

LE EMOZIONI



Già all'inizio del secolo scorso la ricerca neurologica e neurofisiologica aveva evidenziato la rilevanza delle strutture sottocorticali nel processo di **valutazione di un evento emotigeno** e di quelle corticali nel controllo ed elaborazione delle risposte emotive. Esperimenti su animali decorticati avevano evidenziato risposte di rabbia del tutto comparabili a quelle suscitate da stimoli emotigeni veri e propri. Risultati analoghi furono descritti da diversi neurologi nello studio di pazienti con lesioni delle vie cortico -diencefaliche. Il comportamento di questi pazienti era caratterizzato dall'insorgenza improvvisa e immotivata di crisi di pianto e di riso. Le reazioni di rabbia evidenti nell'animale decorticato, così come il comportamento di questi pazienti, possono essere spiegati attribuendo alle strutture corticali una funzione di controllo di processi emotivi sottesi da strutture sottocorticali.

Queste osservazioni sperimentali e cliniche indussero Papez (1937) a proporre che *“l'ipotalamo, i nuclei anteriori del talamo, il giro del cingolo e l'ippocampo e le loro connessioni costituiscono un meccanismo armonico che suscita internamente le emozioni, e al tempo stesso contribuiscono ad organizzare le risposte emotive”*. La **componente ipotalamica** di questo sistema sarebbe più di altre coinvolta nell'attribuzione di un significato emotivo agli stimoli sensoriali e nella espressione emotiva, mentre la **componente corticale** sarebbe responsabile dell'elaborazione della esperienza emotiva. Nello stesso anno Kluver e Bucy (1937) notarono come, dopo una lobectomia temporale, in cui vennero distrutte sia la corteccia temporale che le strutture sottostanti, cioè l'ippocampo e l'amigdala, l'animale mostrava comportamenti emotivi del tutto inappropriati al tipo di stimolazione; tendeva ad accoppiarsi con animali di specie diversa e, se affamato, a mettere in bocca qualsiasi tipo di oggetto, mangiabile e non.

Basandosi su queste osservazioni sperimentali e cliniche Downer effettuò un importante esperimento che mise in evidenza il **ruolo predominante dell'amigdala nella valutazione emotigena degli stimoli**.

I risultati da lui ottenuti furono successivamente confermati da diversi autori, che evidenziarono come il riconoscimento della valenza positiva e negativa di una informazione visiva abbia luogo solo dopo che le informazioni arrivano e vengono elaborate dall'amigdala. Infine è stato dimostrato come la stimolazione dell'amigdala provochi risposte emotive del tutto sovrapponibili a quelle evocate da uno stimolo naturale così come una sua lesione interferisce con l'**attività autonoma** legata alle emozioni, con i comportamenti emotivi già appresi o innati e con l'apprendimento di nuove risposte emotive nei confronti dell'ambiente circostante.

L'importanza dell'amigdala per questo tipo di apprendimento è stata dimostrata da un lavoro Jones e Mishkin (1972), su animali sottoposti ad asportazione chirurgica dell'amigdala. Gli animali non erano più in grado di formare associazioni tra stimolo e rinforzo, in quanto non riuscivano ad attribuire un valenza positiva o negativa al rinforzo.

L'amigdala riceve due categorie di connessioni: da un lato proiezioni provenienti dalle aree sensoriali primarie e dalle aree associative secondarie (**via corticale**) e dall'altro **riceve informazioni sensoriali provenienti da vari nuclei talamici** (via sottocorticale o talamica). L'informazione visiva può arrivare alle aree sensoriali primarie ed alle aree associative secondarie attraverso la via retino - genicolo -striata ed essere successivamente inviata alle strutture sottocorticali (via corticale) o ai nuclei talamici posteriori che inviano a loro volta l'informazione all'ipotalamo e all'amigdala (via sottocorticale).

Le due vie, oltre ad essere anatomicamente diverse, svolgono funzioni diverse nel processo di analisi dell'informazione emotiva.

- ❖ v La **via talamica** invia un'informazione molto povera sulle caratteristiche dello stimolo anche se sufficiente ad iniziare una risposta emotiva indifferenziata, risposta non necessariamente compatibile con la situazione stimolo. Va qui ricordato che l'amigdala può dare origine a risposte emotive anche grazie al fatto che invia informazioni efferenti al sistema autonomico e neuroendocrino, al sistema piramidale ed extrapiramidale, risultando quindi in grado di controllare le risposte autonome e neuroendocrine, così come le espressioni emotive facciali intenzionali e automatiche.
- ❖ v Al contrario, l'informazione che arriva all'amigdala dalla **via corticale** è molto dettagliata in relazione alle caratteristiche percettive e semantiche dello stimolo e serve al soggetto per preparare una risposta adeguata alla situazione. La via talamica è molto più veloce rispetto a quella corticale e, in conseguenza di ciò, si è pensato che essa, oltre a fornire una prima risposta emotiva, serva a preparare l'amigdala a ricevere informazioni più dettagliate ed esaustive sulla natura dello stimolo da parte delle strutture corticali che hanno permesso l'identificazione degli attributi percettivi e semantici.

Se l'amigdala può processare il significato emotivo di uno stimolo, pervenuto attraverso la via talamica, indipendentemente dalla via corticale allora è possibile spiegare il fenomeno del processamento della valenza emotigena dello stimolo in assenza del riconoscimento degli attributi percettivi e semantici. Anche se i due tipi di elaborazione dell'informazione, probabilmente nella vita di tutti i giorni, agiscono in parallelo, ci sono delle situazioni in cui si assiste al prevalere di uno sull'altro.

Ladavas, Cimatti, Del Pesce e Tuozi hanno presentato in visione subliminale degli stimoli emotigeni (sessuali e disgustosi) e neutri (oggetti e paesaggi), seguiti a loro volta da uno stimolo non strutturato con funzione di mascheramento. In questo caso l'elaborazione emotigena può avere luogo indipendentemente dall'elaborazione percettiva e semantica.

Questi risultati possono essere spiegati alla luce del **modello della doppia via** proposto da Le Doux (1986). Attraverso la via talamica l'informazione arriva all'amigdala, che esegue un'analisi molto essenziale dello stimolo estraendo ed elaborando solo le informazioni emotive. Il prodotto di questo processamento è consapevole, mentre non lo è la sua derivazione. Affinché si abbia consapevolezza anche della sua derivazione è necessario che l'informazione venga analizzata dalle strutture corticali, e successivamente l'informazione arrivi all'amigdala attraverso la via corticale. E' solo a questo livello che è possibile riconoscere gli attributi simbolici dello stimolo, analizzare i cambiamenti fisiologici prodotti dall'evento e preparare una risposta volontaria congrua alla situazione.

Il nostro comportamento emotivo può essere guidato sia dalle strutture sottocorticali che corticali. Le strutture sottocorticali sono dotate di programmi neuromotori innati che possono generare, in risposta a stimoli appropriati, un set specifico di risposte espressive ed autonome, soprattutto per alcune delle emozioni di base.

Questo livello di analisi corrisponderebbe a quello descritto da Leventhal come "*schematic level*", nel senso che le informazioni codificate e successivamente recuperate corrispondono a degli esemplari prototipici di una emozione. Questo processo ha la caratteristica appunto di essere automatico ed il prodotto può non essere rappresentato nella coscienza, cioè può essere del tutto

inconsapevole. La via corticale invece invia l'informazione all'amigdala solo dopo che l'informazione è stata codificata ed analizzata da strutture corticali che ne hanno permesso l'identificazione consapevole. E' solo grazie a questo tipo di informazioni che possiamo organizzare una risposta complessa ed adeguata alla situazione. Questo secondo livello di analisi corrisponderebbe a quello descritto da Leventhal come "*conceptual level*".

I risultati forniti dalla neuropsicologia suggeriscono che la valutazione del significato emotivo non possa essere considerata un processo unico, bensì il prodotto di elaborazioni diverse ed indipendenti tra loro, confermando quindi il concetto di modularità del sistema emotivo. Inoltre, alcune di queste elaborazioni, cioè quelle corrispondenti alle emozioni di base, generano uno specifico set di risposte emotive in risposta a stimoli specifici, sono automatiche, preprogrammate e operanti già alla nascita. Al contrario, quelle che svolgono un ruolo di controllo e di modulazione della risposta emotiva seguono lo sviluppo socioculturale dell'individuo, anche se dipendenti dallo sviluppo funzionale del sistema nervoso.

GLI STATI EMOZIONALI

Tratto da:

E. R. Kandel, J. H. Schwartz, T. M. Jessell – FONDAMENTI DELLE NEUROSCIENZE E DEL COMPORTAMENTO – Casa editrice Ambrosiana, Milano 1999

Il piacere, l'esultanza, l'euforia, l'estasi, la tristezza, lo sconforto, la depressione, la paura, l'ansietà, la rabbia, l'avversione e la serenità sono alcune delle emozioni che arricchiscono la nostra vita personale ed impregnano le nostre azioni di passione e originalità. La diversità delle manifestazioni emotive e il coinvolgimento di numerosi processi somatici hanno reso finora impossibile dare una dettagliata definizione scientifica del termine emozione. Nel linguaggio di ogni giorno usiamo questo termine per riferirci ai nostri sentimenti e ai nostri stati d'animo e al modo in cui questi vengono espressi sia nei nostri comportamenti palesi che nelle risposte somatiche. Le emozioni, al pari delle percezioni e delle azioni motorie, vengono controllate da particolari circuiti neuronali cerebrali. Molte delle sostanze che modificano le attività mentali, dalle comuni droghe che provocano assuefazione ai farmaci veri e propri, esercitano le loro azioni agendo su questi circuiti.

Poiché le emozioni sono coscienti, deve entrare in gioco un importante elemento cognitivo, che molto probabilmente viene mediato dalla corteccia cerebrale. Però, le emozioni sono accompagnate da risposte del sistema nervoso autonomo, di quello endocrino e dell'apparato motorio scheletrico, che sono mediate da regioni sottocorticali del sistema nervoso: l'amigdala, l'ipotalamo e il tronco dell'encefalo. Queste risposte periferiche hanno lo scopo di preparare il corpo all'azione, oltre che di comunicare gli stati emozionali alle altre persone. Per esempio, quando siamo spaventati, avvertiamo aumento della frequenza del cuore e del respiro, secchezza delle fauci, senso di tensione muscolare e senso di umidità al palmo delle mani e tutte queste manifestazioni sono controllate da strutture cerebrali sottocorticali. Perciò, per renderci conto di che cosa sia un'emozione come la paura, dobbiamo capire non solo come quest'emozione è rappresentata a livello corticale, ma anche in quale modo le strutture sottocorticali regolino le attività del sistema nervoso autonomo e di quello endocrino che mediano le componenti periferiche delle emozioni.

Una teoria delle emozioni per essere accettabile deve fornire una spiegazione delle relazioni intercorrenti fra stati cognitivi e stati fisiologici

Nello sviluppo e nell'espressione di ogni emozione sono state distinte tradizionalmente varie componenti. Innanzitutto si ha il riconoscimento di un evento importante, per esempio la vista della propria casa in fiamme. Questo riconoscimento, a sua volta, genera un'esperienza emozionale cosciente a livello della corteccia cerebrale, la paura, che elabora segnali efferenti che vengono convogliati a strutture periferiche come il cuore, i vasi sanguigni, le ghiandole surrenali e quelle sudorifere.

Secondo questa concezione, la casa in fiamme viene preliminarmente identificata come un potenziale pericolo e quest'atto cognitivo dà avvio alle risposte riflesse del sistema nervoso autonomo.

Alla fine del secolo scorso il filosofo americano William James e lo psicologo danese Karl Lange proposero un'ipotesi alternativa, secondo la quale l'esperienza cosciente che chiamiamo emozione viene fatta dopo la ricezione da parte della corteccia delle informazioni circa le modificazioni delle condizioni fisiologiche.

Infatti, James scriveva: *"Ci sentiamo afflitti perché piangiamo, adirati perché picchiamo qualcuno, impauriti perché fremiamo e non al contrario piangiamo, picchiamo qualcuno o fremiamo perché siamo afflitti, adirati o impauriti a seconda dei casi"*.

Secondo la teoria di James - Lange, le emozioni sono precedute da particolari modificazioni fisiologiche, come, per esempio, l'aumento o la diminuzione della pressione arteriosa, della frequenza cardiaca e della tensione muscolare. Perciò, quando vediamo un incendio, abbiamo paura perché la nostra corteccia ha ricevuto informazioni che la frequenza cardiaca è aumentata, che le ginocchia tendono a piegarsi e il palmo delle mani è sudato.

Secondo questa concezione, le emozioni sono risposte cognitive ad informazioni provenienti dalla periferia, che vengono vissute in modo simile a quello con cui si percepiscono i pensieri. L'esperienza della vita di ogni giorno conferma che le informazioni provenienti dal nostro corpo danno un contributo all'esperienza emozionale. Inoltre, i pazienti con sezione accidentale del midollo spinale vivono in una condizione caratterizzata da riduzione dell'intensità delle loro emozioni, riduzione che appare correlata con il livello di sezione del midollo spinale, in quanto, più elevato è il livello della sezione spinale, maggiore è l'entità della riduzione delle risposte emozionali.

Tuttavia, altri esperimenti hanno dimostrato che questa teoria è in grado di spiegare solo un aspetto del comportamento emozionale. Per esempio, ci si può sentire coinvolti emotivamente anche dopo la scomparsa dei correlati fisiologici delle emozioni. Una persona può continuare a vivere un'emozione, avere certi timori e compiere particolari azioni anche molto tempo dopo la rimozione di una condizione di minaccia imminente. Se i segnali fisiologici a feed - back fossero l'unico fattore di controllo, le emozioni non dovrebbero avere una durata maggiore delle variazioni fisiologiche. Di converso, alcune emozioni hanno un inizio molto rapido, molto più rapido delle variazioni delle condizioni somatiche. Perciò, le emozioni sono qualcosa di più complesso della semplice interpretazione delle informazioni provenienti dalla periferia.

Mentre la teoria di James - Lange è incentrata sul ruolo che i segnali periferici hanno nel processo che dà l'avvio all'esperienza emozionale, Walter B. Cannon e Philip Bard hanno formulato una teoria delle emozioni nella quale alcune strutture sottocorticali hanno un ruolo fondamentale nella mediazione delle emozioni. Cannon e Bard hanno dimostrato la presenza di risposte emozionali integrate in gatti sottoposti a rimozione della corteccia cerebrale. Tuttavia, queste risposte scomparivano dopo ablazione dell'ipotalamo. Queste osservazioni hanno indotto Cannon e Bard a suggerire che due strutture sottocorticali, l'ipotalamo e il talamo, svolgono una duplice funzione: generano i comandi motori integrati che producono i segni periferici delle emozioni e inviano alla corteccia le informazioni necessarie per l'elaborazione della percezione cognitiva delle emozioni.

In tempi più recenti il comportamento emozionale è stato considerato come il risultato dell'interazione di fattori periferici e centrali. Un importante contributo a questa concezione è stato dato da Antonio Damasio, che si è basato sullo studio di pazienti con lesione dell'amigdala o della corteccia prefrontale. Un altro importante contributo è stato dato da Stanley Schachter, che negli anni '60 elaborò la teoria di James - Lange mettendo in risalto il fatto che è la corteccia a costruire le emozioni, analogamente a quanto avviene con la visione, indipendentemente da segnali spesso ambigui che riceve dalla periferia.

Secondo l'ipotesi di James - Lange, l'esperienza emozionale è la diretta conseguenza delle informazioni che dalla periferia raggiungono la corteccia cerebrale. A questa semplice relazione fra segnali periferici ed emozioni Schachter ha contrapposto l'ipotesi di un ruolo attivo della corteccia nell'elaborazione dei segnali periferici. In particolare, Schachter ha ipotizzato che la corteccia crei una risposta cognitiva alle informazioni che riceve dalla periferia che è coerente con le attese dell'individuo e con il contesto sociale in cui egli si trova a vivere. Nel corso di una sua ricerca Schachter iniettava adrenalina ad un gruppo di volontari, dei quali una parte veniva informata degli effetti indotti da questa sostanza (per esempio, la palpitazione cardiaca) mentre la rimanente parte non lo era. Successivamente tutti i soggetti venivano esposti a condizioni che inducevano fastidio o divertimento. Quando si procedette a valutare le risposte emozionali dei soggetti, risultò chiaro che il gruppo che era stato allertato sugli effetti che l'adrenalina produceva presentava livelli di stizza o di euforia più bassi. Schachter interpretò i risultati di questo esperimento come una prova che i soggetti che erano stati informati degli effetti dell'iniezione attribuivano il loro stato di attivazione alla sostanza iniettata, mentre gli altri soggetti percepivano il loro stato di attivazione come una risposta emozionale, come se loro stizza o la loro euforia dipendessero dalle condizioni cui erano stati esposti.

Secondo la teoria di James – Lange – Schachter - Damasio l'esperienza delle emozioni è essenzialmente una storia che il cervello crea per spiegare le reazioni del corpo. Questa teoria alla quale Damasio ha dato il nome di ipotesi del marcatore somatico, è seducente in quanto fornisce una spiegazione del fatto che le stesse risposte del sistema nervoso autonomo sono presenti in emozioni diverse.

L'Ipotalamo è una struttura sottocorticale essenziale per la regolazione delle emozioni

Il problema della regolazione della componente periferica fu affrontato per la prima volta nel 1878 dal fisiologo francese Claude Bernard, che mise in evidenza il fatto che l'ambiente interno (milieu interieur) del corpo viene regolato con grande accuratezza in modo tale da venir mantenuto all'interno di una gamma di valori stabile e piuttosto ristretta. Questa costanza dell'ambiente interno viene assicurata da meccanismi omeostatici che limitano la variabilità degli stati somatici. Cannon nel 1929 introdusse il termine omeostasi nel campo della biologia del comportamento e scoprì, insieme a Bard, che i meccanismi neuronali fondamentali per il mantenimento dell'omeostasi sono localizzati a livello dei due sistemi effettori dell'ipotalamo: il sistema nervoso autonomo e il sistema endocrino.

Sebbene l'ipotalamo costituisca meno dell'1% del volume totale del sistema nervoso centrale dell'uomo, esso contiene tuttavia un elevato numero di circuiti neuronali che sono implicati in funzioni vitali modificate dagli stati emozionali, quali il controllo della temperatura, della frequenza cardiaca, della pressione arteriosa e dell'assunzione di acqua e cibo. L'ipotalamo controlla anche l'ipofisi e, per suo tramite, regola il sistema endocrino. Gli scostamenti dei diversi parametri dal livello omeostatico attivano meccanismi ipotalamici che contribuiscono ad eliminare gli squilibri. Questi meccanismi ipotalamici, tuttavia, vengono attivati anche da eventi potenzialmente in grado di minacciare l'esistenza della vita stessa, pur non perturbando alcun meccanismo omeostatico. Di conseguenza, gli stessi meccanismi del sistema nervoso autonomo e di quello endocrino che assicurano il mantenimento dell'omeostasi possono anche alterarla, anche se solo transitoriamente. Per esempio, un rapido aumento della pressione arteriosa può aiutare a correre più velocemente e quest'innalzamento della pressione arteriosa, se non viene mantenuto troppo a lungo, non diventa necessariamente dannoso per la salute.

Poiché un'importante caratteristica di tutte le teorie delle emozioni è il coinvolgimento del sistema nervoso autonomo e del sistema endocrino, occorre esaminarli entrambi, uno alla volta.

Il sistema nervoso autonomo contribuisce all'espressione degli stati emozionali

Le modificazioni fisiologiche che accompagnano gli stati emozionali sono costituite da sudorazione, secchezza della bocca, senso di tensione allo stomaco aumento della frequenza del respiro, battito cardiaco, più frequente e tensione muscolare. La maggior parte di queste manifestazioni è mediata dal sistema nervoso autonomo.

Il sistema nervoso autonomo è principalmente un sistema effettore. Esso è implicato in funzioni, quali il controllo della muscolatura liscia, di quella cardiaca e delle ghiandole esocrine, diverse da quella nella quale è implicato il sistema motorio somatico, vale a dire il controllo della muscolatura scheletrica. I principi che stanno alla base dell'organizzazione anatomica di questi due sistemi sono simili ed entrambi i sistemi agiscono in parallelo per adattare l'organismo alle variazioni ambientali. Ciononostante, esistono differenze importanti fra i due sistemi. La maggior parte dei movimenti generati dal sistema motorio somatico vengono controllati volontariamente, mentre la maggior parte degli adattamenti motori generati dal sistema nervoso autonomo sono di natura riflessa, come risulta anche dall'attributo autonomo con il quale viene designato. Inoltre, gli aggiustamenti del sistema nervoso autonomo, in generale, non accedono a livello di coscienza. Per tale ragione, il sistema nervoso autonomo viene denominato anche sistema motorio involontario, per distinguerlo dal sistema motorio volontario (somatico). Tuttavia, la differenza fra i due sistemi circa la volontarietà del controllo è relativa e non assoluta. Alcuni movimenti somatici e in particolare le risposte riflesse, sono involontari. D'altra parte, certi aggiustamenti motori operati dal sistema nervoso autonomo (per esempio quelli implicati nella regolazione della pressione sanguigna) possono essere eseguiti, previo addestramento, sotto parziale controllo volontario.

Nel sistema nervoso autonomo si distinguono tre sezioni principali: simpatica, parasimpatica ed enterica. In questo capitolo prenderemo in esame solo le prime due sezioni. Cannon ipotizzò che queste due sezioni svolgano funzioni diverse nei processi di regolazione del comportamento emozionale e dell'omeostasi: la sezione simpatica controlla le reazioni di lotta o di fuga mentre quella parasimpatica è responsabile del riposo e dell'assimilazione. Nelle situazioni di emergenza l'organismo si trova a dover far fronte a variazioni improvvise dell'ambiente esterno o intemo, come avviene in caso di lotta, nelle competizioni atletiche, in caso di improvvisi sbalzi di temperatura o per emorragia. Per rispondere rapidamente alle variazioni dell'ambiente esterno l'ipotalamo e il sistema nervoso simpatico provocano un aumento dell'attività simpatica efferente diretta al cuore e ad altri visceri, ai vasi periferici, alle ghiandole sudoripare e ai muscoli piloerettori ed oculari. L'aumento della gittata cardiaca, le variazioni della temperatura corporea, della concentrazione ematica del glucosio e la costrizione della pupilla permettono di rispondere rapidamente a condizioni esterne che potenzialmente possono arrecare danno all'organismo. Al contrario, il sistema parasimpatico assicura il mantenimento della frequenza cardiaca di base, della respirazione e del metabolismo in condizioni normali.

Senza il sistema nervoso simpatico un animale può sopravvivere a condizione che sia messo al coperto, venga riscaldato e non venga sottoposto a stress. Tuttavia, un animale simpaticectomizzato non è in condizione di compiere un lavoro intenso o di badare a se stesso in condizioni di emergenza. Inoltre, non è in grado di mobilizzare il glucosio epatico in risposta alle esigenze dell'organismo e di rispondere all'esposizione al freddo con un'adeguata vasocostrizione e con la piloerezione.

Tuttavia, il sistema nervoso autonomo non entra in attività solo in condizioni di emergenza e per assicurare i processi di recupero. Molte vie simpatiche e parasimpatiche sono tonicamente attive ed agiscono di concerto con il sistema motorio somatico per mantenere un ambiente interno stabile nonostante le variazioni delle condizioni esterne.

L'ipotalamo svolge un ruolo importante nel controllo delle efferenze del sistema nervoso autonomo

Le efferenze del sistema nervoso autonomo vengono influenzate da numerose regioni cerebrali e, in particolare, dalla corteccia cerebrale, dall'amigdala e da alcune suddivisioni della formazione reticolare. La maggior parte di queste regioni agiscono per il tramite dell'ipotalamo. Questa formazione, a sua volta, integra le informazioni che riceve dalle suddette strutture dando origine a risposte coerenti.

L'ipotalamo agisce sul sistema nervoso autonomo modulando in due modi i circuiti riflessi viscerali, che hanno la loro organizzazione di base a livello del tronco dell'encefalo. Innanzitutto, proietta a tre importanti regioni del tronco dell'encefalo e del midollo spinale.

1. L'ipotalamo proietta al nucleo del tratto solitario, che è il più importante nucleo di ricezione delle informazioni sensitive provenienti dai visceri. Questo nucleo, a sua volta, agisce sui nuclei da cui si origina il nervo vago e su altri neuroni parasimpatici del tronco dell'encefalo, controllando così la temperatura corporea, la frequenza cardiaca, la pressione arteriosa e la respirazione.
2. L'ipotalamo proietta a regioni del tronco dell'encefalo, disposte nella parte rostro-ventrale del bulbo, che controllano i neuroni pregangliari che sono importanti per le funzioni svolte dalla sezione simpatica del sistema nervoso autonomo. Come vedremo successivamente, la stimolazione dell'ipotalamo laterale, che è connessa con la parte rostroventrale del bulbo, provoca un'attivazione simpatica generalizzata: piloerezione, aumento della pressione sanguigna e della frequenza cardiaca, sudorazione e dilatazione delle pupille.
3. L'ipotalamo proietta direttamente ai neuroni efferenti del sistema nervoso autonomo a livello del midollo spinale.

Infine, l'ipotalamo agisce sul sistema endocrino, provocando la liberazione di ormoni che influenzano le funzioni del sistema nervoso autonomo.

L'ipotalamo controlla il sistema endocrino

Il controllo del sistema endocrino viene svolto direttamente, con la secrezione di prodotti neuroendocrini nel circolo sistemico da parte dell'ipofisi posteriore, e indirettamente, con la secrezione di ormoni regolatori nel plesso portale locale, attraverso il quale queste sostanze vengono riversate nei vasi sanguigni dell'ipofisi anteriore. Gli ormoni regolatori ipotalamici, che possono essere liberanti o inibenti, controllano la sintesi degli ormoni dell'ipofisi anteriore e la loro liberazione nella circolazione sistemica.

Le nostre attuali conoscenze sulle funzioni endocrine dell'ipotalamo si basano sull'analisi di questi due tipi di controllo fatta da Ernst e Berta Scharrer e da Geoffrey Harris. Gli Scharrer introdussero il concetto di neurosecrezione, vale a dire la nozione che alcuni neuroni funzionano come trasduttori neuroendocrini, che convertono direttamente informazioni nervose di natura elettrica in informazioni ormonali. Harris ravvisò l'importanza del sistema circolatorio che connette l'ipofisi con l'ipotalamo (il cosiddetto sistema portale ipotalamo-ipofisario) e dimostrò che, per il tramite di questo collegamento vascolare indiretto, informazioni ormonali vengono trasportate dall'ipotalamo all'ipofisi. Queste due concezioni costituiscono i fondamenti della moderna neuroendocrinologia.

Ciascun tipo di controllo endocrino, quello diretto e quello indiretto, è mediato da una classe distinta di neuroni neuroendocrini. In entrambe le classi di neuroni i neuroormoni o peptidi precursori vengono sintetizzati nel corpo cellulare ed immagazzinati in vescicole neurosecretorie, che vengono trasportate lungo l'assone fino alle terminazioni assoniche, dove sono conservati e

quindi liberati mediante secrezione quando il neurone viene stimolato. Una parte dei neuroni peptidergici di maggiori dimensioni (magnocellulari) libera nel circolo sistemico, a livello dell'ipofisi posteriore, l'ormone ossitocina, mentre altri neuroni liberano l'ormone vasopressina. I neuroni peptidergici più piccoli (parvicellulari) liberano i loro peptidi nel sistema portale ipofisario. Questi peptidi possono stimolare o inibire la secrezione di ormoni da parte dell'ipofisi anteriore.

La maggior parte degli ormoni dell'ipofisi anteriore vengono controllati indirettamente, per il tramite di connessioni vascolari, da neuroormoni peptidici sintetizzati dai neuroni parvicellulari. Gli ormoni liberanti finora identificati sono l'ormone liberante la tirotropina, l'ormone liberante le gonadotropine, la somatostatina, l'ormone liberante la corticotropina (CRH), detto anche fattore liberante la corticotropina (CRF) e l'ormone liberante l'ormone della crescita (GRH).

La liberazione degli ormoni dell'ipofisi anteriore viene regolata da sostanze che possono avere azione antagonista, stimolanti o inibenti. Per esempio, la liberazione dell'ormone della crescita viene stimolata dall'ormone liberante l'ormone della crescita ed è inibita dalla somatostatina.

Vi sono prove sperimentali che almeno uno degli ormoni inibenti non è un peptide: la liberazione di prolattina viene inibita dalla dopamina. Molti ormoni liberanti agiscono su più di un ormone ipofisario.

La stimolazione dell'ipotalamo provoca una comparsa selettiva delle manifestazioni degli stati emozionali

Nel 1932 Stephen Ranson eseguì una serie di esperimenti di stimolazione di varie regioni dell'ipotalamo di animali anestetizzati, utilizzando metodi stereotassici mediante i quali è possibile posizionare, in modo preciso e riproducibile, elettrodi nelle strutture profonde del sistema nervoso centrale degli animali da esperimento. Con questi esperimenti riuscì ad evocare una serie di reazioni tipiche del sistema nervoso autonomo, come alterazioni della frequenza cardiaca, della pressione arteriosa, della motilità gastrointestinale, della piloerezione e della contrazione della vescica.

Negli anni '40 Walter Hess sviluppò ulteriormente l'approccio di Ranson applicandolo allo studio di animali svegli, non anestetizzati, e osservò che la stimolazione di regioni diverse dell'ipotalamo evocava una sequela di risposte, associate in modo caratteristico, che somigliavano a comportamenti organizzati. Per esempio, nei gatti, la stimolazione elettrica dell'ipotalamo laterale evocava le risposte vegetative e somatiche caratteristiche dell'ira: aumento della pressione arteriosa, erezione dei peli, costrizione pupillare, arcuamento del dorso ed innalzamento della coda.

Queste osservazioni hanno fornito la prima dimostrazione che l'ipotalamo non è soltanto una regione che emette comandi motori destinati al sistema nervoso autonomo, ma è anche, come avevano intuito Cannon e Bard, un centro di coordinazione che integra ingressi diversi in modo tale da permettere all'organismo di dare risposte vegetative e somatiche ben organizzate.

Questa interpretazione è suffragata dagli studi eseguiti con il metodo delle lesioni che indicano come strutture ipotalamiche diverse possano costituire il substrato di un'ampia gamma di stati emozionali.

L'amigdala è la componente del sistema limbico più specificatamente implicata nelle emozioni

Per molti anni, sotto l'influenza delle concezioni di Papez, le componenti emozionali di questa sindrome sono state interpretate come conseguenza della lesione di tutto il sistema limbico. Solo recentemente è apparso chiaro che solo la lesione di una parte del sistema limbico provoca la comparsa della sindrome di Klüver - Bucy ed è proprio questa parte che è implicata nelle emozioni. I deficit visivi associati alla sindrome di Klüver - Bucy sono dovuti principalmente alla lesione delle aree associative visive del lobo temporale.

L'ippocampo, i corpi mammillari e i nuclei talamici anteriori sono più strettamente in rapporto con la memoria cognitiva. La struttura che ha un ruolo fondamentale nella comparsa delle componenti emozionali della sindrome di Klüver - Bucy è l'amigdala. Nell'uomo la stimolazione elettrica dell'amigdala provoca senso di paura e di apprensione. Negli animali da esperimento la lesione dell'amigdala provoca la comparsa di tendenze orali, ipersessualità e docilità. La maggior parte delle influenze che l'amigdala esercita sugli stati emozionali sono mediate dall'ipotalamo e dal sistema nervoso autonomo.

La lesione e la stimolazione elettrica dell'amigdala influenzano molte risposte del sistema nervoso autonomo, i comportamenti emozionali e l'assunzione del cibo. Questi effetti sono simili a quelli che si osservano a seguito della lesione e della stimolazione delle regioni laterali o mediali dell'ipotalamo. Per poter capire il ruolo dell'amigdala occorre prendere in considerazione le strutture di ingresso e di uscita di questa formazione: i nuclei del complesso basolaterale e il nucleo centrale. L'amigdala è costituita da numerosi nuclei che sono reciprocamente interconnessi con l'ipotalamo, la formazione dell'ippocampo, il neocortex e il talamo. I nuclei del complesso basolaterale dell'amigdala ricevono cospicue informazioni di tutte le modalità sensoriali. A sua volta, il nucleo centrale dell'amigdala dà origine a due importanti proiezioni efferenti: la stria terminale e la via amigdalofuga ventrale. La stria terminale innerva l'ipotalamo, il nucleo proprio della stria terminale e il nucleo accumbens. La via amigdalofuga ventrale proietta al tronco dell'encefalo, al nucleo dorso-mediale del talamo e alla parte rostrale del giro del cingolo.

Il complesso basolaterale riceve la maggior parte delle afferenze destinate all'amigdala

Il principale destinatario delle cospicue afferenze sensoriali che raggiungono l'amigdala è il complesso basolaterale (i nuclei basolaterali). Queste afferenze provengono da due fonti:

1. i nuclei sensoriali del talamo
2. le aree sensoriali primarie della corteccia cerebrale.

Per molti tipi di emozioni, e in special modo per la paura, la proiezione talamica all'amigdala è di grande importanza e le informazioni ritrasmesse attraverso questa via raggiungono l'amigdala più rapidamente delle informazioni sensoriali ritrasmesse dalla corteccia. Perciò, queste afferenze talamiche dirette possono mediare le risposte emozionali più elementari, che compaiono dopo brevi latenze, e possono preparare l'amigdala alla ricezione di informazioni più sofisticate sulla rappresentazione cognitiva delle emozioni provenienti dai centri superiori, come la corteccia prefrontale ventromediale. I segnali efferenti dell'amigdala, insieme ai segnali afferenti derivati dall'attività degli effettori del sistema nervoso autonomo, raggiungono strutture corticali generando l'esperienza emozionale cosciente. Ne consegue che le proiezioni dal talamo all'amigdala possono far sì che rappresentazioni sensoriali primitive attivino rapidamente l'amigdala costituendo un fattore importante in situazioni di pericolo.

Numerose prove sperimentali hanno documentato che i segnali afferenti che si accompagnano ad alcuni stati emozionali che dipendono dall'esperienza, e in particolar modo alla paura e all'ansietà, vengono ritrasmessi dal complesso basolaterale. Per esempio, le lesioni del complesso basolaterale aboliscono il condizionamento classico della paura. Nel condizionamento della paura, uno stimolo inizialmente neutro e che non evoca risposte da parte del sistema nervoso autonomo, come un tono musicale, è appaiato ad uno shock elettrico, per esempio applicato ad un piede, che provoca dolore, paura e risposte del sistema nervoso autonomo. Dopo che i due stimoli sono stati presentati accoppiati per parecchie volte, il tono da solo acquista la proprietà di provocare reazioni di paura, quali la cessazione brusca di ogni comportamento o modificazioni della frequenza cardiaca e della pressione arteriosa. Questi tipi di risposte ad uno stimolo che in precedenza era neutro assomigliano alle manifestazioni che accompagnano gli stati d'ansia dell'Uomo.

In questo contesto, è significativo il fatto che nell'amigdala sono state dimostrate modificazioni a lungo termine dell'efficacia sinaptica (potenziamento a lungo termine), a seguito della stimolazione delle vie afferenti che si originano dal talamo e dalla corteccia

Lesioni dell'amigdala o infusioni locali di farmaci ansiolitici bloccano non solo le risposte agli stimoli che inducono paura, apprese con l'esperienza, ma anche le risposte innate. Perciò, l'amigdala non è importante soltanto per le forme di paura apprese con l'esperienza, ma anche per quelle innate, che non dipendono da alcun condizionamento. Infatti, le lesioni dell'amigdala bloccano anche il ricordo degli stimoli sensoriali a contenuto emozionale.

Oltre a avere un ruolo funzionale nelle espressioni della paura o reazioni emozionali negative, l'amigdala media anche le reazioni di piacere o reazioni emozionali appetitive. Perciò, quando uno stimolo neutro discriminabile come un tono musicale viene accoppiato con uno stimolo di rinforzo positivo come il cibo, il tono finisce con l'essere associato sia con gli attributi del cibo che costituiscono una ricompensa (come, per esempio, il suo gusto) che con quelli che invece non sono fonte di ricompensa (come la vista delle pietanze). Le lesioni del complesso basolaterale lasciano inalterate le associazioni fra il tono e gli attributi del cibo che non sono fonte di ricompensa (la semplice visione del cibo), ma aboliscono le associazioni del tono con gli attributi del cibo che rappresentano una ricompensa (il suo gusto). Queste osservazioni sono in accordo con il fatto che nella sindrome di Klüver - Bucy, a seguito della lesione dell'amigdala gli animali tendono di frequente a portare in bocca oggetti non edibili (che non sono fonte di ricompensa).

Infine, l'amigdala è necessaria per il condizionamento dell'individuo all'ambiente (o contesto) in cui si trova a vivere (condizionamento al luogo). La sopravvivenza di un individuo dipende da tutta una serie di comportamenti che massimizzano il contatto con ambienti biologicamente sicuri e minimizzano il contatto con ambienti pericolosi. Il grado di pericolosità di molti di questi ambienti può venir modificato con l'esperienza. Questa modificabilità può essere dimostrata sperimentalmente mediante il condizionamento della preferenza del luogo, attraverso il quale un animale apprende ad aumentare i suoi contatti con gli ambienti nei quali si è imbattuto in stimoli che danno un rinforzo positivo (sexo, cibo, bevande) e a minimizzare i contatti con ambienti nei quali sono presenti stimoli che destano avversione o sono fonte di pericolo. Le preferenze positive per un luogo possono essere condizionate facendo ricorso non solo al cibo o a partner sessuali, ma anche agli effetti di particolari sostanze come quelle stimolanti.

Gli stimoli che costituiscono la fonte principale di ricompensa, da quella più semplice come il cibo alla più complessa come i partner sessuali, sono associati ad altri stimoli che contribuiscono a definire il luogo in cui la ricompensa viene Ottenuta. Di conseguenza, questi stimoli assumono col tempo una valenza positiva e perciò tendono ad aumentare la probabilità che l'animale ricerchi ancora quel luogo, anche quando lo stimolo fonte della ricompensa primaria non è più presente. E' presumibile che gli stimoli presenti in un luogo o nel contesto di una situazione comportamentale acquisiscano una valenza positiva con un meccanismo di condizionamento classico. Sono state fornite numerose prove sperimentali che l'amigdala, e segnatamente il complesso basolaterale, è di fondamentale importanza nel processo che conferisce valore di ricompensa agli stimoli ambientali.

Il nucleo centrale dell'amigdala proietta ad aree corticali implicate nella rappresentazione delle emozioni

Dal complesso basolaterale, che è la regione che riceve le afferenze destinate all'amigdala, le informazioni vengono trasmesse al nucleo centrale, che è la principale zona efferente dell'amigdala. Il nucleo centrale proietta all'ipotalamo laterale e alle regioni del tronco dell'encefalo che regolano le risposte del sistema nervoso autonomo agli stimoli con valenza emozionale.

Inoltre, il nucleo centrale proietta direttamente e indirettamente (attraverso il nucleo proprio della stria terminale) al nucleo paraventricolare dell'ipotalamo, che media le risposte neuroendocrine agli stimoli che inducono paura e stress. Per il tramite di queste connessioni, la stimolazione elettrica del nucleo centrale provoca aumento della frequenza cardiaca, della pressione arteriosa e della frequenza del respiro, al pari di quanto si osserva nel condizionamento della paura. Di converso, la lesione di questo nucleo blocca le risposte del sistema nervoso autonomo che hanno luogo durante il condizionamento della paura.

Il nucleo centrale proietta anche ad aree corticali associative, soprattutto alla corteccia orbitofrontale e al giro del cingolo. Questa proiezione è importante per la percezione cosciente delle emozioni. In particolare, il nucleo centrale svolge un importante ruolo funzionale nella regolazione dello stato di vigilanza e nelle modificazioni della frequenza cardiaca ad esso associate. Le modificazioni dello stato di vigilanza sarebbero mediate dalle proiezioni del nucleo centrale dell'amigdala al nucleo basale.

Le lesioni della corteccia orbitofrontale e della parte anteriore della corteccia del cingolo provocano modificazioni della responsività agli stimoli con valenza emozionale. Se la lesione è circoscritta alla corteccia orbitofrontale, nei primati si osserva una riduzione del normale livello di aggressività e delle risposte emozionali. A volte questi animali non manifestano affatto rabbia e ira quando; nel corso dell'addestramento, non ricevono la ricompensa che si aspettano. Inoltre, la stimolazione elettrica della corteccia orbitofrontale provoca la comparsa di numerose risposte del sistema nervoso autonomo (aumento della pressione arteriosa, dilatazione delle pupille, salivazione e inibizione delle contrazioni gastro-intestinali). Queste osservazioni suggeriscono che quest'area corticale è implicata nella regolazione del livello di vigilanza generale. Infine, le lesioni che comprendono anche la corteccia associativa limbica riducono anche l'intensità del dolore cronico intrattabile. Questo fatto suggerisce che la corteccia limbica media anche questa manifestazione del comportamento emozionale.

Le interazioni fra l'amigdala, l'ipotalamo, il tronco dell'encefalo e il sistema nervoso autonomo, da una parte, e l'amigdala e le corteccie frontale e limbica, dall'altra, determinano la comparsa di esperienze che vengono definite emozionali.

In conclusione, gli stimoli nocivi e quelli piacevoli hanno un duplice effetto. In primo luogo, attivano l'amigdala che, a sua volta, provoca la comparsa di risposte da parte del sistema nervoso autonomo e di quello endocrino. Queste risposte vengono integrate a livello dell'ipotalamo e modificano lo stato interno e in questo modo preparano l'organismo all'attacco, alla fuga, all'esperienza sessuale o ad altri comportamenti adattativi. Queste reazioni interne sono relativamente semplici da eseguire e non richiedono alcun controllo cosciente.

Lecture scelte

Cannon, W. B. 1927. *The James - Lange theory of emotions: A critical examination and an alternative theory*. Am. J. -Psychol. 39:106 - 124.

Cannon, W. B. 1932. *The Wisdom of the Body*. New York: Norton.

Damasio, A. R. 1994. *Descartes' Error. Emotion, Reason and the Human Brain*. New York: Plenum.

Davis, M. 1992. *The role of the amygdala in fear and anxiety*. Annu. Rev. Neurosci. 15:353-375.

Gallagher, M., and Holland, P. C. 1992. *Understanding the function of the central nucleus: Is simple conditioning enough?* In J. Aggleton (ed.), *The Amygdala: Neurobiological Aspects of Emotion, Memory and Mental Dysfunction*. New York: Wiley - Liss, pp. 307-321.

- Guillemin, R. 1978. *Control of adenohipophysial functions by peptides of the central nervous system*. Harvey Lect. 71:71-131.
- Hess, W. R. 1954. *Diencephalon: Autonomic and Extrapiramidal Functions*. New York: Grune & Stratton.
- Hohman, G. W. 1966. *Some effects of spinal cord lesions on experienced emotional feelings*. Psychophysiology 3:143-156.
- LeDoux, j. E. 1992. Brain mechanisms of emotion and emotional learning. Curr. Opin. Neurobiol. 2:191-197.
- LeDoux, j. E. 1994. *Emotion, memory and the brain*. Sci. Am. 270(6):50-57.
- Loewy, A. D., and Spyer, K. M. (eds.) 1990. *Central Regulation of Autonomic Functions*. New York: Oxford University Press.
- Papez, J. W. 1937. *A proposed mechanism of emotion*. Arch. Neurol. Psychiatry 38:725 -743.
- Ranson, S. W. 1934. *The hypothalamus: Its significance for visceral innervation and emotional expression*. Trans. Coll. Physicians Phila. [Ser. 4] 2:222-242.
- Schachter, S. 1964. *The interaction of cognitive and physiological determinants of emotional state*. In L. Berkowitz (ed.), *Advances in Experimental Social Psychology*, Vol. I. New York: Academic Press, pp. 49-80.
- Silverman, A. J., and Zimmerman, E. A. 1983. *Magnocellular neurosecretory system*. Annu. Rev. Neurosci. 6:357~380.
- Swanson, L, W., and Sawchenko, P. E. 1983. *Hypothalamic integration: Organization of the paraventricular and supraoptic nuclei*. Annu. Rev. NeurosciL 6:269-324.