappresentare un meccanismo di conoscenza, ma altrettanto certamente non sono l'unico [per una breve rassegna delle obiezioni al riduzionismo si veda Di Francesco 2002, Paternoster 2002].

Al di là della convergenza interdisciplinare prodotta dalle riflessioni sul significato funzionale del sistema specchio, è interessante notare come, da un punto di vista neurofisiologico, la scoperta dei neuroni specchio, così come le riflessioni di Damasio riguardo alla compenetrazione profonda di meccanismi e strutture fra ragione ed emotività [Damasio 1994] siano completamente in linea con il paradigma teorico prevalente, caratterizzato da una maggiore attenzione verso la multimodalità, sia a livello di macro-aree, che a livello della singola cellula.

2.4 Neuroni multimodali e integrazione multisensoriale

La possibilità di una specifica area di rispondere a stimoli di modalità sensoriali differenti deriva sostanzialmente da due fattori:

- la presenza di gruppi di neuroni differenti, ciascuno di essi sensibile a una sola tipologia di input sensoriale, diversa da quella di un altro gruppo (i neuroni non sono multimodali, ma l'area corticale in cui sono inseriti lo è nel complesso perché, al suo interno, si trovano popolazioni di neuroni che rispondono a stimoli sensoriali differenti);
- la presenza di neuroni multimodali, ossia di neuroni in grado di rispondere a tipologie di stimoli differenti [cfr. ad es. Driver e Noesselt 2008].

I neuroni multimodali possono essere rintracciati in innumerevoli aree, corticali e sottocorticali [cfr. ad es. Ghazanfar e Schroeder 2006, Stein e Stanford 2008, Olcese et al. 2013]. Il gruppo più numeroso è rappresentato dai neuroni bimodali: cellule multisensoriali, in grado di attivarsi in risposta a input di due tipologie differenti (ad es. acustico e visivo, o visivo e somatosensoriale).

Olcese et al. [2013], in uno studio applicato a modelli animali, hanno osservato che, all'interno delle aree multimodali, i neuroni unisensoriali sono per la maggior parte organizzati in *cluster*: la probabilità che accanto a un neurone unisensoriale si trovi un altro neurone unisensoriale è significativamente superiore al caso (cioè non è *random*). Al contrario, i neuroni bimodali hanno una distribuzione diffusa (la probabilità che accanto a un neurone bimodale si trovi un altro neurone bimodale è pari al caso) e, infatti, popolazioni di neuroni bimodali possono essere rintracciate nella stragrande maggioranza delle aree corticali e sottocorticali, comprese le corteccie primarie [cfr. ad es. Vigneswaran et al. 2013].

La combinazione dell'informazione proveniente da differenti input sensoriali viene definita *integrazione multisensoriale* [ad es. Stein e Stanford 2008]. A livello cellulare, l'integrazione multisensoriale (contrapposta all'interazione multisensoriale o crossmodale di cui invece si parlerà nel paragrafo 3) rappresenta la differenza fra la risposta combinata (in termini di *spikes* elettrici) di un neurone multisensoriale in seguito a una stimolazione bimodale (ad es. acustica + visiva) e la risposta che si ottiene quando lo stesso neurone viene stimolato da una sola modalità alla volta (ad es. acustica o visiva).

La risposta di un neurone multisensoriale in seguito all'integrazione di due input sensoriali differenti può essere di tre tipi [Stein e Stanford 2008]:

1. *superadditiva*: in seguito alla stimolazione combinata (acustica (a)+visiva (v)), la risposta del neurone multisensoriale risulta superiore alla somma delle due risposte ottenute dalla stimolazione unisensoriale – $risposta(a+v) > risposta(a) + risposta(v)$; si parla anche di *multisensory enhancement*;
2. *additiva*: in seguito alla stimolazione combinata (a+v), la risposta del neurone multisensoriale risulta uguale alla somma delle due risposte ottenute dalla stimolazione unisensoriale – $risposta(a+v) = risposta(a) + risposta(v)$;
3. *subadditiva*: in seguito alla stimolazione combinata (a+v), la risposta del neurone multisensoriale risulta inferiore alla somma delle due risposte ottenute dalla stimolazione unisensoriale – $risposta(a+v) < risposta(a) + risposta(v)$ [cfr. Stein e Stanford 2008].

La risposta superadditiva (*multisensory enhancement*) è considerata l'esempio tipico di integrazione multisensoriale. Si tratta di un fenomeno estremamente vantaggioso, in quanto permette di riconoscere più facilmente gli eventi sensoriali. Nel caso in cui l'integrazione multisensoriale sia superadditiva, infatti, la soglia di percezione degli stimoli si abbassa [si veda ad es. Driver e Noesselt 2008]. Inoltre, in corrispondenza di *multisensory enhancement*, gli input sensoriali vengono percepiti più velocemente; si osserva, cioè, un abbassamento delle latenze di risposta [si veda ad es. Rowland et al. 2007].

Da un punto di vista evolutivo, d'altra parte, non stupisce che il nostro sistema nervoso sia più sensibile agli eventi sensoriali che coinvolgono più di una modalità

contemporaneamente, in quanto, soprattutto in *setting* naturali, gli eventi sono tipicamente multisensoriali [Stein e Stanford 2008].

Soltanto recentemente è stato possibile dimostrare che l'integrazione multisensoriale, ottenuta tramite una stimolazione bimodale, sia sostanzialmente differente dalla integrazione unisensoriale, ossia la risposta di un neurone unimodale in corrispondenza di due stimoli appartenenti alla medesima modalità (ad esempio due stimoli visivi, v_1+v_2). Alvarado et al. [2007] hanno misurato la risposta, nel caso di integrazione unisensoriale (v_1+v_2), di neuroni del collicolo superiore. La risposta che si ottiene dalla stimolazione unisensoriale combinata è per la maggior parte subadditiva: risposta (v_1+v_2) < risposta (v_1) + risposta (v_2). In altre parole, non si osserva *multisensory enhancement*. Al contrario, nella maggioranza dei neuroni bimodali esaminati nel collicolo superiore, la risposta in seguito a stimolazione combinata multisensoriale risulta superadditiva, dimostrando così una differenza significativa fra l'integrazione multisensoriale e unisensoriale [ib.].

Gli eventi multisensoriali, dunque, sembrano presentare un chiaro vantaggio, in termini di processamento, rispetto agli input puramente unisensoriali. Fino a pochi anni fa, tuttavia, si era convinti che soltanto i neuroni bimodali o trimodali potessero modulare la loro attività in base all'elaborazione di stimoli multisensoriali [ad es. Stein e Meredith 1993, Driver e Noesselt 2008], mentre si riteneva che i neuroni unimodali fossero pressoché insensibili alla presenza di input sensoriale combinato (ad esempio visivo + acustico). Ma uno studio recente ha messo in dubbio questa ipotesi. Allman et al. [2009] hanno registrato *in vivo* l'attività di alcuni neuroni all'interno della corteccia visiva del gatto (più specificatamente nella corteccia visiva soprasilviana posterolaterale laterale –

PLLS). Il paradigma sperimentale prevedeva l'utilizzo di stimoli visivi (una linea luminosa in movimento) e stimoli acustici (50 ms di *white noise*). Per prima cosa, i ricercatori verificarono le proprietà dei neuroni di cui riuscirono a registrare l'attività (circa 250 cellule). Soltanto il venti per cento dei neuroni sensoriali esaminati risultò multimodale, cioè in grado di rispondere sia a stimoli visivi che uditivi. Per il resto, la popolazione di neuroni osservata si dimostrò sostanzialmente unimodale (cioè rispondeva soltanto a stimoli visivi).

In un secondo momento, Allman e colleghi misurarono l'attività dei neuroni unimodali visivi in corrispondenza di uno stimolo visivo soltanto e di una stimolazione combinata (visiva + acustica). Sorprendentemente, l'ottanta per cento dei neuroni unimodali osservati mostrava una attivazione significativamente più grande in corrispondenza di una stimolazione combinata, rispetto ai *trial* sperimentali in cui erano stati presentati soltanto stimoli visivi. Questo risultato è estremamente importante in quanto dimostra che anche l'attività di neuroni puramente unisensoriali (bisogna ricordare che i neuroni presi in considerazione da Allman et. al [2009] non rispondevano agli stimoli acustici e dunque non possono essere definiti multimodali) è significativamente modulata dalla contemporanea occorrenza di stimoli di altre modalità sensoriali. Lo studio di Allman et al. [2009], insieme a lavori svolti su altre specie [come quello di Bizley et al. 2007, basato sulla *mutual information*], ci permette di reinterpretare il concetto di neurone unisensoriale. Di fatto, la multisensorialità sembrerebbe avere una influenza chiave sull'elaborazione degli stimoli, con effetti diffusi perfino alle aree sensoriali primarie e ai neuroni puramente unimodali.

3. INTERAZIONI CROSSMODALI E ILLUSIONI PERCETTIVE

Se da un punto di vista neurofisiologico, le connessioni fra le diverse aree sensoriali (anche primarie) sono largamente diffuse e l'attività di gran parte dei neuroni è profondamente modulata dalla multisensorialità dell'input, da un punto di vista psicofisico, in letteratura sono riportati innumerevoli esempi di interazioni fra diverse modalità sensoriali a livello percettivo [ad es. Calvert et al. 2004].

Alcune di queste interazioni possono dare origine ad illusioni percettive, come nel caso del *ventriloquism effect*: quando uno stimolo uditivo e uno stimolo visivo, provenienti da due sorgenti spaziali differenti, sono presentati contemporaneamente, i soggetti tendono a ritenere che lo stimolo uditivo provenga dalla stessa posizione (*location*) dello stimolo visivo [*visual capture of sound*, ad es. Thurlow e Rosenthal 1976 e per uno studio più recente, Magosso et al. 2012].

Di seguito verrà proposta una breve rassegna⁸ delle interazioni cross-modali più note, suddivise in base alle modalità sensoriali di riferimento.

3.1 Interazioni fra visione e udito

Le interazioni fra stimoli visivi ed uditivi sono forse quelle più frequentemente riportate dalla letteratura di ambito psicofisico [per una *review* sull'argomento si veda Marks 2004]. Per citare alcuni esempi, la presentazione contemporanea di stimoli visivi e uditivi è in grado di abbassare la soglia percettiva degli stimoli uditivi [Lovelace et al. 2003]. In uno studio simile, Odgaard et al. [2004] hanno dimostrato che i partecipanti

⁸ Gli studi di psicofisica sulle interazioni cross-modali hanno una tradizione secolare, fra psicologia e neurofisiologia. Per questo motivo, la rassegna che propongo deve essere considerata come una piccola presentazione di alcuni studi selezionati sull'argomento, senza alcuna pretesa di esaustività.

all'esperimento giudicavano gli stimoli uditivi (50 ms di *white noise*) come più intensi nel caso in cui fossero combinati con una stimolazione visiva.

Le interazioni riportate fra stimoli visivi e uditivi sembrano essere reciproche. Esistono, infatti, molti studi in cui sono gli stimoli uditivi a influenzare l'elaborazione di input visivi [ad es. Frassinetti et al. 2002, Jaekl e Harris 2007, Oruc et al. 2008, Burr et al. 2009].

Non tutte le interazioni cross-modali fra visione e udito, tuttavia, possono considerarsi simmetriche. L'*effetto Colavita*, per esempio (chiamato con il nome dello studioso che lo scoprì nei primi anni Settanta), è la dimostrazione di una dominanza della visione sull'udito, nel caso in cui si applichi uno specifico paradigma sperimentale. Nell'esperimento originale [Colavita 1974], i partecipanti dovevano riconoscere gli stimoli a cui venivano sottoposti (visivi o uditivi) il più velocemente possibile. Il paradigma era formato da una maggioranza di *trial* unimodali, in cui veniva presentato un singolo stimolo (visivo o uditivo). In alcuni *trial*, infine, all'insaputa dei partecipanti all'esperimento, venivano presentati uno stimolo visivo e uno uditivo contemporaneamente (*trial* bimodali). In questo tipo di paradigma, i soggetti tendono a non accorgersi della presenza degli stimoli uditivi nei *trial* bimodali.

Molti studiosi, nei decenni successivi, hanno cercato di replicare i risultati di Colavita, provando anche a proporre delle spiegazioni per questo effetto. Il gruppo di ricerca di Charles Spence ha recentemente proposto alcune interpretazioni. Koppen e Spence [2007], per prima cosa, hanno dimostrato che l'*effetto Colavita* (e dunque anche la supposta dominanza visiva sugli stimoli uditivi) viene drasticamente ridimensionato, correggendo alcuni parametri dell'esperimento iniziale, che di fatto davano origine a dei

bias sperimentali. Semplicemente facendo in modo che i *trial* bimodali avessero, per esempio, la stessa probabilità di occorrenza (cioè fossero altrettanto frequenti) dei *trial* unimodali, la dominanza visiva nei *trial* a stimolazione combinata risultava fortemente diminuita [ib., si veda anche Spence 2009]. Seppure con meno evidenza, però, la presenza dell'*effetto Colavita* viene confermata anche da studi più recenti.

Secondo Spence [2009], la chiave per interpretare la dominanza della visione sull'elaborazione degli stimoli uditivi nel paradigma di Colavita sta in uno studio realizzato nel 2007 da Sinnett e colleghi. Sinnett et al. [2007] hanno dimostrato che la presenza di una stimolazione combinata visiva + uditiva modifica i tempi di risposta dei partecipanti, in un paradigma in cui si chiede ai soggetti di rispondere il più velocemente possibile alla presentazione di uno stimolo (sia esso visivo o uditivo). In particolare, quando si osservano i tempi di risposta dei soggetti si nota che, in media, nei *trial* unimodali, i partecipanti rispondono più velocemente agli stimoli uditivi che a quelli visivi. Nei *trial* bimodali, i tempi di risposta risultano maggiori rispetto a quelli evocati dalla sola stimolazione uditiva e minori rispetto a quelli evocati dalla sola stimolazione visiva [ib.].

Questo risultato è molto importante in quanto suggerisce che gli stimoli uditivi siano in grado di velocizzare il riconoscimento di stimoli visivi presentati contemporaneamente ad essi; al contrario, gli stimoli visivi sembrano rallentare il riconoscimento di stimoli uditivi ad essi combinati.

Spence [2009] ritiene che sia proprio questa speciale (e asimmetrica) interazione cross-modale a spiegare l'*effetto Colavita*. La facilitazione che gli stimoli uditivi producono

sul riconoscimento degli stimoli visivi, abbassando i tempi di risposta, potrebbe infatti essere l'origine della "dominanza" visiva osservata nei paradigmi Colavita.

3.2 Interazioni fra tatto e udito

Come per la visione, gli stimoli tattili (ovvero somatosensoriali non nocivi) sono in grado di modulare l'elaborazione di stimoli uditivi concomitanti. Gillmeister e Eimer [2007] hanno dimostrato che la presentazione simultanea di stimoli somatosensoriali e uditivi abbassa la soglia percettiva dei partecipanti, rispetto a quando gli stimoli uditivi sono presentati in isolamento. Nel caso di trial bimodali (uditivi e somatosensoriali), inoltre, i soggetti considerano gli stimoli uditivi come più intensi, rispetto a trial unimodali in cui sia impiegata la medesima stimolazione uditiva, ma in isolamento [Schürmann et al. 2004].

Caclin et al. [2002] hanno mostrato che la stimolazione somatosensoriale è in grado di influenzare la localizzazione di un suono (*tactile capture of sound*). Nell'esperimento, ai partecipanti veniva richiesto di indicare la provenienza (a destra o a sinistra della testa) di alcuni suoni. In alcuni trial, ai suoni (*target* dell'esperimento) veniva abbinata la stimolazione somatosensoriale del dorso della mano. In alcuni casi, la stimolazione somatosensoriale era congruente con la provenienza dello stimolo uditivo (ad es. destra, mano destra), mentre in altri risultava incongruente (ad es. destra, mano sinistra). I risultati mostrano che la presenza di una stimolazione somatosensoriale incongruente è in grado di influenzare significativamente il giudizio sulla provenienza del suono *target* [Caclin et al. 2002].

Gli stimoli somatosensoriali, tuttavia, non sembrano essere altrettanto facilmente influenzabili dagli stimoli uditivi (si veda ad es. Oruc et al. 2008). Mentre l'elaborazione degli stimoli uditivi sembra essere molto facilmente influenzabile da input di altre modalità sensoriali (ad es. visivi o somatosensoriali, come dimostrato anche dall'*effetto Colavita*), gli stimoli uditivi sembrerebbero “distrattori” scarsamente potenti (ad es. Soto-Faraco et al. 2004, Oruc et al. 2008).⁹

L'asimmetria di alcune interazioni cross-modali è un fattore importante che è possibile mettere in relazione anche ad aspetti più tipicamente *top down* dell'elaborazione sensoriale. Ronga et al. [2012a] hanno mostrato che le sinestesie linguistiche più comuni – le espressioni che abbinano termini di sfere sensoriali differenti, come ad es. *colori caldi, profumo dolce* – sono costruite in base allo schema delle interazioni cross-modali più efficaci. Le metafore sinestesiche, dunque, non sono prodotte casualmente, ma riflettono i *pattern* di abbinamento dell'esperienza sensoriale. Nelle sinestesie linguistiche, è estremamente raro trovare termini che si riferiscano alla modalità uditiva in posizione di modificatori (cioè fondamentalmente attributi, come ad es. *?sapore tintinnante*), un aspetto che riflette pienamente la scarsa efficacia degli stimoli uditivi come “distrattori” (vedi sopra).

Al contrario, le sinestesie composte da una testa (principalmente sostantivi) uditiva che viene modificata da un termine proveniente da una sfera sensoriale diversa, sono molto comuni: ad es. *suono brillante, musica dolce, canto delicato, voce vellutata* [Ronga et al. 2012a; per un lavoro sul radicamento esperienziale delle sinestesie gustative, si veda

⁹ Anche se in letteratura esistono alcuni esempi di influenza uditiva sull'elaborazione di stimoli somatosensoriali [Bresciani et al. 2005, Soto-Faraco e Deco 2009].

Ronga *in press*], come d'altra parte sono molto frequenti i casi in cui l'elaborazione degli stimoli uditivi viene influenzata da stimoli di altre modalità sensoriali.

4. DALLA MULTIMODALITÀ ALLA COMPLESSITÀ

4.1. Multimodalità ed *embodiment*

Gli studi che sono stati presentati finora, molti dei quali usciti negli ultimi anni, dipingono il quadro di un sistema nervoso profondamente connotato dalla multimodalità.

Si tratta di una multimodalità a vari livelli: da un lato, il sistema nervoso sembra avvantaggiare l'elaborazione degli input multisensoriali rispetto a quelli unimodali, presenta circuiti destinati al rapido riconoscimento e al processamento delle proprietà multimodali, si basa sull'interazione continua fra aree differenti; dall'altro, forse per ragioni di *economicità*, la specializzazione funzionale (che pure è presente) talvolta lascia il posto allo sfruttamento della medesima popolazione di neuroni per una pluralità di funzioni (proprio come un ufficio il cui organico sia limitato).

In ogni caso, sia che si guardi alle singole cellule che alle connessioni fra le diverse aree, la multisensorialità appare più come la regola che come un'eccezione limitata a poche strutture.

Considerando questa prospettiva, anche la nozione di *embodiment*, così come viene presentata dalla linguistica cognitiva [ad es. Lakoff, Johnson 1980, Johnson 1987, Hampe, Grady 2005, Gallese, Sinigaglia 2011], assume nuove connotazioni. L'idea che il linguaggio sia radicato nell'esperienza percettiva e sia elaborato all'interno delle stesse strutture che si occupano del processamento sensoriale e motorio non rappresenta

più un'eccezione nel panorama delle funzioni del sistema nervoso. Al contrario, l'idea di un modulo separato per il linguaggio, che si occupi selettivamente di una singola funzione, risulterebbe in forte contrasto con l'attuale *mainstream* teorico in neurofisiologia.

Da questo punto di vista, l'ipotesi della *grounded cognition* [ad es. Barsalou 2008] rappresenta il correlato più naturale, in linguistica, psicologia e filosofia, del paradigma multimodale nelle scienze dure.

4.2 Verso la complessità

L'*issue* di *Nature* di agosto 2013 (n. 501) è completamente incentrato sulle ricerche che riguardano il “connettoma”. Lo *Human connectome project*, un progetto di ricerca inaugurato nel 2009, riguarda l'insieme di studi che esaminano le connessioni fra i neuroni e ha come scopo quello di tracciare una vera e propria mappa delle connessioni nel sistema nervoso umano. Helmstaedter et al. [2013] sono appena riusciti nella straordinaria impresa di ricostruire la mappatura delle connessioni (milioni) fra 950 neuroni della retina (e in particolare dello strato plessiforme interno, IPL) del topo. Essere in grado di ricostruire le connessioni fra i neuroni è certamente di fondamentale importanza: capire come le cellule nervose sono collegate fra loro ci permetterà, infatti, di comprendere meglio la loro struttura e il loro funzionamento [si veda ad es. il *commentary* di Masland 2013]. Inoltre, mentre le tipologie di cellule nervose sono comuni a tutti gli esemplari di una specie, la rete di connessioni che collega i neuroni è specifica per ogni individuo: in un certo senso, sembrerebbe che la chiave dell'unicità di ciascun sistema nervoso risieda nel connettoma.

Il rischio maggiore di un approccio puramente neurofisiologico alle funzioni cognitive del sistema nervoso è rappresentato dal riduzionismo (§ 2.3). Questa nuova prospettiva di analisi neurofisiologica, incentrata sulla complessità della rete delle connessioni nel cervello, suggerisce una diversa attenzione al problema del riduzionismo biologico; i sistemi complessi, infatti, assumono la presenza di interazioni così profonde e diffuse che il risultato finale non è prevedibile dall'analisi delle parti da cui il sistema è composto. Lo sviluppo degli studi sulla multimodalità e delle ricerche scientifiche del sistema nervoso, nel quadro dei sistemi complessi, potrà, forse in futuro, contribuire al dibattito filosofico su mente-cervello.

Le modalità di questo incontro e le metodologie di una possibile discussione aperta fra neurofisiologia e filosofia sono però, in gran parte, ancora da definire.

Il campo della filosofia della mente è determinato dall'incontro tra annose sotto-tradizioni filosofiche, quali la metafisica, l'epistemologia, la filosofia del linguaggio, la filosofia della psicologia, da un lato, e dall'altro recenti aree disciplinari, quali neuroscienze, scienze cognitive, intelligenza artificiale, le quali, per di più, non si limitano a offrire "dati" alla tranquilla riflessione del filosofo, ma contengono al loro interno importanti assunzioni metafisiche, epistemologiche e anche etiche, che ne caratterizzano l'intima struttura, le metodologie, e ne influenzano (almeno secondo alcuni) i risultati. [Di Francesco 2002: 19].

In questo passo, Di Francesco tocca probabilmente uno fra i problemi metodologici più cruciali delle scienze dure, ovvero l'*interpretazione* dei dati raccolti. Tuttavia, l'influenza di paradigmi differenti e di assunzioni teoriche esplicite o implicite può essere rintracciata in varie fasi dell'indagine scientifica, dalla progettazione degli esperimenti stessi, alla lettura delle osservazioni empiriche, ai metodi statistici utilizzati per l'elaborazione dei dati.

Per questo motivo, sarebbe auspicabile una compenetrazione più profonda fra il dibattito filosofico e l'analisi neurofisiologica: per esplicitare ed approfondire la

discussione teorica inevitabilmente collegata allo studio del sistema nervoso e delle sue funzioni.

BIBLIOGRAFIA

Allman B. L., Keniston L. P., Meredith M. A. (2009), “Not just for bimodal neurons anymore: the contribution of unimodal neurons to cortical multisensory processing”, *Brain Topography*, 21, 3-4, pp. 157-167.

Alvarado J. C., Vaughan J. W., Stanford T. R., Stein B. E. (2007), “Multisensory versus unisensory integration: contrasting modes in the superior colliculus”, *Journal of Neurophysiology*, 97, 5, pp. 3193-3205.

Amedi A., Floel A., Knecht S., Zohary E., Cohen L. G. (2004), “Transcranial magnetic stimulation of the occipital pole interferes with verbal processing in blind subjects”, *Nature Neuroscience*, 7, 11, pp. 1266-1270.

Barsalou L. W. (2008), “Grounded cognition”. *Annual Review of Psychology*, 59, pp. 617-645.

Bazzanella C. (1994), *Le facce del parlare*, La Nuova Italia, Firenze.

Bazzanella C. (2005/2008), *Linguistica e pragmatica del Linguaggio*, Laterza, Bari.

Beckers G., Homberg V. (1992), “Cerebral visual motion blindness: transitory akinetopsia induced by transcranial magnetic stimulation of human area V5”, *Proc Biol Sci*, 249, 1325, pp. 173-178.

Berger C. C., Ehrsson H. H. (2013), “Mental imagery changes multisensory perception”, *Current Biology*, 23, 14, pp. 1367-1372.

- Bizley J. K., Nodal F. R., Bajo V. M., Nelken I., King A. J. (2007), “Physiological and anatomical evidence for multisensory interactions in auditory cortex”, *Cerebral Cortex*, 17, 9, pp. 2172-2189.
- Bresciani J. P., Ernst M. O., Drewing K., Bouyer G., Maury V., Kheddar A. (2005), “Feeling what you hear: auditory signals can modulate tactile tap perception”, *Experimental Brain Research*, 162, 2, pp. 172-180.
- Bublitz W., Norrick N. R. (2011), *Foundations of pragmatics*, De Gruyter Mouton, Berlin-Boston.
- Budinger E., Heil P., Hess A., Scheich H. (2006), “Multisensory processing via early cortical stages: Connections of the primary auditory cortical field with other sensory systems”, *Neuroscience*, 143, 4, pp. 1065-1083.
- Burr D., Banks M. S., Morrone M. C. (2009), “Auditory dominance over vision in the perception of interval duration”, *Experimental Brain Research*, 198, 1, pp. 49-57.
- Caclin A., Soto-Faraco S., Kingstone A., Spence C. (2002), “Tactile “capture” of audition”. *Perception and Psychophysics*, 64, 4, pp. 616-630.
- Caggiano V., Fogassi L., Rizzolatti G., Casile A., Giese M. A., Thier P. (2012), “Mirror neurons encode the subjective value of an observed action”, *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 109, 29, pp. 11848-11853.
- Calvert G., Spence C., Stein B. E. (2004), *The handbook of multisensory processes*, The MIT Press, Cambridge, Mass.

- Calvert G. A., Bullmore E. T., Brammer M. J., Campbell R., Williams S. C., McGuire P. K., Woodruff P. W., Iversen S. D., David A. S. (1997), “Activation of auditory cortex during silent lipreading”, *Science*, 276, 5312, pp. 593-596.
- Cattaneo L., Maule F., Barchiesi G., Rizzolatti G. (2013), “The motor system resonates to the distal goal of observed actions: testing the inverse pliers paradigm in an ecological setting”. *Experimental Brain Research*, 231, 1, pp. 37-49.
- Cauda F., D’Agata F., Sacco K., Duca S., Geminiani G., Vercelli A. (2011). “Functional connectivity of the insula in the resting brain”, *Neuroimage*, 55, 1, pp. 8-23.
- Chomsky N. (1957), *Syntactic Structures*, Mouton de Gruyter, Berlin.
- Colavita F. B. (1974), “Human sensory dominance”. *Perception and Psychophysics*, 16, pp. 409-412.
- Constantinople C. M., Bruno R. M. (2013), “Deep cortical layers are activated directly by thalamus”, *Science*, 340, 6140, pp. 1591-1594.
- Corbetta M., Shulman G. L. (2002), “Control of goal-directed and stimulus-driven attention in the brain”, *Nat Rev Neurosci*, 3, 3, pp. 201-215.
- Damasio A. (1994), *L’errore di Cartesio. Emozioni, ragione e cervello umano*, Adelphi, Milano.
- Di Francesco M. (2002), *Introduzione alla filosofia della mente*, Carocci, Roma.
- Driver J., Noesselt T. (2008), “Multisensory interplay reveals crossmodal influences on ‘sensory-specific’ brain regions, neural responses, and judgments”, *Neuron*, 57, 1, pp. 11-23.

- Dum R. P., Levinthal D. J., Strick P. L. (2009), “The spinothalamic system targets motor and sensory areas in the cerebral cortex of monkeys”, *Journal of Neuroscience*, 29, 45, pp. 14223-14235.
- Fadiga L., Fogassi L., Pavesi G., Rizzolatti G. (1995), “Motor facilitation during action observation: a magnetic stimulation study”, *Journal of Neurophysiology*, 73, 6, pp. 2608-2611.
- Felleman D. J., Van Essen D. C. (1991), “Distributed hierarchical processing in the primate cerebral cortex”, *Cerebral Cortex*, 1, 1, pp. 1-47.
- Ferrari P. F., Gallese V., Rizzolatti G., Fogassi L. (2003), “Mirror neurons responding to the observation of ingestive and communicative mouth actions in the monkey ventral premotor cortex”, *European Journal of Neuroscience*, 17, 8, pp. 1703-1714.
- Foxworthy W. A., Clemo H. R., Meredith M. A. (2013), “Laminar and connective organization of a multisensory cortex”, *Journal of Comparative Neurology*, 521, 8, pp. 1867-1890.
- Frassinetti F., Bolognini N., Ladavas E. (2002), “Enhancement of visual perception by crossmodal visuo-auditory interaction”, *Experimental Brain Research*, 147, 3, pp. 332-343.
- Gallese V. (2008), “Mirror neurons and the social nature of language: the neural exploitation hypothesis”, *Soc Neurosci*, 3, 3-4, pp. 317-333.
- Gallese V., Fadiga L., Fogassi L., Rizzolatti G. (1996), “Action recognition in the premotor cortex”, *Brain*, 119 (Pt 2), pp. 593-609.

- Gallese V., Lakoff G. (2005), “The Brain’s concepts: the role of the Sensory-motor system in conceptual knowledge”, *Cogn Neuropsychol*, 22, 3, pp. 455-479.
- Gallese V., Sinigaglia C. (2011), “What is so special about embodied simulation?”, *Trends Cogn Sci*, 15, 11, pp. 512-519.
- Ghazanfar A. A., Schroeder C. E. (2006), “Is neocortex essentially multisensory?”, *Trends Cogn Sci*, 10, 6, pp. 278-285.
- Gillmeister H., Eimer M. (2007), “Tactile enhancement of auditory detection and perceived loudness”, *Brain Research*, 1160, pp. 58-68.
- Helmstaedter M., Briggman K. L., Turaga S. C., Jain V., Seung H. S., Denk W. (2013), “Connectomic reconstruction of the inner plexiform layer in the mouse retina”, *Nature*, 500, 7461, pp. 168-174.
- Iacoboni M., Molnar-Szakacs I., Gallese V., Buccino G., Mazziotta J. C., Rizzolatti G. (2005), “Grasping the intentions of others with one’s own mirror neuron system”, *PLoS Biol*, 3, 3, pp. e79.
- Iannetti G. D., Mouraux A. (2010), “From the neuromatrix to the pain matrix (and back)”, *Experimental Brain Research*, 205, 1, pp. 1-12.
- Jaekl P. M., Harris L. R. (2007), “Auditory-visual temporal integration measured by shifts in perceived temporal location”, *Neuroscience Letters*, 417, 3, pp. 219-224.
- Keysers C., Gazzola V. (2010), “Social neuroscience: mirror neurons recorded in humans”, *Current Biology*, 20, 8, pp. R353-354.

- Klemen J., Chambers C. D. (2012), “Current perspectives and methods in studying neural mechanisms of multisensory interactions”, *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 36, 1, pp. 111-133.
- Kohler E., Keysers C., Umiltà M. A., Fogassi L., Gallese V., Rizzolatti G. (2002), “Hearing sounds, understanding actions: action representation in mirror neurons”, *Science*, 297, 5582, pp. 846-848.
- Koppen C., Spence C. (2007), “Seeing the light: exploring the Colavita visual dominance effect”, *Experimental Brain Research*, 180, 4, pp. 737-754.
- Lakoff G., Johnson M. (1980), *Metaphors we live by*, University of Chicago Press, Chicago-London.
- Legrain V., Iannetti G. D., Plaghki L., Mouraux A. (2011), “The pain matrix reloaded: a salience detection system for the body”, *Progress in Neurobiology*, 93, 1, pp. 111-124.
- Levinson S. C. (1983), *Pragmatics*, Cambridge University Press, Cambridge.
- Liang M., Mouraux A., Hu L., Iannetti G. D. (2013a), “Primary sensory cortices contain distinguishable spatial patterns of activity for each sense”, *Nat Commun*, 4, pp. 1979.
- Liang M., Mouraux A., Iannetti G. D. (2013b), “Bypassing primary sensory cortices--a direct thalamocortical pathway for transmitting salient sensory information”, *Cerebral Cortex*, 23, 1, pp. 1-11.
- Lovelace C. T., Stein B. E., Wallace M. T. (2003), “An irrelevant light enhances auditory detection in humans: a psychophysical analysis of multisensory

- integration in stimulus detection”, *Brain Research. Cognitive Brain Research*, 17, 2, pp. 447-453.
- Macaluso E., Driver J. (2005), “Multisensory spatial interactions: a window onto functional integration in the human brain”, *Trends in Neurosciences*, 28, 5, pp. 264-271.
- Magosso E., Cuppini C., Ursino M. (2012), “A neural network model of ventriloquism effect and aftereffect”, *PLoS One*, 7, 8, pp. e42503.
- Mancini F. (2013), “Subcortical and neocortical mechanisms of visual-somatosensory interplay”, *Journal of Neuroscience*, 33, 31, pp. 12555-12556.
- Masland R. H. (2013), “Neuroscience: Accurate maps of visual circuitry”, *Nature*, 500, 7461, pp. 154-155.
- Massopust L. C., Jr., Wolin L. R., Kadoya S. (1969), “Differential color responses in the visual cortex of the squirrel monkey”, *Vision Research*, 9, 4, pp. 465-473.
- Massopust L. C., Jr., Wolin L. R., Meder R., Frost V. (1967), “Changes in auditory frequency discrimination thresholds after temporal cortex ablations”, *Experimental Neurology*, 19, 2, pp. 245-255.
- Meyer K., Kaplan J. T., Essex R., Damasio H., Damasio A. (2011), “Seeing touch is correlated with content-specific activity in primary somatosensory cortex”, *Cerebral Cortex*, 21, 9, pp. 2113-2121.
- Meyer K., Kaplan J. T., Essex R., Webber C., Damasio H., Damasio A. (2010), “Predicting visual stimuli on the basis of activity in auditory cortices”, *Nature Neuroscience*, 13, 6, pp. 667-668.

- Mouraux A., Diukova A., Lee M. C., Wise R. G., Iannetti G. D. (2011), “A multisensory investigation of the functional significance of the “pain matrix””, *Neuroimage*, 54, 3, pp. 2237-2249.
- Odgaard E. C., Arieh Y., Marks L. E. (2004), “Brighter noise: sensory enhancement of perceived loudness by concurrent visual stimulation”, *Cogn Affect Behav Neurosci*, 4, 2, pp. 127-132.
- Olcese U., Iurilli G., Medini P. (2013), “Cellular and Synaptic Architecture of Multisensory Integration in the Mouse Neocortex”, *Neuron*.
- Oruc I., Sinnott S., Bischof W. F., Soto-Faraco S., Lock K., Kingstone A. (2008), “The effect of attention on the illusory capture of motion in bimodal stimuli”, *Brain Research*, 1242, pp. 200-208.
- Paternoster A. (2002), *Introduzione alla filosofia della mente*, Laterza, Bari.
- Rauschecker J. P. (1995). “Compensatory plasticity and sensory substitution in the cerebral cortex”, *Trends in Neurosciences*, 18, 1, pp. 36-43.
- Rizzolatti G., Arbib M. A. (1998), “Language within our grasp”, *Trends in Neurosciences*, 21, 5, pp. 188-194.
- Rizzolatti G., Fadiga L., Gallese V., Fogassi L. (1996), “Premotor cortex and the recognition of motor actions”, *Brain Research. Cognitive Brain Research*, 3, 2, pp. 131-141.
- Rizzolatti G., Sinigaglia C. (2006), *So quel che fai. Il cervello che agisce e i neuroni specchio*, Cortina, Milano.

- Ronga I. (in press), “Taste Synaesthesias: Linguistic Features and Neurophysiological Bases” in E. Gola & F. Ervas (a cura di), *Metaphor and Communication*, Benjamins Publishing, Amsterdam.
- Ronga I., Bazzanella C., Rossi F., Iannetti G. D. (2012a), “Linguistic synaesthesia, perceptual synaesthesia and the interaction between multiple sensory modalities”, *Pragmatics & Cognition*, 20, 1.
- Ronga I., Rossi F., Bazzanella C. (2012), “Crucialità del contesto negli esperimenti neurofisiologici”, *AISC*, Roma.
- Ronga I., Valentini E., Mouraux A., Iannetti G. D. (2013), “Novelty is not enough: laser-evoked potentials are determined by stimulus saliency, not absolute novelty”, *Journal of Neurophysiology*, 109, 3, pp. 692-701.
- Rowland B. A., Quessy S., Stanford T. R., Stein B. E. (2007), “Multisensory integration shortens physiological response latencies”, *Journal of Neuroscience*, 27, 22, pp. 5879-5884.
- Sadato N., Pascual-Leone A., Grafman J., Ibanez V., Deiber M. P., Dold G., Hallett M. (1996), “Activation of the primary visual cortex by Braille reading in blind subjects”, *Nature*, 380, 6574, pp. 526-528.
- Schurmann M., Caetano G., Jousmaki V., Hari R. (2004), “Hands help hearing: facilitatory audiotactile interaction at low sound-intensity levels”, *Journal of the Acoustical Society of America*, 115, 2, pp. 830-832.
- Seeley W. W., Menon V., Schatzberg A. F., Keller J., Glover G. H., Kenna H., Reiss A. L., Greicius M. D. (2007), “Dissociable intrinsic connectivity networks for

- salience processing and executive control”, *Journal of Neuroscience*, 27, 9, pp. 2349-2356.
- Shams L., Wozny D. R., Kim R., Seitz A. (2011), “Influences of multisensory experience on subsequent unisensory processing”, *Front Psychol*, 2, pp. 264.
- Shimojo S., Shams L. (2001). “Sensory modalities are not separate modalities: plasticity and interactions”, *Current Opinion in Neurobiology*, 11, 4, pp. 505-509.
- Sinclair J. (1991), *Corpus, concordance, collocation*, Oxford University Press, Oxford.
- Sinnett S., Spence C., Soto-Faraco S. (2007), “Visual dominance and attention: the Colavita effect revisited”, *Perception and Psychophysics*, 69, 5, pp. 673-686.
- Soto-Faraco S., Deco G. (2009), “Multisensory contributions to the perception of vibrotactile events”, *Behavioural Brain Research*, 196, 2, pp. 145-154.
- Spence C. (2009), “Explaining the Colavita visual dominance effect”, *Progress in Brain Research*, 176, pp. 245-258.
- Stein B. E., Stanford T. R. (2008), “Multisensory integration: current issues from the perspective of the single neuron”, *Nat Rev Neurosci*, 9, 4, pp. 255-266.
- Stevens A. A., Snodgrass M., Schwartz D., Weaver K. (2007), “Preparatory activity in occipital cortex in early blind humans predicts auditory perceptual performance”, *Journal of Neuroscience*, 27, 40, pp. 10734-10741.
- Thurlow W. R., Rosenthal T. M. (1976), “Further study of existence regions for the “ventriloquism effect””, *Journal of the American Audiology Society*, 1, 6, pp. 280-286.

- Umiltà M. A., Kohler E., Gallese V., Fogassi L., Fadiga L., Keysers C., Rizzolatti G. (2001), “I know what you are doing. a neurophysiological study”. *Neuron*, 31, 1, pp. 155-165.
- Vattimo G. (1967), *Poesia e ontologia*, Mursia, Milano.
- Vigneswaran G., Philipp R., Lemon R. N., Kraskov A. (2013), “M1 corticospinal mirror neurons and their role in movement suppression during action observation”, *Current Biology*, 23, 3, pp. 236-243.
- Walsh V., Ellison A., Battelli L., Cowey A. (1998), “Task-specific impairments and enhancements induced by magnetic stimulation of human visual area V5”, *Proc Biol Sci*, 265, 1395, pp. 537-543.
- Zihl J., von Cramon D., Mai N. (1983), “Selective disturbance of movement vision after bilateral brain damage”, *Brain*, 106 (Pt 2), pp. 313-340.
- Zihl J., von Cramon D., Mai N., Schmid C. (1991), “Disturbance of movement vision after bilateral posterior brain damage. Further evidence and follow up observations”, *Brain*, 114 (Pt 5), pp. 2235-2252.

APhEx.it è un periodico elettronico, registrazione n° ISSN 2036-9972. Il copyright degli articoli è libero. Chiunque può riprodurli. Unica condizione: mettere in evidenza che il testo riprodotto è tratto da www.aphex.it

Condizioni per riprodurre i materiali --> Tutti i materiali, i dati e le informazioni pubblicati all'interno di questo sito web sono "no copyright", nel senso che possono essere riprodotti, modificati, distribuiti, trasmessi, ripubblicati o in altro modo utilizzati, in tutto o in parte, senza il preventivo consenso di APhEx.it, a condizione che tali utilizzazioni avvengano per finalità di uso personale, studio, ricerca o comunque non commerciali e che sia citata la fonte attraverso la seguente dicitura, impressa in caratteri ben visibili: "www.aphex.it". Ove i materiali, dati o informazioni siano utilizzati in forma digitale, la citazione della fonte dovrà essere effettuata in modo da consentire un collegamento ipertestuale (link) alla home page www.aphex.it o alla pagina dalla quale i materiali, dati o informazioni sono tratti. In ogni caso, dell'avvenuta riproduzione, in forma analogica o digitale, dei materiali tratti da www.aphex.it dovrà essere data tempestiva comunicazione al seguente indirizzo (redazione@aphex.it), allegando, laddove possibile, copia elettronica dell'articolo in cui i materiali sono stati riprodotti.

In caso di citazione su materiale cartaceo è possibile citare il materiale pubblicato su APhEx.it come una rivista cartacea, indicando il numero in cui è stato pubblicato l'articolo e l'anno di pubblicazione riportato anche nell'intestazione del pdf. Esempio: Autore, *Titolo*, <<www.aphex.it>>, 1 (2010).
