

Darwinismo neuronale.

Analisi di una teoria biologica della mente

Carola Catenacci

Abstract - Edelman's biological theory of brain development, organization and function (the neuronal group selection theory) provides a view of mind that challenges the basic assumptions of many current approaches to cognition, mainly the well-known brain/computer analogy and the related idea that mental processes should be seen as a form of linguistically based information processing. This paper reviews the concepts on which the theory is built up, starting from the author's work in the field of immunology and considering some fundamental implications of his subsequent research in molecular embryology. The application of the concepts derived from these previous inquiries to the study of higher brain functions is examined in detail.

Introduzione alla teoria e cenni sulle sue origini.

La teoria sul funzionamento cerebro/mentale elaborata dal medico e biologo Gerald Maurice Edelman - ovvero la "teoria della selezione dei gruppi di neuroni", d'ora in poi TSGN - è nata da un'ipotesi avanzata verso la metà degli anni Settanta sulla base del lavoro che lo scienziato americano aveva precedentemente svolto nel campo dell'immunologia (Edelman, G.M. [1975]), e per il quale gli era stato conferito, nel 1972, il Premio Nobel per la Fisiologia o la Medicina. Tale ipotesi consisteva nell'estensione del concetto di sistema selettivo, già applicato con successo alla comprensione dei fenomeni immunitari, al contesto delle indagini sul funzionamento del sistema nervoso degli organismi superiori. Si trattava dunque di considerare quest'ultimo come un meccanismo capace, in virtù delle sue caratteristiche morfologiche e funzionali, di "anticipare" le risposte comportamentali in grado di soddisfare i bisogni dell'organismo, di "memorizzare" le risposte che si fossero rivelate adattative, e di "evolvere" tale capacità di risposta - ovvero di svilupparla ed affinarla progressivamente nel corso dell'esistenza individuale (o "tempo somatico") - grazie alla continua interazione con l'ambiente.

Presentata per la prima volta come teoria nel 1978 (Edelman, G.M., Mountcastle, V.B. [1978]), nel contesto costituito dalle attività del Neurosciences Research Program - organizzazione fondata nel 1962 dal biofisico Francis O. Schmitt con lo scopo di coordinare gli sviluppi degli studi sulle funzioni del sistema nervoso centrale, in particolare "funzioni complesse come il comportamento cognitivo cosciente" (Swazey, J.P. [1975]) - la proposta edelmaniana si è in seguito distinta, all'interno del panorama neuroscientifico, come operazione concettuale di ampio respiro. Nella sua formulazione attuale, essa si configura infatti come una ripresa consapevole del programma darwiniano di una spiegazione naturalistica della mente (Gruber, H.E., Barrett, P.H. [1974]), basata sulla saldatura concettuale fra biologia evuzionistica, biologia dello sviluppo, neurobiologia e psicologia dello sviluppo, quest'ultima intesa come indagine sulla formazione ontogenetica delle capacità cognitive.

Origini immunologiche del concetto di sistema selettivo somatico.

Per quanto concerne l'immunologia, l'approccio selettivo - che costituisce a tutt'oggi il

paradigma dominante nell'ambito di questa disciplina - venne sviluppato nel corso degli anni Cinquanta per risolvere alcuni problemi di fondo relativi alla comprensione dei meccanismi soggiacenti al processo di immunizzazione. Già alla fine del secolo scorso, grazie agli esperimenti ed alle elaborazioni teoriche di Elie Metchnikoff e di Paul Ehrlich, il fatto che la reazione di un organismo all'aggressione da parte di un antigene esterno comportasse una modificazione di lunga durata nella composizione del siero, che diveniva così immune, si era infatti chiaramente configurato come un processo di adattamento, il quale sembrava riprodurre, a livello individuale, quella capacità di rispondere in maniera adeguata e flessibile alle esigenze ambientali che caratterizza i fenomeni dell'evoluzione biologica (Corbellini, G. [1990]). Le ipotesi esplicative possibili, pertanto, venivano ad essere due: a) che l'antigene rappresentasse un'"istruzione" per l'organismo, determinando attivamente la formazione di anticorpi specifici che ne diventavano così costitutivi (spiegazione "lamarckiana"); b) che gli anticorpi preesistessero all'incontro con l'antigene, la ricezione del quale avrebbe rappresentato quindi una "selezione" (spiegazione "darwiniana").

Nel nostro secolo, la prima grande teoria di successo relativa alla formazione degli anticorpi fu la teoria istruttiva avanzata dal chimico Linus Carl Pauling nel 1940. Detta anche "teoria dello stampo antigenico", essa sosteneva che l'antigene, presente nell'ambiente di formazione dell'anticorpo, agisse come uno stampo nei confronti di quest'ultimo, determinandone la configurazione stereocomplementare - ovvero la forma tridimensionale, parzialmente complementare alla molecola di antigene, assunta dalle catene di atomi che costituiscono la molecola anticorpale. Implicita in questa teoria era l'idea che gli anticorpi fossero fondamentalmente omogenei prima dell'incontro con l'antigene, e che l'eterogeneità e la specificità rilevate a seguito del processo d'immunizzazione dipendessero esclusivamente dall'azione antigenica (Pauling, L.C. [1940]).

Nonostante la sua semplicità ed eleganza, la teoria dello stampo antigenico trovò tuttavia un'immediata difficoltà nella spiegazione di quell'aspetto fondamentale dell'immunità che è costituito dalla memoria immunologica: il fatto che, una volta acquisita, l'immunità di un organismo nei confronti degli effetti patogeni e tossici scatenati da determinati antigeni si dimostri persistente nel tempo, arrivando a coprire, in alcuni casi, l'intera durata della vita. Il requisito essenziale della teoria di Pauling, ovvero la presenza dell'antigene nel sito di formazione degli anticorpi, fu dimostrato valido solo per le prime ore e giorni successivi all'inoculazione, mentre l'ipotesi aggiuntiva sulla presunta moltiplicazione nell'organismo degli antigeni invasori, tale da reiterare la produzione anticorpale, fu dimostrata erronea nel corso degli anni Cinquanta. La teoria dello stampo antigenico ricevette un colpo definitivo nel 1964, con la dimostrazione che anticorpi di specificità data sottoposti a denaturazione, cioè al ritiro dell'informazione strutturale senza rottura della catena primaria, riacquistavano l'originaria specificità per l'antigene allorché rinaturati in un mezzo fisiologico (Corbellini, G. [1990]).

I concetti fondamentali dell'approccio alternativo - ovvero, dell'approccio selettivo - furono enunciati per la prima volta dall'immunologo danese Niels Kay Jerne nel 1955 (Jerne, N.K. [1955]). Essi consistevano nel postulare: 1) la preesistenza degli anticorpi nella loro forma specifica; 2) la presenza di un meccanismo "depurante" per reprimere la produzione di anticorpi diretti contro autoantigeni; e 3) la presenza di un meccanismo selettivo in grado di promuovere la sintesi degli anticorpi che risultano più adatti ad un antigene particolare. Successivamente perfezionate dal virologo australiano Frank MacFarlane Burnet, Premio Nobel nel 1960 - il quale identificò correttamente l'oggetto della selezione non nella popolazione degli anticorpi, bensì in quella delle cellule che li producono -, queste idee costituiscono la base di quello che sarebbe divenuto in seguito il "dogma centrale" dell'immunologia: la teoria della selezione clonale. Formulata da Burnet nel 1957 e da lui sviluppata ulteriormente nel 1959 (Burnet, F.M. [1959]), questa teoria ipotizzava che, nel corso dell'ontogenesi, le cellule linfoidi venissero programmate per formare, ciascuna, un tipo specifico di anticorpo, e che il riconoscimento dell'antigene da parte di una o più di tali cellule - mediato dall'anticorpo espresso sulla loro superficie in qualità di recettore - funzionasse come segnale per la divisione e la produzione di una discendenza (un "clone" di cellule) in grado di sintetizzare ancora lo stesso tipo di anticorpo.

Ampiamente confermata, fin dai primi esperimenti, in tutte le sue affermazioni principali, la teoria della selezione clonale rendeva conto di molti dei fenomeni biologici che si verificano

nell'immunità. La memoria immunologica, ad esempio, veniva a coincidere con il risultato pratico della selezione clonale, che è quello di creare una modificazione persistente nella composizione delle immunoglobuline (le molecole anticorpali) circolanti nel sangue, un ampio numero delle quali risulta in grado di reagire all'antigene che ha stimolato in origine la riproduzione delle cellule produttrici di anticorpi. Anche il riconoscimento del "sé immunologico", ossia la capacità del sistema immunitario (evidente nel caso del rigetto dei trapianti come in quello della tolleranza acquisita) di discriminare fra componenti propri e componenti estranei, e di "apprendere" tale discriminazione, come aveva dimostrato Peter Medawar (Billingham, R.E., Brent, L., Medawar, P.B. [1953]), nelle prime fasi dell'ontogenesi, trovava una adeguata spiegazione nell'ambito di questa teoria. Dal punto di vista genico-molecolare, analizzato da Joshua Lederberg nel 1959, la selezione clonale implicava infatti che l'anticorpo, prodotto spontaneamente dalla cellula nella sua fase di maturazione, avesse la funzione "di marcare le cellule preadattate a reagire con un dato antigene, sia per sopprimere queste cellule allo scopo di indurre la tolleranza immunitaria..., sia per stimolarle a una massiccia sintesi di anticorpi..." (Lederberg, J. [1959]).

Come Edelman riassume in un saggio pubblicato nel 1974, questa prima formulazione della selezione clonale incontrava tuttavia qualche difficoltà nel dar conto di come la specificità anticorpale fosse generata con una gamma sufficiente (Edelman, G.M. [1974]). In altre parole, si poneva per la comprensione dei fenomeni immunitari quello che può essere considerato un problema tipico dei sistemi selettivi operanti nel tempo somatico (cervello incluso): il problema del modo in cui, a partire da un numero ampio ma finito di elementi (cellule produttrici di anticorpi o cellule nervose), a loro volta codificati da un numero finito e proporzionalmente ristretto di geni, si generi, nel corso della vita dell'organismo cui il sistema appartiene, la possibilità di rispondere in modo altamente specifico ad una immensa gamma di differenti "stimoli" esterni.

Il contributo apportato da Edelman alla soluzione di questo problema in ambito immunologico è stato illustrato dallo scienziato americano mediante un ragionamento che è fondamentale per comprendere i concetti sui quali egli ha poi basato l'estensione dell'approccio selettivo a livello neurobiologico.

La prima considerazione di Edelman fu che, per quanto riguarda ogni dato antigene, il sistema che forma l'anticorpo doveva essere degenere: molti anticorpi diversi dovevano risultare adatti a legare - e dunque a "riconoscere" - quell'antigene più o meno bene. Da un punto di vista non istruttivo, infatti, l'esistenza per ogni antigene di un anticorpo unico, o migliore di tutti gli altri, avrebbe implicato o una corrispondenza di uno a uno fra ogni anticorpo e il suo antigene complementare - una sorta di "armonia prestabilita", che rimanderebbe ad una concezione creazionistica - oppure la selezione specifica, per mezzo dell'antigene complementare, di ciascun anticorpo nel corso dell'evoluzione. Benché sia effettivamente concepibile che la diversificazione degli anticorpi venga sottoposta a pressione selettiva, durante l'evoluzione, da parte di gruppi di sostanze chimiche, il fatto stesso che si possano produrre anticorpi contro antigeni di sintesi artificiale, presumibilmente mai incontrati dall'organismo nel corso della sua storia evolutiva, dimostra l'impossibilità che tale pressione sia stata esercitata nei confronti di ogni recettore cellulare. Secondo l'ipotesi di Edelman, invece, il sistema avrebbe dovuto generare un grande numero di varianti anticorpali, alcune delle quali avrebbero potuto non venir mai selezionate durante la vita di un organismo.

Di fatto, l'identificazione della struttura completa della molecola anticorpale, effettuata da Edelman nel 1969, mostrò come la diversità delle immunoglobuline dipendesse dalla variazione delle sequenze di amminoacidi nelle regioni variabili delle catene leggere e pesanti che costituiscono tali molecole, e dalla possibilità di un assortimento casuale fra diverse catene leggere e pesanti. L'origine genetica di questa variazione poteva essere spiegata assumendo come valida l'ipotesi della "mutazione somatica" avanzata da Lederberg nel 1959, secondo la quale il repertorio anticorpale si costituisce per ricombinazione e mutazione di un numero limitato di geni durante, rispettivamente, il differenziamento delle cellule precorritrici in cellule anticorpo poietiche e la maturazione di quest'ultime nel corso della risposta immunitaria (Lederberg, J. [1959]). Tale ipotesi è stata di fatto ampiamente corroborata dai risultati degli studi genetici sugli anticorpi effettuati a partire dalla seconda metà degli anni Settanta (cfr. Tonegawa, S. [1983]).

Stabilito l'importante principio della degenerazione di quello che Edelman chiamò "tipo

primario" - ovvero il repertorio costituito dal complesso delle differenti molecole anticorpali generate, nel corso della vita dell'organismo, dalle cellule produttrici di anticorpi non ancora amplificate clonalmente - lo scienziato americano considerò il problema dei rimanenti due requisiti richiesti dall'ipotesi selettiva per dar conto della specificità del sistema. La degenerazione del repertorio di partenza implicava infatti che tale specificità fosse, ad un livello iniziale, decisamente minore di quella comunemente riscontrata nella risposta immunitaria degli organismi, e che si verificasse un'estesa reattività incrociata fra anticorpi distinti. Ai fini dell'emergere della specificità nel sistema, dunque, era necessario innanzitutto che esistesse un meccanismo in grado di assicurare ai membri del repertorio ampie possibilità di incontrare ed intrappolare (o riconoscere) gli antigeni. Tale meccanismo venne senz'altro identificato da Edelman nella complessa circolazione dei linfociti e nella cooperazione, individuata e sperimentalmente con fermata nel corso degli anni Sessanta, fra linfociti B (originati nel midollo osseo) e linfociti T (derivati dal timo): questi ultimi svolgono infatti un'indispensabile azione coadiuvante, "presentando" in qualche modo l'antigene alle cellule B, produttrici di anticorpi (Raff, M.C. [1973]). Vale la pena di menzionare il fatto che, a partire dai primi anni Settanta, gli studi sulle interazioni cellulari nel corso della risposta immunitaria si sono focalizzati sulla capacità delle membrane cellulari di sottostare a modificazioni nella loro organizzazione molecolare, modificazioni che svolgono un ruolo determinante per l'attività delle cellule e per le funzioni che da esse dipendono (Raff, M.C. [1976]). Questi studi costituiranno il retroterra delle ricerche successivamente svolte da Edelman sulle modificazioni delle membrane delle cellule nervose, i fondamentali esiti delle quali svolgeranno, come si vedrà in seguito, un ruolo molto importante nell'ambito della TSGN.

Il terzo ed ultimo requisito per spiegare la specificità della risposta immunitaria in termini selettivi venne identificato da Edelman nella capacità, da parte del sistema, di reagire all'incontro anticorpo-antigene con una risposta amplificata. Poiché l'ipotesi della degenerazione del repertorio prima riferita implicava che, date due popolazioni cellulari in grado di legare due differenti antigeni, esistesse anche una sottopopolazione in grado di legare entrambi, Edelman propose di considerare l'esistenza di un secondo fattore - ulteriore rispetto al semplice incontro con l'antigene - in grado di agire come forza selettiva. Sulla scia dei nascenti studi sulle proprietà delle superfici cellulari, egli suggerì infatti che alcuni membri di una sottopopolazione a reattività incrociata potessero trovarsi ad avere maggiori probabilità di essere innescati da uno solo di due o più differenti antigeni in conseguenza di eventi variabili come lo stato di maturazione della cellula o la densità superficiale dell'antigene (che incrementa la capacità di legame). Alcune indagini di tipo quantitativo sulle dinamiche interne delle popolazioni di linfociti indicarono di fatto che, di un certo numero di cellule provenienti da topi non immunizzati, soltanto quelle con recettori dotati di maggiore affinità per un dato antigene venivano stimulate, in conseguenza dell'incontro con quest'ultimo, ad amplificarsi clonalmente, ed il numero delle cellule prodotte sembrava essere proporzionale all'affinità del recettore anticorpale situato sulla cellula stimolata (Rutishauer, U., Millette, C.F., Edelman, G.M. [1972]). Nella misura in cui gli anticorpi di affinità superiore sono anche i più specifici, questo incremento della capacità di legame durante la maturazione della risposta immunitaria dimostrava che l'amplificazione si risolveva anche in un accrescimento della specificità del sistema. Quest'ultima, dunque, appariva come una proprietà dinamica del sistema nel suo insieme, e non solo una qualità statica degli anticorpi in un repertorio degenere; e il sistema poteva essere definito come un "amplificatore" dotato di un filtro per l'affinità che agisce sui suoi input (Edelman, G.M. [1975]).

Il contributo delle ricerche in embriologia molecolare (critica dell'analogia cervello/computer di Von Neumann).

Il tentativo edelmaniano di estendere a livello neurobiologico i principi selettivi - tentativo ipotizzato, a cavallo fra anni Sessanta e Settanta, anche da altri immunologi, quali Niels K. Jerne e Melvin Cohn (Jerne, N.K. [1967]; Cohn, M. [1970]) - ha proceduto, negli anni successivi, di pari passo con le ricerche condotte dallo scienziato americano nel campo della biologia dello sviluppo, o, più precisamente, dell'embriologia molecolare. Brevemente riassunte, tali ricerche hanno portato all'identificazione (dal 1975 in poi) di un ristretto gruppo di molecole della superficie cellulare, le quali - modificando l'organizzazione di questa struttura in rapporto alle condizioni interne ed esterne della cellula (la cosiddetta "informazione posizionale") - appaiono mediare le interazioni fra popolazioni cellulari che

conducono, nel corso della morfogenesi, all'acquisizione della forma propria di ciascun organismo complesso. La scoperta di queste molecole, dette "morforegolatrici", e l'indagine sperimentale del ruolo da esse svolto nella formazione dei tessuti (soprattutto del tessuto cerebrale) hanno consentito ad Edelman di riformulare, sul terreno cellulare e molecolare, l'antica nozione di epigenesi. Ovvero, espressa in termini attuali, l'ipotesi secondo cui l'organizzazione strutturale dell'embrione in fase di crescita (e, successivamente, dell'organismo adulto) sarebbe ampiamente determinata dalle interazioni fra le cellule in fase di moltiplicazione e l'ambiente interno ed esterno dello sviluppo, anziché essere rigidamente e completamente prefigurata a livello dell'informazione genetica contenuta nell'uovo fecondato (come vorrebbe, invece, l'ipotesi "preformista", attualmente sostenuta da molti programmi di ricerca in genetica e biologia molecolare; vedi, ad esempio, il "Progetto Genoma").

L'ipotesi epigenetista viene riformulata da Edelman come "ipotesi dei morforegolatori": l'idea secondo la quale i processi primari dello sviluppo (divisione, adesione, movimento, morte e differenziamento - o specializzazione funzionale - delle cellule embrionali) sarebbero regolati da "modulazioni" locali delle superfici cellulari, cioè da cambiamenti nella quantità, nella distribuzione e/o nella composizione chimica delle molecole della superficie cellulare (le CAM = Cell Adhesion Molecules; le SAM = Substrate Adhesion Molecules; e le CJM = Cell Junctional Molecules). Modificando la capacità di legame fra le cellule (e, dunque, regolando in modo diretto il processo dell'adesione), queste modulazioni influiscono infatti sul corso delle interazioni in atto fra le popolazioni cellulari e, di conseguenza, sul corso degli altri processi morfogenetici cui tali popolazioni sono contemporaneamente soggette. Sia le modulazioni, sia le interazioni da esse mediate sarebbero di natura epigenetica, dovute cioè ad eventi meccanico-chimici determinati dal contesto via via costituito dalle stesse popolazioni cellulari. Un fattore, quest'ultimo, che non può - come sono andati rivelando i dati relativi alle dimensioni del genoma - essere prefigurato nel dettaglio a livello di informazione genetica. Di fatto, il rapporto fra le rispettive dimensioni quantitative del genoma dei diversi organismi e gli elementi e/o eventi che dovrebbero essere specificati o controllati dall'informazione in esso contenuta rappresenta uno dei maggiori problemi che si pongono alle attuali teorie "preformiste" dello sviluppo biologico. L'aspetto essenziale di questo problema è ben illustrato da una metafora usata da Richard Lewontin: "Bisognerebbe immaginare un manuale di istruzioni che dica ad ogni abitante di New York quando svegliarsi, dove andare e cosa fare, ora dopo ora, giorno dopo giorno, per tutta la durata del prossimo secolo. Non c'è abbastanza DNA per fare una cosa del genere." (Lewontin, R.C., [1989]).

Questa ipotesi rappresenta il nucleo attorno al quale si è sviluppata, nel corso degli anni Ottanta, quella che Edelman ha chiamato "topobiologia", ovvero l'indagine del modo in cui, nel corso dell'embriogenesi, la forma animale si definisce mediante meccanismi molecolari di regolazione che, pur dipendendo dall'attività genetica, sono condizionati, nel loro attuarsi, dai contesti locali (o "luoghi") dello sviluppo. L'idea centrale è che la morfogenesi richieda "un anello di regolazione dinamica dipendente dalla sede [o contesto locale] che va dal gene [morforegolatore] al suo prodotto [molecole morforegolatrici], alle cellule, ai tessuti, e poi di nuovo indietro da queste strutture di ordine maggiore al medesimo o a un differente gene" (Edelman, G.M. [1988], p. 133). L'ipotesi dei morforegolatori costituisce una risposta al problema del modo in cui un codice genetico unidimensionale (lineare) può dar luogo ad un animale tridimensionale. La portata esplicativa di tale ipotesi non è tuttavia limitata al solo problema dello sviluppo della forma. Il principale risultato "topobiologico", ovvero la conclusione per cui il rapporto fra geni e morfologia è indiretto, mediato e non lineare, ha infatti delle importanti conseguenze sia su alcuni aspetti del problema dell'evoluzione della forma, sia, soprattutto, sulla questione delle basi morfologiche del comportamento fenotipico.

Ai fini della messa a punto della TSGN, è ovviamente questo secondo ordine di conseguenze a risultare di maggiore importanza. Il quadro dello sviluppo cerebrale offerto dai risultati delle ricerche sulle molecole di adesione costituisce infatti per Edelman la base di partenza per mettere in luce la fondamentale inadeguatezza degli assunti (espliciti ed impliciti) caratteristici degli approcci dominanti alla comprensione del cervello, e per articolare l'alternativa selezionista mediante il contrasto diretto e puntuale con tali assunti.

Il bersaglio generale di questa critica è costituito dall'analogia fra cervello e computer di Von Neumann, inteso come macchina fisica in grado di supportare, grazie ad una predefinita e rigorosa logica interna, un processo di manipolazione di "simboli", o "rappresentazioni

mentali" (information proces sing); processo nel quale consisterebbe la capacità di rispondere in modo adeguato agli stimoli ambientali in ingresso. Va osservato che questa concezione - la cui componente "funzionalista" (il prescindere cioè dalle caratteristiche strutturali dei due sistemi paragonati) ha costituito la base del programma di ricerca dell'intelligenza artificiale (Simon, H.A. [1969]; Gardner, H. [1987]) - condivide con il pensiero fisiologico classico il presupposto fondamentale "lamarckiano" per il quale l'organismo è un sistema di rettamente guidato, nel suo comportamento, dall'"informazione" proveniente dall'ambiente (i "dati" immessi nel computer), la quale agisce come un'"istruzione" nei confronti dei meccanismi utilizzati per la soddisfazione dei bisogni (i programmi e le euristiche implementati nel computer affinché esso possa far fronte ad una gamma più o meno ampia di problemi). Seguendo un'osservazione di Gilberto Corbellini, si può far notare come questa prospettiva "lamarckiana" sia entrata a far parte degli approcci simulativi allo studio del comportamento "intelligente" con la cibernetica degli anni Quaranta, "la quale nasceva come tentativo di generalizzare il concetto di regolazione automatica dell'ambiente interno concepito dai fisiologi agli inizi del secolo" (Corbellini, G. [1991]). La critica di Edelman alla "metafora del computer" - già abbozzata nel 1978 (Edelman, G.M., Mountcastle, V.B. [1978]) - è dunque del tutto coerente con l'abbandono, già effettuato sul terreno dell'immunologia, della prospettiva "istruttivista" che ha caratterizzato le indagini sui processi adattativi individuali (in quanto contrapposti all'adattamento evoluto) almeno fino alla metà di questo secolo.

Come Edelman osserva nella parte finale di *Topobiology*, l'analogia cervello/computer, allorché confrontata con i dati provenienti dalle indagini sullo sviluppo cerebrale e, in generale, dalla neurobiologia, si risolve in una serie di "crisi interpretative" a livello strutturale e funzionale (Edelman, G.M., [1988]). Per quanto riguarda il primo livello, essa implica infatti che l'architettura cerebrale si sviluppi in base a un "programma" ereditato che determina in maniera diretta e completa ogni dettaglio della connettività neurale, agendo dunque allo stesso modo (e con il medesimo risultato) di un operatore umano che stabilisca le connessioni "punto a punto" fra gli elementi dell'hardware di un computer. Questa assunzione implica a sua volta l'ipotesi "preformista" per cui l'informazione contenuta nel DNA sarebbe sufficiente, fra le altre cose, a specificare esattamente numero e posizione di ciascuna delle circa 10^{16} sinapsi del sistema nervoso umano. Quest'idea - sulla quale si sono basate le teorie della "chemioaffinità", ovvero le teorie che prevedono che l'"assemblaggio" del complesso pattern neurale si effettui a mezzo di un'enorme quantità di "marcatori chimici" specifici, singolarmente codificati ed espressi per ciascuna cellula (Sperry, R.W. [1963]; Purves, D. [1988]) - è incompatibile con i dati relativi alle dimensioni del genoma dei mammiferi, nei quali il numero dei geni è stimato sull'ordine dei 10^5 . Essa risulta inoltre scarsamente compatibile con l'estesa variabilità rilevata nel numero delle cellule e, soprattutto, nei pattern delle arborizzazioni assionali e dendritiche di organismi della medesima specie, variabilità dalla quale non vanno esenti nemmeno gli individui isogenici (quali sono, nei mammiferi, i gemelli omozigoti). Sebbene le ricerche sulle differenze individuali nell'anatomia fine del sistema nervoso siano state condotte perlopiù su organismi molto semplici come la *Daphnia Magna* (Macagno, E.R., Lopresti, V., Levinthal, C. [1973]), le estensioni di queste ricerche ad organismi più complessi (come pesci e topi) hanno comunque confermato che queste differenze crescono con l'aumentare della complessità cerebrale (Levinthal, F., Macagno, E., Levinthal, L. [1976]; Oster-Granite, M., Gearhart, J. [1981]; Goldowitz, D., Mullen, R. [1982]). Tali dati appaiono invece perfettamente coerenti con i modelli topobiologici dello sviluppo, all'interno dei quali la produzione somatica di variazioni strutturali non si presenta come "rumore" (noise), "disturbo" o "errore" rispetto ad un progetto precostituito, bensì piuttosto come l'esito obbligatorio della componente epigenetica degli eventi di interazione cellulare che regolano e rendono possibile lo sviluppo dell'embrione. Tali eventi, essendo a loro volta il risultato di precedenti stati o eventi locali caratterizzati da un ampio margine di stocasticità, sono perlopiù irreversibili (ovvero "storici") e tali da contrassegnare in modo unico ciascun cervello individuale.

Per quanto riguarda il livello funzionale, pertinente alla fisiologia e alla psicologia, la "metafora del computer" ribadisce la necessaria presenza nel sistema nervoso di "programmi" (ereditati od "acquisiti") in grado di codificare ed elaborare l'"informazione" esterna, ovvero di determinare le modalità di risposta dell'organismo di fronte a tutte le possibili situazioni ambientali in cui esso potrà imbattersi (l'equivalente del software di cui viene dotato un computer per svolgere ogni singola e determinata prestazione). Questa assunzione si scontra

con due ordini di evidenze sperimentali. Il primo riguarda le continue fluttuazioni dei confini fra le diverse "mappe" funzionali osservate nei cervelli di animali adulti, le quali si verificano in dipendenza degli input ambientali disponibili. Le evidenze maggiori di tali fluttuazioni sono quelle che provengono dalle ricerche condotte dal neurofisiologo Michael Merzenich e dai suoi collaboratori sulla corteccia sensoriale somatica delle scimmie. Queste ricerche hanno infatti stabilito che le mappe corrispondenti alle diverse aree della superficie di ricezione - come, ad esempio, le superfici glabra e dorsale e le diverse dita della mano - sottostanno ad una continua riorganizzazione funzionale (relativa, cioè, alle capacità di risposta dei neuroni dai quali esse sono costituite), la quale dipende dalle condizioni sotto cui la ricezione avviene o è perturbata. Così, la recisione del nervo cutaneo, l'amputazione di alcune dita o la prolungata stimolazione di regioni locali della pelle provocano spostamenti di alcune centinaia di micrometri dei confini fra le immagini corticali delle diverse aree della superficie, e l'emergenza di rappresentazioni completamente nuove (Merzenich, M.M. et al. [1983]; Kaas, J.H. et al. [1983]; Jenkins, W.M., et al. [1984]). Bisogna tenere presente, a questo riguardo, che se i "modelli" o "rappresentazioni" interne di un computer possono essere cambiate modificando il software, le mappe funzionali del sistema nervoso sono invece, in primo luogo, mappe anatomiche, e l'anatomia del cervello adulto (la sua "geometria") è un dato che viene modificato soltanto dalla progressiva morte dei neuroni (ma vedi Purves, D. [1988] per una parziale revisione di questa opinione). Quest'ultima - che, nell'ottica del cervello come macchina strutturalmente predefinita, sarebbe esclusivamente fonte di un calo nella qualità delle prestazioni del sistema, a stento compensato dal suo grado di ridondanza - non rappresenta certo una base sufficiente per dar conto dell'adattamento individuale.

Il secondo ordine di evidenze proviene invece dalle ricerche di psicologia sperimentale sui processi di categorizzazione e generalizzazione. Queste mostrano, ad esempio, come un animale sia in grado di identificare "oggetti" estranei alla sua esperienza e, eventualmente, all'"esperienza filogenetica" della specie cui appartiene - quali sono, ad esempio, i pesci per dei piccioni che sono stati allevati in cattività - a seguito di un numero piuttosto esiguo di confronti con essi, e come tale base sia sufficiente per estendere questo "riconoscimento" ad un'ampia quantità di "oggetti" simili (ma fisicamente differenti) in una grande varietà di contesti. Edelman si riferisce agli esperimenti sui piccioni condotti - nel segno di una revisione della concezione empirista delle "categorie naturali" implicita nell'epistemologia comportamentista - dagli psicologi Richard Herrnstein (al quale si deve l'idea dei pesci) e John Cerella della Harvard University. Le evidenze prodotte da queste ricerche sembrano smentire in maniera diretta tanto l'assunzione di "programmi preformati", quanto quella, genuinamente "lamarckiana", secondo cui le modalità della risposta comportamentale verrebbero dettate dagli stessi "dati" ambientali. La prima non si accorda infatti con le prestazioni rilevate nelle ricerche menzionate, e inoltre, presa come spiegazione di tutta la gamma dei comportamenti animali, o sarebbe incongruente rispetto all'accettazione della teoria darwiniana dell'evoluzione (in quanto implicherebbe la fondamentale assenza di cambiamenti o novità nell'ambiente in cui una specie si è evoluta), o comporterebbe una drastica limitazione delle capacità di adattamento alla novità. La seconda assunzione, invece, non trova riscontro nell'indipendenza dalla somiglianza fisica che caratterizza la generalizzazione, né nell'esigua quantità di esperienze sulla quale essa si basa.

Queste "crisi interpretative" vengono di fatto superate sostituendo all'impostazione "istruittivista" il concetto per cui il cervello è un sistema selettivo operante nel tempo somatico. La variazione epigenetica generata nella struttura fine del sistema dai vincoli "topobiologici" operanti nel corso dello sviluppo costituisce infatti il punto di partenza per riqualificare la teoria avanzata nel 1978 come un'applicazione del pensiero popolazionale (il concetto fondamentale della biologia evoluzionista darwiniana) al funzionamento dei cervelli individuali, cioè al livello di quella che Ernst Mayr ha definito come "biologia funzionale". Mayr ha infatti distinto "due biologie", evoluzionista e funzionale, in base ai loro rispettivi obiettivi di indagine (le "cause ultime" per la prima, quelle "prossime" per la seconda), e alle differenze che ne conseguono sul piano dei principi e dei metodi da esse applicati. La biologia funzionale, che si muove nella tradizione della fisiologia, e sotto la cui etichetta si possono collocare le neuroscienze, ha sempre operato in base a metodi e concetti affini a quelli dalle scienze matematiche e fisiche. Essa è stata dunque caratterizzata da una "logica essenzialistica" (o platonica) che suddivide i fenomeni in classi o "tipi" statici i cui membricomponenti sono

considerati, per ogni fine pratico, come identici fra loro. Il concetto del carattere unico di ciascun individuo del mondo organico, nel quale le classi sono in realtà popolazioni costituite da membri che non sono mai identici fra loro e dove la variazione non è l'eccezione, ma la legge - concetto che, come si sa, ha segnato la nascita stessa della teoria darwiniana dell'evoluzione -, le è rimasto perciò fondamentalmente estraneo.

Secondo tale prospettiva popolazionale, le basi per il comportamento adattativo (attività cognitiva inclusa) sono date dalla formazione, nel corso dello sviluppo del sistema nervoso, di repertori di varianti strutturali (le popolazioni di gruppi di neuroni costitutive delle diverse "mappe" e sentieri cerebrali), la cui morfologia, e relative capacità di risposta, sono determinate da processi selettivi che si verificano in maniera ampiamente indipendente rispetto all'interazione con gli stimoli ambientali esterni. Questi repertori primari di varianti "casuali" e degeneri (capaci cioè di svolgere la stessa funzione più o meno bene) costituiscono infatti la base per il secondo processo di selezione (e di "competizione") che ha luogo nel corso dell'esperienza nell'ambiente, e che consiste nell'amplificazione, a mezzo della modificazione dell'efficacia sinaptica e senza cambiamenti sostanziali nell'architettura della rete nervosa, delle risposte di quei gruppi e circuiti nervosi che conducono a comportamenti in grado di soddisfare i bisogni dell'organismo. Lo sviluppo del cervello è, secondo questa prospettiva, un processo che prosegue epigeneticamente per tutta la durata della vita, nel senso che il sistema nervoso "evolve" somaticamente per far fronte in modo adattativo alla novità che si produce nell'ambiente. Tanto maggiore è la variazione che si produce e che viene amplificata nel sistema, tanto più flessibile e ricca sarà la capacità di risposta di quest'ultimo alle mutevoli "sfide" poste dall'ambiente.

E' in questo senso, dunque, che la "topobiologia" fornisce un apporto determinante alla teoria selettiva del cervello. Essa mette infatti in luce il dato fondamentale per cui le caratteristiche intrinseche della morfologia cerebrale stabiliscono le condizioni essenziali alle quali è vincolata la dimensione funzionale e comportamentale di tale morfologia. Condizioni che, secondo Edelman, sono tali da giustificare la denominazione di "darwinismo neuronale" utilizzata dallo scienziato americano per riferirsi, a partire dalla metà degli anni Ottanta (Edelman, G.M. [1985]), all'impresa di definizione dei meccanismi della selezione somatica ed alla loro applicazione alla spiegazione delle principali funzioni adattative degli organismi superiori.

Definizione della teoria della selezione dei gruppi neuronali e dei meccanismi da essa ipotizzati per dar conto delle funzioni cognitive.

La TSGN - così come viene formulata nella "trilogia" costituita da Neural Darwinism (Edelman, G.M. [1987]), Topobiology (Edelman, G.M. [1988]) e The Remembered Present (Edelman, G.M. [1989]), alla quale si è recentemente aggiunto il volume Bright Air, Brilliant Fire. On the Matter of the Mind (Edelman, G.M. [1992]) - si presenta dunque come una teoria selettiva somatica. Fatte le debite differenze per quanto riguarda le rispettive scale temporali ed i meccanismi implicati in ciascun caso, le teorie della selezione somatica (cioè la teoria della selezione clonale in immunologia e la TSGN proposta da Edelman in neurobiologia) condividono con la teoria darwiniana della selezione naturale tre requisiti fondamentali. Il primo riguarda la presenza iniziale, nei sistemi considerati, di repertori di varianti, la cui fonte di variazione è causalmente indipendente dai successivi eventi di selezione ed i cui membri sono in grado di rispondere in maniera differenziata agli aspetti rilevanti dell'ambiente. Il secondo è la possibilità, per tali membri individuali, di entrare facilmente ed estesamente in contatto con tutta la grande varietà dell'ambiente (il quale cambia a sua volta per vie indipendenti), di modo sia possibile la selezione delle varianti più adeguate. Il terzo requisito, infine, è l'esistenza di uno o più meccanismi che consentano l'amplificazione differenziale e la conservazione, almeno parziale, dei contributi relativi di quei membri che sono stati favoriti nelle loro interazioni con l'ambiente.

Di per sé questi tre requisiti consentono di spiegare il verificarsi dell'adattamento evolutivo e l'insorgere di nuove caratteristiche morfologiche e funzionali senza dover ricorrere all'argomento del progetto preordinato (o creazione by design); la loro trasposizione a livello somatico permette invece di dare conto degli adattamenti individuali evitando tanto l'ipotesi "platonica" per cui si può apprendere solo ciò di cui si possiede già il "concetto", quanto l'assunzione lamarckiana per cui l'organismo viene direttamente modificato (o "istruito") dall'esterno.

La TSGN consta di tre affermazioni principali:

1) L'esistenza di una selezione nello sviluppo : durante la formazione del cervello nell'embrione ha luogo una prima selezione fra cellule nervose, e loro prolungamenti, in competizione fra di loro; ciò determina il pattern di connettività anatomica e risulta nella formazione di un repertorio primario degenero di gruppi di neuroni strutturalmente varianti, costituiti da colle zioni di centinaia e/o migliaia di neuroni fortemente interconnessi fra loro le quali agiscono come unità funzionali, e corrispondono alle "minicolonne" individuate dagli studi di microregistrazione dell'attività corticale effettuati, in primo luogo, da Vernon B. Mountcastle (Edelman, G.M., Mountcastle, V.B. [1978]). La degenerazione si distingue dalla semplice ridondanza - ovvero dal concetto, derivato dalla teoria dell'informazione, al quale aveva fatto riferimento Mountcastle a proposito delle unità colonnari - in quanto implica la presenza, fondamentale ai fini di una selezione, di elementi isofunzionali che non sono al tempo stesso isomorfici. Questo primo livello di selezione è l'esito di meccanismi "topobiologici" che regolano - in base ai contesti nei quali si vengono progressivamente a trovare le singole cellule - gli eventi della morfogenesi cerebrale, e che dipendono nel loro attuarsi dall'espressione e dall'attività delle molecole morforegolatrici - le CAM (molecole di adesione cellulare) e le SAM (molecole di adesione del sostrato). Data la natura ampiamente epigenetica (e dunque relativamente stocastica) degli eventi selettivi regolati da queste molecole, la differenziazione prodotta al termine dello sviluppo dell'embrione è tale da rendere improbabile l'esistenza di due individui con un'identica connettività neurale fine nelle loro corrispettive regioni cerebrali.

2) L'esistenza di una selezione esperienziale : un secondo processo selettivo investe, nel corso dell'esperienza postnatale dell'organismo nel suo ambiente, le preesistenti popolazioni di gruppi di neuroni (il suddetto repertorio primario). Questo processo conduce, attraverso la modificazione differenziale dell'efficacia sinaptica delle connessioni all'interno e fra i gruppi di neuroni, e senza mutamento alcuno del pattern di connettività anatomica già stabilitosi, alla formazione di un repertorio secondario, il quale risulta costituito da quelle combinazioni interconnesse di gruppi la cui attività è correlata con il comportamento adattativo. Tali combinazioni di gruppi hanno dunque maggiori probabilità di essere nuovamente attivate, e di determinare, in questo modo, il futuro comportamento dell'organismo. Poiché le esperienze comportamentali di ciascun individuo sono uniche, questo secondo meccanismo epigenetico amplifica, a livello funzionale, le differenze individuali già determinate a livello morfologico dall'unicità dei processi dello sviluppo.

3) L'esistenza di un "mapping rientrante ": i gruppi del repertorio secondario sono perlopiù disposti in "mappe" neuronali reciprocamente e specificamente connesse fra di loro, con gli apparati sensomotori periferici e con i circuiti subcorticali che registrano le attività di regolazione interna (omeostatiche) dell'organismo. Una segnalazione "rientrante" fra queste parti del sistema - cioè uno scambio parallelo e reciproco dei rispettivi segnali di output - costituisce il mezzo per correlare le risposte fornite dalle mappe alle diverse caratteristiche e/o dimensioni degli stimoli in entrata, e per connettere tali risposte e le loro conseguenze comportamentali con la soddisfazione (o meno) dei bisogni primari. Il "rientro" assicura dunque, in primo luogo, la coerenza dell'intero sistema rispetto allo stato contingente sia di sé stesso, sia dello stimolo trattato, garantendo la continuità spazio-temporale nelle risposte del sistema all'ambiente e fornendo una misura del loro valore adattativo nei confronti dei bisogni dell'organismo. In secondo luogo, il rientro, in quanto integra i risultati non precostituiti dell'attività di parti differenti del sistema (in questo caso, delle diverse mappe e sottomappe), costituisce il principale meccanismo "costruttivo" di cui quest'ultimo è dotato. Va notato, infine, che proprio per questo motivo esso differisce dal semplice feedback, o "retroazione negativa", meccanismo che si limita ad usare l'"informazione" precedentemente elaborata ai fini del controllo e della correzione della risposta.

L'obiettivo principale della TSGN è il problema della percezione, definita come il processo mediante il quale un organismo dotato di più modalità di ricezione sensoriale arriva a discriminare "oggetti" ed "eventi" distinguendo li da uno sfondo (background) di stimoli che non si presenta preorganizzato in tale forma. Edelman assume infatti come valida la prospettiva offerta dalla fisica moderna, cioè "dalla teoria quantistica dei campi, dalla teoria della relatività e dalla meccanica statistica", le quali forniscono "un insieme di correlazioni formali delle proprietà della materia e dell'energia", ma non contengono "una teoria della

scena fenomenica", e non implicano che, a livellomacrosopico, gli "oggetti" preesistano come tali rispetto all'esperienza dell'individuo percepiente (Edelman, G.M. [1989], trad. it., p. 40 e 286). Dal punto di vista di un organismo neonato di qualsiasi specie, argomenta dunque Edelman, il mondo si presenta come un luogo "non etichettato" (unlabeled), in cui "Il numero di potenziali partizioni in "oggetti" ed "eventi" (...) è enorme, se non infinito" (Edelman, G.M. [1987], p. 3). Ogni tipo di sistema nervoso, sia esso molto semplice oppure riccamente strutturato, ha dovuto evolversi in modo tale da poter generare, a livello fenotipico, un comportamento individuale che risulti adattativo all'interno della nicchia ecologica di ogni data specie. Un tale comportamento richiede una iniziale "categorizzazione" degli aspetti salienti dell'ambiente, sulla base della quale si svilupperanno la memoria, le capacità di apprendimento e, nel caso dell'uomo, anche le funzioni mentali più complesse.

In assenza di un assetto predefinito delle "cose" e di valori assoluti ad esse corrispondenti, la categorizzazione percettiva viene effettuata in base ai fattori che sono da un lato significativi e dall'altro disponibili per i diversi organismi percepienti. Da questo punto di vista, l'esistenza di alcune "categorie naturali", fissate in certe specie nel corso dell'evoluzione in nicchie ecologiche relativamente stabili, non rappresenta altro, secondo Edelman, che l'eccezione che conferma la regola. Proprio perché il suo valore è essenzialmente adattativo, la categorizzazione non è, inoltre, necessariamente "veritiera", nel senso che i suoi risultati possono non coincidere con le descrizioni fornite dalla fisica. Di fatto, la capacità di categorizzare implica quella di "generalizzare", cioè di trattare come equivalenti stimoli fisicamente differenti. L'esempio classico dell'indipendenza della generalizzazione dalla prossimità degli stimoli lungo le dimensioni fisiche è fornito dal carattere "arbitrario" e brusco, rispetto al continuum delle lunghezze d'onda, delle transizioni percettive fra le diverse categorie del colore. Ciò significa, ad esempio, che gli esseri umani, come anche gli organismi di altre specie, sono portati a generalizzare fra gli estremi opposti dello spettro visibile. Come ricorda Herrnstein, "le onde lunghe del rosso cupo assomigliano percettivamente alle onde corte del violetto intenso più di quanto ciascuna di esse assomigli alle onde medie del giallo" (Herrnstein, R.J. [1982]).

A supporto di questa visione che potremmo definire "anti-oggettivistica" e "relativistica" dei processi di categorizzazione percettiva (cfr. le analoghe conclusioni raggiunte, in sede di linguistica e semantica cognitiva, da Lakoff, G. [1987] e Johnson, M. [1987]), Edelman cita l'ampia quantità di dati osservativi e di analisi concettuali provenienti dalle ricerche di psicologia sperimentale, i quali puntano tutti nella direzione di una revisione della definizione "classica" (cioè logica e "realista") di categoria.

I risultati degli esperimenti condotti su soggetti umani - provenienti per la maggior parte dalle ricerche di Eleanor Rosch e dei suoi collaboratori, successivamente estese ed integrate, nel corso degli anni '70 e '80, dagli studi di molti altri ricercatori (vedi Lakoff, G. [1987]) - hanno mostrato infatti che l'appartenenza di qualcosa ad una "classe", anziché essere definita in termini di caratteristiche "singolarmente necessarie e congiuntamente sufficienti", sembra venire stabilita piuttosto in base all'uso di "prototipi", e/o di scelte probabilistiche fra possibili raggruppamenti di tratti disgiuntivi che ricordano le wittgensteiniane "rassomiglianze di famiglia" (cfr. Smith, E.E., Medin, D.L. [1981]).

A riprova dello scarso ruolo svolto a livello percettivo da una presunta organizzazione logica a priori del pensiero e della realtà, nonché della continuità di darwiniana memoria fra i processi mentali delle diverse specie, Edelman cita i risultati delle ricerche condotte su soggetti privi o non ancora dotati delle capacità linguistiche e razionali esibite dagli umani adulti, e cioè degli esperimenti effettuati con animali e con neonati della nostra specie. Gli esperimenti di condizionamento operante condotti da Cerella e Herrnstein sui piccioni hanno dimostrato infatti, come si è già accennato, che questi animali sono in grado di identificare un amplissimo numero di differenti membri di una "classe" (per esempio, le foglie di tutti i generi di quercia), e di distinguerli da membri, fisicamente molto simili, appartenenti ad altre "classi" (le foglie di altri generi di albero), sulla base di pochissimi incontri "ricompensati" con un solo tipo di esempi (le foglie di *Quercus alba*). Questi esperimenti, inoltre, hanno dato il medesimo risultato allorché ripetuti utilizzando, al posto delle foglie, immagini di figure femminili, di acqua e anche di pesci, ovvero di "oggetti" estranei tanto all'esperienza individuale dei piccioni (allevati in capannoni chiusi da ricercatori di sesso maschile), quanto, con tutta probabilità, all'esperienza evolutiva della loro specie. Per quanto riguarda i processi di categorizzazione

nei piccoli umani, una serie di esperimenti condotti da Elizabeth Spelke e dai suoi collaboratori ha suggerito che i bambini di quattro mesi non identifichino gli "oggetti" in base alle caratteristiche della forma né, in questo caso, all'uniformità visiva della sostanza, quanto piuttosto utilizzando il criterio (indipendente rispetto alle suddette variabili) del movimento relativo: essi tratterebbero dunque come un unico "oggetto" tutto ciò che appare muoversi insieme (Kellman, P.J., Spelke E. [1983]). Un'analoga capacità di segmentare adattativamente il continuum fisico è stata dimostrata, relativamente alla modalità uditiva, nei neonati di quattro giorni, i quali appaiono in grado di categorizzare aspetti essenziali del parlato quali, ad esempio, le differenze fra i fonemi della lingua cui sono esposti (Eimas, P.D., Miller, J.L., Jusczyk, P.W. [1987]). Poiché risultati simili, se non identici, sono stati ottenuti anche con deicincillà opportunamente addestrati su campioni del parlato inglese (Kuhl, P.K., Miller, J.D. [1975]), e poiché la categorizzazione viene effettuata, dai neonati, anche a partire da stimoli acustici di tipo non linguistico (Jusczyk, P.W., Pisoni, D.B., Reed, M.A., Fernald, A., Myers, M. [1983]), questi dati, sottolinea Edelman, depongono a favore dell'ipotesi che funzioni di ordine superiore come il linguaggio umano si sviluppino sulla base di - e grazie a - capacità di categorizzazione percettiva che le precedono nell'ontogenesi e che sono condivise da altre specie animali. Tali dati invece, secondo Edelman, non implicherebbero, nonostante l'opposto parere di alcuni dei ricercatori che li hanno originariamente prodotti, l'esistenza di meccanismi cerebrali "speciali" per l'elaborazione dell'"informazione" linguistica, sottostanti all'attivazione di quelli che Eimas, P.D. et al. [1987] definiscono "prototipi innati".

Assumendo tale stato delle cose, il problema neurobiologico fondamentale diviene quello di individuare quali caratteristiche del sistema nervoso, ovvero quali proprietà dell'organizzazione strutturale e funzionale delle reti di neuroni e delle loro sinapsi, permettono all'organismo di effettuare la categorizzazione e la generalizzazione adattative, e di sviluppare, su tale base, la costruzione di funzioni cognitive di ordine superiore quali la memoria, l'apprendimento e la coscienza (quest'ultima oggetto della cosiddetta "TSGN estesa"). Il programma di ricerca di Edelman consiste quindi nella dimostrazione del fatto che le tre affermazioni fondamentali della TSGN costituiscano una risposta adeguata alla soluzione di questi problemi. La realizzazione di tale programma include la messa a punto di una serie di modelli computazionali delle ipotesi in cui si articola la teoria e, in particolare, degli "automi" della cosiddetta "serie Darwin" (il cui ultimo rappresentante è "Darwin IV"). A differenza di quanto avviene negli approcci tradizionali dell'intelligenza artificiale, ed in analogia con quelli che sono gli orientamenti dichiarati dei recenti approcci connessionistici (cfr. Parisi, D. [1989]), sono solo i principi di funzionamento del cervello previsti dalla teoria a venire simulati in questi modelli, e non è contemplata alcuna corrispondenza fra l'organizzazione funzionale dello strumento usato e quella del cervello.

Categorizzazione percettiva.

La ricezione degli stimoli ambientali (un processo di per sé già altamente selettivo, dato l'alto grado di specificità dei recettori sensoriali) genera una prima "rappresentazione" nelle cosiddette aree riceventi primarie (visiva, uditiva, etc.): le proprietà multidimensionali dello stimolo vengono "mappate" sulla superficie bidimensionale della corteccia. Con ciò stesso, alcune proprietà fisiche dell'ambiente sono tradotte in proprietà neuronali di determinate regioni del cervello. Sebbene ogni singola mappa funzionale così costituita conservi le relazioni di continuità dell'"oggetto-stimolo", non è necessario che essa sia isomorfa all'intera collezione delle caratteristiche - rilevabili dal punto di vista fisico - di quest'ultimo. Poiché più regioni del sistema nervoso, e della corteccia in particolare, sono impegnate nella risposta alle varie caratteristiche e/o dimensioni dello stimolo ed in ulteriori processi di elaborazione (che avvengono nelle cosiddette aree secondarie), è necessario che il sistema mantenga un punto di riferimento alle proprietà di continuità dello stimolo, e che sia inoltre in grado di correlare dal punto di vista spazio-temporale i processi che hanno luogo nelle diverse regioni. La TSGN assume "che ogni categorizzazione non banale debba sorgere attraverso l'operazione di almeno due canali separati che portino segnali alle mappe... Ogni canale (per esempio una modalità o submodalità sensoriale) preleva campioni in modo indipendente in un particolare ambito di stimoli." (Edelman, G.M. [1989], trad. it., p. 72). L'organizzazione neuronale minima in grado di effettuare la categorizzazione percettiva è dunque, secondo la TSGN, la "coppia di classificazione", costituita da almeno due mappe i cui repertori di gruppi

neuronal sono collegati in modo reciproco da connessioni rientranti. Nell'esempio favorito di Edelman - che, fra l'altro, si trova incorporato negli automi "Darwin" -, si tratta di una mappa del sistema visivo che riceve il suo input da neuroni che agiscono come rivelatori di caratteri individuali (ad esempio, angoli diversamente orientati) e di una mappa sensoriale sulla quale proiettano neuroni che rispondono a lievi stimoli tattili, e che funzionano come correlatori di caratteri (ad esempio, rilevando il contorno di un oggetto mediante il movimento di un dito). Incontri ripetuti con uno stimolo condurranno alla selezione, entro ciascuna mappa, di particolari configurazioni di gruppi di neuroni: le connessioni entro e fra i gruppi che si troveranno a rispondere meglio a quel particolare stimolo saranno rafforzate, ottenendo un alto grado di attivazione ed acquistando così maggiori probabilità di essere riattivate in successivi incontri. Nelle simulazioni di Edelman, le regole di amplificazione sinaptica sono variazioni della cosiddetta "regola di Hebb" (Hebb, D.O. [1949]), le quali tengono conto sia della crescita che della diminuzione dell'efficacia sinaptica, nonché di alcune caratteristiche "non hebbiane" derivanti dal modello popolazionale e di cui si è trovata evidenza nei neuroni di alcuni sistemi nervosi animali: ad esempio, l'influenza di input eterosinaptici sul potenziale postsinaptico prodotto in una data sinapsi dagli input successivi (cambiamenti a breve termine), ed una modificazione dell'efficacia presinaptica, relativa al cambiamento nella quantità di neurotrasmettitori rilasciati da un certo neurone a tutte le sue sinapsi (cambiamenti a lungo termine che riguardano l'intero neurone) (Finkel, L.F., Edelman, G.M. [1985]). Poiché i repertori neuronal delle due mappe sono connessi in modo rientrante, l'attivazione simultanea di gruppi di neuroni in ciascuna di esse in presenza di uno stesso oggetto-stimolo ha l'effetto: 1) di correlare le risposte date a ogni campione disgiunto dai diversi canali (integrazione), e 2) di rafforzare le connessioni fra le configurazioni selezionate, in modo che particolari configurazioni nella mappa 1 risulteranno associate a particolari configurazioni nella mappa 2. Queste associazioni costituiscono la base della generalizzazione, la quale può verificarsi, in presenza di un oggetto mai incontrato prima dall'organismo percipiente, "attraverso risposte a combinazioni di caratteri locali o a correlazioni di caratteri risultanti dagli effetti di precedenti campionature disgiuntive provenienti da oggetti simili" (Edelman, G.M. [1989], trad. it., p. 73). Ciò si accorderebbe con il carattere prototipico e/o probabilistico della categorizzazione quale è stato rilevato dagli psicologi (Smith, E.E., Medin, D.L. [1981]), e spiegherebbe la rapidità e la precisione delle generalizzazioni riscontrate, ad esempio, dagli psicologi del comportamento animale (Cerella, J. [1979]; Herrnstein, R.J., De Viliers, P.A. [1980]; Staddon, J.E.R. [1983]). Le mappe rientranti di una coppia di classificazione possono essere a loro volta connesse in modo rientrante con reti di ordine superiore, preposte ad un'ulteriore elaborazione dello stimolo o all'integrazione con le operazioni di ulteriori regioni del sistema nervoso: ad esempio, l'integrazione di risposte visive e tattili con risposte cinestetiche al fine di determinare un'azione motoria; per non parlare delle connessioni con le regioni subcorticali responsabili e dell'"ordinamento" temporale delle risposte, e dei "valori" di categorie e di azioni (vedi più oltre nel testo). Di fatto, Edelman ricorda che "la coppia di classificazione è un caso limite" (meglio dire: un esempio schematico), e che il sistema nervoso andrebbe visto come costituito da "n-uple di classificazione". Il rientro con le mappe delle aree primarie assicura la coerenza e la continuità delle risposte dell'intero sistema rispetto allo stimolo contingente.

Memoria ed ordinamento temporale.

Secondo la TSGN, quindi, la categorizzazione percettiva per opera della selezione di gruppi neuronal si verifica grazie ad una molteplicità di interazioni fra mappe locali che è la conseguenza dall'attività sensomotoria dell'organismo nel suo ambiente. La base fisiologica completa necessaria per la categorizzazione include, dunque, quello che Edelman definisce "mapping globale": un sistema distribuito di interazioni dinamiche via rientro fra campionatura sensoriale, mappe locali delle aree riceventi primarie, mappe delle aree secondarie, mappe delle aree motorie, aree subcorticali non dotate di mappe, azione effettiva nell'ambiente e relative alterazioni della campionatura sensoriale col movimento (Edelman, G.M. [1989], trad. it., p. 79). Gli eventi neurali "selettivi e correlativi" sottostanti a tale "mapping globale" costituiscono, per Edelman, una memoria procedurale, che è la diretta conseguenza dei mutamenti a lungo termine nell'efficacia delle sinapsi più frequentemente attivate. Tale memoria va intesa come una costante attività di ricategorizzazione delle risposte agli stimoli prodotte dai circuiti rientranti del cervello, attività dovuta alla presenza attuale di stimoli che,

per l'organismo, risultano in qualche modo analoghi a quelli precedentemente incontrati. In questo senso, non esistono "magazzini" o "centri" della memoria, concepite come archivi di attributi fissi che devono essere richiamati mediante apposite e distinte operazioni, ma i ricordi vengono ricreati e trasformati dall'apporto della situazione attuale ogni volta che un gruppo di stimoli correnti riattiva circuiti di risposta già selezionati, in quanto rispondenti ai bisogni adattativi dell'organismo.

Ciò non significa che la TSGN implichi un vero e proprio "olismo", nel senso dell'"equipotenzialità" delle parti di ciascuna area funzionale ai fini del mantenimento e dell'attivazione di una traccia mnestica (Lashley, K. [1950]). Ciascuna configurazione di gruppi e di connessioni neurali corrispondente ad una risposta categoriale coinvolge pur sempre un numero limitato - benché distribuito - di sentieri cerebrali (cfr. le analoghe conclusioni sulla rappresentazione di singoli eventi in Squire, L.R., Oliverio, A. [1991]). Tuttavia, la natura intrinsecamente degenere delle reti di neuroni, il numero crescente delle associazioni che si stabiliscono nel corso dell'esperienza e la forte dipendenza di questo tipo di memoria dal contesto fanno sé che il richiamo di una particolare risposta categoriale possa non avvenire nella medesima forma in cui tale risposta è occorsa in precedenza. "Il richiamo, sotto l'influenza di contesti continuamente mutevoli, modifica la struttura e la dinamica delle popolazioni neurali che furono implicate nella categorizzazione originaria... Un tale richiamo può dare origine ad una risposta simile ad una risposta data in precedenza (un "ricordo"), ma in generale la risposta è modificata o arricchita dai mutamenti in corso." (Edelman, G.M. [1989], trad. it., p. 138-9). Questo è il motivo per cui la ricategorizzazione è definita "trasformativa", piuttosto che "replicativa".

La memoria intesa come riattivazione di precedenti risposte categoriali, ovvero come facoltà procedurale, implica comunque, secondo la TSGN, la presenza di componenti nel sistema che siano in grado di "mediare gli ordinamenti successivi di movimenti o di ricordi di eventi, vuoi in sequenze a breve termine, vuoi in modelli a lungo termine." (Edelman, G.M. [1989], trad. it., p. 141). Data la natura altamente parallela del funzionamento e della struttura corticali, Edelman ritiene molto improbabile che una tale connessione sequenziale possa formarsi immediatamente a livello delle mappe locali impegnate nel "mapping globale". "Quella che sembra richiedersi è una struttura neurale [subcorticale] collegata in modo sequenziale ai vari componenti corticali... Se, una volta occorsa una categorizzazione percettiva iniziale attivata da oggetti ed eventi nel mondo reale, l'operazione di varie coppie di classificazione potesse essere connessa in un ordine sequenziale e se la loro connessione potesse essere mantenuta per un certo tempo dal mutamento sinaptico, diventerebbe realizzabile una forma di memoria categoriale a breve termine." (Edelman, G.M. [1989], trad. it., p. 143). Sulla base delle indicazioni fornite dagli studi sui fenomeni di memorizzazione e apprendimento condotti in vari ambiti neuroscientifici negli ultimi quarant'anni (vedi Churchland, P.S., Sejnowsky, T.J. [1992], pp. 243-305), Edelman suggerisce che tale funzione possa essere svolta dall'ippocampo, struttura mesencefalica del lobo temporale la cui architettura regolare e altamente ripetitiva, ampiamente connessa con le aree corticali e con il sistema limbico, potrebbe farne un centro di scansione in tempo reale degli eventi di categorizzazione percettiva, svolgendo un ruolo simile a quello del cervelletto nella modulazione degli eventi motori. Il vantaggio di una memoria a breve termine così definita sarebbe dunque quello di evitare che le categorizzazioni si susseguano in modo sordo in tempi molto brevi, e di consentire "una ricca ricategorizzazione, al variare dei segnali e al trascorrere di tempi di durata maggiore di quella del decadere di attività neuronali immediate" (Edelman, G.M. [1989], trad. it., p. 144). La memoria a lungo termine, invece, deve dipendere, secondo Edelman, da un meccanismo diverso, che non vincoli il richiamo ad alcuna successione obbligatoria nel collegamento delle risposte neuronali. L'ipotesi di Edelman è che "in conseguenza di una quantità sufficiente di attività rientrante dall'ippocampo alla corteccia cerebrale, nella corteccia si verificano mutamenti sinaptici secondari che mettono in relazione fra loro alcuni degli stessi gruppi neuronali che erano implicati in una data memoria a breve termine." (ibid.). Tali mutamenti "non connetterebbero in modo sequenziale l'attività di tali gruppi" (ibid.), limitandosi a correlare quest'ultima a caratteristiche del complesso di eventi che promosse l'attività originaria.

Oltre all'ippocampo, Edelman identifica come "organi della successione" anche il su menzionato cervelletto ed i cosiddetti gangli basali (un insieme di nuclei subcorticali connessi

con la corteccia, con regioni appartenenti ai "sistemi edonici" e con regioni implicate nel controllo dello stato di attivazione; comprende il nucleo caudato, il putamen e la substantia nigra). Il cervelletto contribuirebbe, assieme alla corteccia motoria, alla classificazione delle cosiddette "sinergie", ovvero classi di schemi di movimento, le quali richiedono il coordinamento temporale, regolare ed anticipativo, di più componenti sensomotori. I gangli basali, come suggeriscono le loro connessioni con le aree motorie, premotorie e prefrontali, potrebbero essere implicati nella pianificazione di successioni di programmi motori. Come si è detto, sia l'ippocampo che i gangli basali appaiono collegati a centri che mediano "valori" adattivi interni e stati edonici (quali il sistema limbico e il complesso dell'amigdala), il che rende probabile che le loro funzioni siano influenzate da "stati motivazionali".

Apprendimento.

I collegamenti rientranti (diretti e/o mediati dagli "organi della successione") fra le aree della corteccia impegnate nelle attività di categorizzazione e le porzioni subcorticali del cervello che controllano i comportamenti volti al soddisfacimento di bisogni primari (quali la ricerca del cibo, l'accoppiamento e la difesa) sono fondamentali, nell'ambito della TSGN, per la spiegazione dell'apprendimento. Quest'ultimo viene infatti definito come una forma di cambiamento acquisito, che collega il comportamento presente con quello passato in modo tale che le conseguenze positive o negative degli eventi abbiano un significato adattativo. Rifacendosi all'analisi effettuata dallo psicologo J.E.R. Staddon (Staddon, J.E.R. [1983]), Edelman osserva come tanto il condizionamento classico, di tipo pavloviano, quanto l'apprendimento vero e proprio (i.e. non forzato), siano relativi ad un contesto, che è costituito dallo stato interno dell'animale al momento dell'apparizione di certi oggetti od eventi nel mondo. L'animale agisce "come se" portasse avanti un'inferenza, o predizione, sulla base di un insieme di "rappresentazioni" interne, le quali hanno un valore di aspettativa (la connessione, entro il "mapping globale", fra i risultati delle attività categoriali ed i "valori" iscritti nelle regioni sopraelencate). L'apprendimento vero e proprio ha luogo solo in presenza di un elemento di novità, sorpresa o violazione delle aspettative, il quale comporta una discrepanza tra l'ordinamento spazio-temporale degli oggetti ed eventi reali e lo stato interno corrente ("valore" incluso) dell'animale. Ciò porta ad una modificazione, attraverso l'alterazione sinaptica, delle connessioni fra le diverse regioni coinvolte nel "mapping globale" ed i sistemi subcorticali di valori fissati evolutivamente. Ciò significa che nuove risposte categoriali e, in generale, comportamentali possono venire connesse alla soddisfazione di determinati bisogni adattativi. Sebbene i valori siano principalmente "autodeterminati" (cioè "dati da vincoli evolutivistici ed etologici connessi al fenotipo"), Edelman ritiene tuttavia che alcuni fra gli elementi neurali e le sinapsi che determinano tali vincoli possano essere modificabili, e che dunque anche il valore possa venire alterato in qualche misura dall'esperienza (cfr. Edelman, G.M. [1989], trad. it., p.190). Bisogna notare, per concludere, che sebbene la capacità di effettuare la categorizzazione percettiva costituisca, nel modello di Edelman, un prerequisito necessario perché si verifichi l'apprendimento (i.e. la base neurale per effettuare la categorizzazione deve essere presente perché possa verificarsi apprendimento), è quest'ultimo in realtà a rendere la categorizzazione una funzione che permette all'animale di adattarsi al proprio ambiente. È proprio l'inclusione dei "valori" nell'attività categoriale a far sé che tale attività possa (e, nel caso degli organismi complessi, debba) evolvere nel corso dell'esperienza.

Coscienza.

Sulla base dei concetti fin qui introdotti, Edelman ha sviluppato l'ipotesi - presentata nel 1989 come TSGN "estesa", ma già abbozzata nel 1978 - secondo cui la consapevolezza delle proprie percezioni ed azioni, e, in ultimo, del proprio stesso stato di coscienza, dipende da un processo di comparazione fra la "storia" delle passate categorizzazioni adattative (iscritta nelle risposte delle reti di neuroni) e la categorizzazione degli stimoli in ingresso, i quali diventano significativi e "presenti" per l'organismo solo dopo il loro essersi inseriti, modificandolo, nel sistema di riferimento e di attribuzione di significati costituito dalla memoria individuale.

La coscienza viene identificata con il risultato dell'interazione fra le operazioni di due tipi di organizzazione nervosa. La prima, chiamata da Edelman "sistema del sé" o dei "valori" biologicamente intesi, è la più antica dal punto di vista evolutivo, ed è costituita dall'insieme

dei circuiti sub corticali (tronco encefalico e strutture limbiche) che in qualche modo categorizzano gli "stati interni" (input interocettivo) relativi alla soddisfazione dei bisogni primari. La seconda coincide con l'attività di quella parte del cervello, detta talamo-corticale, impegnata principalmente nella categorizzazione degli stimoli provenienti dall'ambiente (propriocezione inclusa), e che Edelman chiama "sistema del non-sé". Quest'ultimo, evolutivamente più recente, risulta progressivamente più sviluppato nelle specie superiori. Dalla comunione rientrante fra questi due sistemi avrebbe origine una forma particolare di memoria corticale, dotata della funzione di riflettere lo stato corrente del rapporto generale fra le categorie prodotte ed il loro successo adattativo, ovvero di ricategorizzare continuamente gli "accoppiamenti" fra risposte comportamentali e soddisfazione dei bisogni. La base neurale di tale memoria categoria-valore potrebbe essere data, secondo Edelman, da un sentiero che coinvolge da un lato una o più strutture subcorticali quali l'ippocampo, il setto o il giro del cingolo (tutti possibili candidati per l'"accoppiamento" fra i due sistemi categorici), dall'altro una o probabilmente più aree della corteccia (temporale, parietale e soprattutto, come Edelman sottolinea, frontale e prefrontale), nelle quali potrebbe avvenire la ricategorizzazione di questi "accoppiamenti".

È sempre il rientro, data l'esistenza e il funzionamento di tutte le strutture neuronali menzionate, a costituire l'elemento sufficiente perché si dia, mediante la segnalazione reciproca fra questo sistema di memoria categoria-valore e le aree corticali impegnate nella categorizzazione percettiva, e prima che tale categorizzazione corrente modifichi la memoria stessa, quel fenomeno di "consapevolezza percettiva", o di "presente ricordato", che per Edelman è la "coscienza primaria". Questa consisterebbe dunque in un primo livello di consapevolezza, la cui funzione adattativa sarebbe quella di permettere all'animale di assegnare alla molteplicità di stimolazioni simultanee alle quali è continuamente sottoposto un'importanza relativa alle sue esigenze di sopravvivenza. "Fenomenicamente, questa funzione apparirebbe come... un'"immagine mentale". Nel cervello non ci sono, ovviamente, alcuna immagine o abbozzo reali (quand'anche ci limitassimo a considerare il solo input visivo)." (Edelman, G.M. [1989], trad. it., pp. 190-1). L'immagine cosciente è creata dall'interazione rientrante tra il suddetto sistema di memoria e le categorizzazioni percettive in corso, alle quali le precedenti categorizzazioni di sé e non-sé vengono continuamente riferite.

Per quanto riguarda la "coscienza di ordine superiore" - la "consapevolezza diretta" dei propri stati mentali -, questa implica il possesso di un modello temporale del "sé" e del mondo il cui sviluppo è legato a quello del linguaggio simbolico (i.e. umano), o, almeno, a quello di una capacità di categorizzazione e concatenazione concettuale quale sembrano mostrare anche i primati non umani. Gli elementi strutturali sufficienti allo sviluppo di questo tipo di consapevolezza secondaria sarebbero dati dall'ampliamento evolutivo delle aree frontali, parietali e temporali utilizzate dal sistema di memoria, e dalla comparsa nella filogenesi umana di aree specializzate per l'uso del linguaggio, i meccanismi di funzionamento delle quali, tuttavia, non differirebbero da quelli vigenti nelle altre regioni cerebrali. Ancora una volta sarebbero le "connessioni rientranti" fra queste strutture nervose, evolutivamente più recenti, a permettere l'infinita varietà di concettualizzazioni e simbolizzazioni linguistiche che caratterizza il pensiero umano.

Concetti, o ricategorizzazione concettuale

Edelman condivide con larga parte degli psicologi del comportamento animale e delle età evolutive l'idea che i concetti non siano necessariamente legati all'uso del linguaggio, nel senso che ci sono buone ragioni per ritenere che anche animali privi di capacità linguistiche paragonabili a quelle umane (come, ad esempio, gli scimpanzé) sviluppino concetti, e che i concetti si formino (tanto sul piano dell'evoluzione, quanto su quello dello sviluppo individuale) prima del linguaggio (Weiskrantz, L. (ed.) [1988]). Essi vanno intesi dunque in senso: a) funzionalmente indipendente e separato dal linguaggio, e b) prelinguistico, quali generalissime "categorie ontologiche", che si basano, ad un livello fondamentale, su schemi astratti costruiti in modo in termodale a partire dalle posizioni assunte dal corpo nella sua interazione con l'ambiente esterno (i cosiddetti "schemi d'immagine", o *image schemata*): "oggetto", "movimento", "barriera", "contenitore", etc. (Edelman, G.M. [1989], trad. it., p. 174; cfr. Johnson M., 1987). I concetti "prendono l'avvio dai materiali forniti dall'apparato percettivo" (*ibid.*) e dipendono, nella loro formazione, dalle modalità specifiche del

funzionamento cerebrale (dal punto di vista della TSGN, dalla capacità di categorizzare e ricategorizzare). In questo senso, "non sono convenzionali o arbitrari" (essendo anch'essi basati su "valori"), né "sono legati a una comunità linguistica" (ibid.). Per quanto riguarda il loro ordinamento sequenziale, Edelman propone il termine "presin tassi": una forma di memoria (che potrebbe essere intesa nel senso di vincolo sulla ricategorizzazione) nella quale, ad esempio, "la risposta al concetto di un oggetto deve sempre precedere (o seguire) la risposta a un concetto di un' azione " (Edelman, G.M. [1989], trad. it., p. 182). La formazione e l'ordinamento dei concetti così intesi implicherebbero dunque: 1) la categorizzazione di attività cerebrali (" mapping globali") da parte del cervello stesso (ricategorizzazione concettuale); 2) la connessione rientrante fra aree temporali, parietali e frontali a loro volta connesse con gli "organi della successione" (cervelletto, ippocampo e gangli della base), come nel caso della memoria categoria-valore.

Linguaggio

Edelman ritiene che tanto l'evoluzione, quanto l'acquisizione del linguaggio - inteso come funzione adattativa - dipendano dalla precedente evoluzione (o sviluppo) di aree cerebrali per i concetti. Egli abbozza quindi le linee generali di una teoria "epigenetica" del linguaggio che si definisce per contrasto con la "linguistica cartesiana", ovvero con la grammatica universale di Noam Chomsky "incorporata sotto forma di un insieme di regole in un modulo cerebrale il cui funzionamento è geneticamente determinato" (Edelman, G.M. [1989], trad. it., p. 212). La proposta di tale teoria poggia su quattro premesse interconnesse: 1) una base necessaria ma non sufficiente per la semantica esiste già nelle aree del cervello che hanno attinenza con la formazione di concetti (lobi frontale, parietale e temporale); 2) le aree di Broca e di Wernicke - che sono adattamenti evolutivi unici al linguaggio, conseguenti all'assunzione della stazione eretta e ai relativi cambiamenti nella base del cranio, che a loro volta permisero la modificazione del tratto sopralaringeo e delle corde vocali e, dunque, lo sviluppo di aree associate regionali corticali - non sono di per sé sufficienti alla realizzazione di un linguaggio significativo; inoltre, la base per i meccanismi fonologici e sintattici si trova già nell'apparato corticale preesistente allo sviluppo evolutivo di tali aree, connesso alla categorizzazione di " mapping globali" e alla presintassi; 3) tali aree sono legate all'emergere di una fonologia sufficiente perché parole e frasi diventino "simboli" per concetti, rendendo possibile lo sviluppo di una sintassi vera e propria; 4) dato in un individuo un lessico sufficientemente sviluppato, l'apparato concettuale può trattare ricorsivamente e classificare le varie produzioni del linguaggio (fonemi, parole, frasi) come "entità" da categorizzare e ricombinare senza alcuna necessità di un ulteriore riferimento alle loro origini iniziali o alle loro basi nella percezione, nell'apprendimento o nella trasmissione sociale.

Edelman ritiene che tale abbozzo di teoria condivida alcuni assunti di fondo con la grammatica funzionale lessicale formulata da Joan Bresnan (Bresnan, J. (ed.) [1982]) e con l'idea di un bootstrapping semantico sviluppata, fra gli altri, da Steven Pinker (ibid., pp. 655-726). Tale idea potrebbe spiegare le sequenze sintattiche in modo generativo, senza dover assumere un gran numero di regole preesistenti. Edelman ritiene che l'assunto di un modulo cerebrale specifico con "regole" innate contenenti costrizioni geneticamente imposte sul linguaggio appaia altamente improbabile, perché: 1) il modulo dovrebbe specificare regole di trasformazione estese e complicate; e 2) tale insieme di regole dovrebbe essere rappresentato in modo ordinato e completo in regioni cerebrali che sono già capaci di condurre alla formazione di concetti. L'idea delle regole innate andrebbe sostituita con quella di costrizioni o vincoli innati, i quali consentirebbero di spiegare in termini selezionistici l'emergenza epigenetica di regole appropriate. "In assenza di tali costrizioni, nessun sistema epigenetico potrebbe funzionare" (Edelman, G.M. [1989], trad. it., p. 225). Va notata la parziale convergenza fra questa proposta di Edelman e le conclusioni raggiunte in ambito neurolinguistico da Antonio Damasio e Hanna Damasio (Damasio, A.R., Damasio H. [1992]), secondo i quali il linguaggio sembrerebbe richiedere la cooperazione di tre sistemi neurali: un primo sistema che categorizza preesistenti rappresentazioni o concetti prelinguistici, un secondo che rappresenta i fonemi, le combinazioni fonemiche e le regole sintattiche per la combinazione delle parole e la costruzione delle frasi, ed un terzo che svolge una funzione di mediazione fra i primi due, collegando la produzione di concetti a quella di parole o frasi e viceversa; tale mediazione sembrerebbe avvenire nelle regioni temporali e frontali sinistre.

Appendice: selezione versus "elezione" (confronto con il modello selettivo proposto da Jean-Pierre Changeux).

Con l'espressione "selezione nello sviluppo", Edelman si riferisce all'insieme dinamico degli eventi morfogenetici regolati dalle molecole di adesione, e, in particolare, al movimento delle cellule, alla "competizione" fra i loro processi assonali e dendritici in fase di estensione, e alla morte delle cellule che non riescono a stabilire o a mantenere le appropriate connessioni con le aree "bersaglio". Fenomeni il cui effetto complessivo è quello di selezionare certe connessioni (e dunque certe configurazioni strutturali) a scapito di altre, e che dipendono tutti, secondo la "topobiologia", da condizioni e segnali locali interni all'ambiente dello sviluppo. Il "primo livello di selezione" postulato dalla teoria edelmaniana del cervello differisce dunque dal meccanismo di "stabilizzazione selettiva delle sinapsi" proposto dal neurobiologo Jean-Pierre Changeux per dar conto del ruolo dell'epigenesi nel passaggio dalla "semplicità" del genoma alla complessità e alla variabilità cerebrali (Changeux, J.-P., Courrege, P., Danchin, A. [1973]; Changeux, J.-P. [1983]).

Secondo l'ipotesi del neurobiologo francese, la messa a punto finale della rete nervosa dell'adulto risulterebbe infatti da un processo di eliminazione selettiva delle sinapsi in soprannumero che si formano a seguito dell'ultima divisione dei neuroni (uno stadio interpretato in termini di "ridondanza transitoria", anziché di degenerazione). Questo processo sarebbe guidato in maniera "retrograda" (cioè dai segnali di ritorno della cellula postsinaptica) dapprima dall'attività spontanea della rete in fase di sviluppo, ma poi, in proporzioni determinanti, dall'attività nervosa evocata dall'interazione del neonato col suo ambiente. L'esperienza, dunque, "seleziona [a livello strutturale] combinazioni di connessioni che la precedono, senza che sia richiesta alcuna sintesi indotta di molecole o di strutture nuove" (Changeux, J.-P. [1983], trad. it., p. 267). Questa ipotesi condiziona in senso nettamente empirista (per cui gli oggetti esterni si "imprimono" lockeanamente sui "sensi") l'approccio selezionista e materialista di Changeux alla "biologia dello spirito" (Changeux, J.-P. [1983], trad. it., p. 159 e p. 8), distinguendolo in modo essenziale dalla teoria edelmaniana del funzionamento cerebrale, con la quale esso condivide peraltro alcuni assunti di fondo. Secondo Changeux, in fatti, la stabilizzazione selettiva delle sinapsi - ovvero l'effetto selettivo dell'interazione con l'ambiente sull'architettura cerebrale - svolgerebbe un ruolo determinante nel passaggio dal "percepto primario" (inteso come risposta dei neuroni delle aree primarie e secondarie al presentarsi di un oggetto esterno) all'"immagine mentale", cioè al costituirsi di un "oggetto di memoria", il quale precorre a sua volta la formazione del "concetto", o categoria. In questo modo, le categorie di base (o "prototipi") verrebbero in un certo senso "scolpite" nella struttura della rete neuronale a seguito dell'esperienza, la quale "sfronderebbe" (ovvero semplificherebbe riducendo la loro componente sensoriale) i percepti primari ottenuti "in presa diretta" con gli oggetti. In questo quadro, la modificazione dell'efficacia delle sinapsi, l'entrata in relazione di distinte "assemblee neuronali" ed il loro "confronto" mediante "rientri" - cioè i processi che, nella teoria edelmaniana, intervengono fin dal livello della formazione delle categorie percettive - svolgono un ruolo determinante soltanto al livello dell'"assemblaggio" o "concatenamento" di "oggetti mentali" già costituiti, dando luogo per via "combinatoria" ed associativa alla costruzione di concetti nuovi ed astratti, al pensiero e alla coscienza (Changeux, J.-P. [1983], trad. it., pp. 155-160, 164-166 e 186-187). Le categorie di base prodotte dal meccanismo della stabilizzazione selettiva delle sinapsi vengono dunque a costituire una sistema di riferimento per l'azione che sembrerebbe caratterizzato da un limite nelle capacità di identificazione di oggetti ed eventi e nella loro flessibilità, ed al quale mancano i mezzi necessari per produrre risposte adeguate a situazioni ambientali che si presentino come novità assolute: una base sufficientemente ampia di variazioni ancora disponibili ed un meccanismo di amplificazione differenziale che, agendo fin dai primi livelli della "costruzione" di categorie, consenta la formazione di configurazioni nuove a partire dalle variazioni via via selezionate. Dal punto di vista del concetto di selezione somatica, il modello proposto da Changeux appare dunque incompleto, basato sui due soli requisiti della produzione di varianti (peraltro concepite come transitorie) e della selezione (concepita come rimozione delle varianti inadeguate) (Changeux, J.-P. [1989]).

Riprendendo una distinzione introdotta dal genetista Joshua Lederberg a proposito delle teorie immunologiche, e già utilizzata nel medesimo ambito da Gilberto Corbellini (Corbellini, G. [1990], pp. 25 e 168-169), si potrebbe concludere che la teoria di Changeux sul primo livello

di formazione degli "oggetti mentali" - riassunta nella frase "apprendere è eliminare" (Changeux, J.-P. [1983], trad. it., p. 287) - non è tanto una teoria selettiva, quanto una teoria "elettiva". Le teorie elettive, infatti, prevedono che la risposta del sistema venga attivata da uno stimolo esterno, il quale non introduce (come sarebbe per una teoria istruttiva) gli elementi necessari per tale risposta, ma effettua una "scelta generalizzata" nei confronti degli elementi ad esso preesistenti (cioè, nel caso del cervello, le reti di neuroni). A differenza delle teorie selettive, le teorie elettive non implicano tuttavia alcun processo di amplificazione differenziale degli elementi e delle risposte scelte dallo stimolo, cioè il processo "darwiniano" - assolutamente centrale nella teoria edelmaniana - mediante il quale un sistema biologico "evolve" per affrontare adattativamente le variazioni e le novità che si producono tanto a livello ambientale, quanto a livello delle sue esigenze interne.

Riferimenti bibliografici

Billingham, R.E., Brent, L., Medawar, P.B. [1953], "Actively Acquired Tolerance of Foreign Cells", *Nature*, 172, pp. 603-6.

Bresnan, J. (ed.) [1982], *The Mental Representation of Grammatical relations*, Cambridge, Mass.: The MIT Press.

Burnet, F.M. [1959], *The Clonal Selection Theory of Acquired Immunity*, Nashville, Cambridge: Vanderbilt University Press, Cambridge University Press.

Cerella, J. [1979], "Visual Classes and Natural Categories in the Pigeon", *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 5, pp.68-77.

Changeux, J.-P., Courrege, P., Danchin, A. [1973], "A theory of the epigenesis of neural networks by selective stabilization of synapses", *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 70, pp. 2974-78.

Changeux, J.-P. [1983], *L'homme neuronal*, Paris: Librairie Arthème Fayard; trad. it. cit. *L'uomo neuronale*, Milano: Feltrinelli, 1986.

Changeux, J.-P. [1989], "Neuronal models of cognitive functions", *Cognition*, 33, pp. 63-109.

Churchland, P.S., Sejnowsky, T.J. [1992], *The Computational Brain*, Cambridge, Mass., and London, England: The MIT Press.

Cohn, M. [1970], "Anticipatory Mechanisms of Individuals", in Wolstenholme, G.E.W., Knight, J. (a cura di), *Control Processes in Multicellular Organisms*. A Ciba Foundation Symposium, London: J. & A. Churchill Ltd., pp. 255-97.

Corbellini, G. (a cura di) [1990], *L'evoluzione del pensiero immunologico*, Torino: Bollati Boringhieri.

Corbellini, G. [1991], "Gerald Edelman, il Darwin della coscienza", *la Rivista dei Libri*, Anno 1, 7, pp. 19-24.

Damasio, A.R., Damasio H. [1992], "Cervello e linguaggio", *Le Scienze. Mente e cervello*, 291, pp. 64-72.

Edelman, G. M. [1974], "The problem of molecular recognition by a selective system", in Ayala, F.J., Dobzhansky, T., (eds.), *Studies in the philosophy of biology*, London: Macmillan, pp. 45-56; trad. it. "Il problema del riconoscimento molecolare in un sistema selettivo", in Corbellini, G. [1990], pp.225-40.

Edelman, G.M. [1975], "Molecular Recognition in the Immune and Nervous Systems", in F. G. Worden, J. P. Swazey, G. Adelman (eds.), *The Neurosciences: Paths of Discovery* ("Proceedings of a symposium held at the Massachusetts Institute of Technology, Oct. 29-30, 1973), Cambridge, Mass.: MIT Press, pp.65-74.

Edelman, G.M., Mountcastle, V.B. [1978], *The Mindful Brain. Cortical Organization and the Group-Selective Theory of Higher Brain Function*, Cambridge, Mass., London, England: The MIT Press.

Edelman, G.M. [1985], "Neural Darwinism: Population Thinking and Higher Brain Function", in Shafto, M. (ed.), *How We Know*, San Francisco: Harper & Row, pp. 1-30.

Edelman, G.M. [1987], *Neural Darwinism. The Theory of Neuronal Group Selection*, New York: Basic Books; trad. it. in corso di pubblicazione presso Einaudi.

Edelman, G.M. [1988], *Topobiology. An Introduction to Molecular Embryology*, New York: Basic Books; trad. it. *Topobiologia. Introduzione all'embriologia molecolare*, Torino: Bollati Boringhieri, 1993.

Edelman, G.M. [1989], *The Remembered Present. A Biological Theory of Consciousness*, New York: Basic Books; trad. it. cit. *Il presente ricordato. Una teoria biologica della coscienza*, Milano: Rizzoli, 1991.

Edelman, G.M. [1992], *Bright Air, Brilliant Fire: On the Matter of the Mind*, New York: Basic Books; trad. it. *Sulla materia della mente*, Milano: Adelphi, 1993.

Eimas, P.D., Miller, J.L., Jusczyk, P.W. [1987], "On infant speech perception and the acquisition of language", in Harnad, S. (ed.), *Categorical Perception. The Groundwork of Cognition*, Cambridge: Cambridge University Press.

Finkel, L.F., Edelman, G.M. [1985], "Interaction of synaptic modification rules within population of neurons", 82, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, pp.1291-95.

Gardner, H. [1987], *The Mind's New Science. A History of the Cognitive Revolution*, New York: Basic Books; trad. it. *La nuova scienza della mente. Storia della rivoluzione cognitiva*, Milano: Feltrinelli, 1988.

Gruber, H.E., Barrett, P.H. [1974], *Darwin on Man. A Psychological Study of Scientific Creativity, together with Darwin's Early and Unpublished Notebooks*, New York: Dutton.

Hebb, D.O. [1949], *The Organization of Behavior*, New York: Wiley; trad. it. *L'organizzazione del comportamento. Una teoria neuropsicologica*, Firenze: Giunti, 1974.

Herrnstein, R.J., De Villiers, P.A. [1980], "Fish as a natural category for people and pigeons", in Bower, G.H. (a cura di), *The psychology of learning and motivation*, 14, New York: Academic, pp.59-95.

Herrnstein, R.J. [1982], "Stimuli and the Texture of Experience", *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 6, pp. 105-17.

Jenkins, W.M., Merzenich, M.M., Ochs, M.T., [1984], "Behaviorally controlled differential use of restricted hand surfaces induce changes in the original representation of the hand in area 3b of adult owl monkeys", *Soc. Neurosci. Abstr.*, 10, p. 665.

Jerne, N.K. [1955], "The Natural Selection Theory of Antibody Formation", *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 41, pp. 849-857; trad. it. "La teoria della formazione degli anticorpi basata sulla selezione naturale", in Corbellini, G. (a cura di) [1990], pp. 154-67.

Jerne, N.K. [1967], "Antibodies and Learning: Selection versus Instruction", in Quarton, G.C., Melnechuk, T., Schmitt, F.O. (a cura di), *The Neurosciences: A Study Program*, New York: The Rockefeller University Press, pp.200-08.

Johnson, M. [1987], *The Body in the Mind. The Bodily Basis of Meaning, Imagination and Reason*, Chicago and London: The University of Chicago Press.

Jusczyk, P.W., Pisoni, D.B., Reed, M.A., Fernald, A., Myers, M. [1983], "Infants' discrimination of the duration of a rapid spectrum change in non speech signals", *Science*, 222, pp. 175-77.

Kaas, J.H., Merzenich, M.M., Killackey, H.P., [1983], "The reorganization of somatosensory cortex following peripheral-nerve damage in adult and developing mammals", *Annu. Rev. Neurosci.*, 6, pp. 325-356.

Kellman, P.J., Spelke E. [1983], "Perception of partly occluded objects in infancy", *Cognitive Psychology*, 15, pp. 483-524.

Kuhl, P.K., Miller, J.D. [1975], "Speech perception in the chinchilla: Voice-voiceless distribution in alveolar plosive consonants", *Science*, 190, pp.69-72.

Lakoff, G. [1987], *Women, Fire, and Dangerous Things. What Categories Reveal about the Mind*, Chicago, London: The University of Chicago Press.

Lashley, K. [1950], "In Search of the Engram", *Society of Experimental Biology Symposium*, 4: *Physiological Mechanism in Animal Learning*, New York: Academic Press, pp. 454-82; trad. it. "Alla ricerca dell'engramma", in Somenzi V. (a cura di), *La fisica della mente*, Torino: Boringhieri, 1969, pp. 80-116.

Lederberg, J. [1959], "Genes and Antibody", *Science*, 129, pp. 1649-53; trad. it. cit. "Geni e anticorpi", in Corbellini, G. [1990], pp. 168-83.

Levinthal, F., Macagno, E., Levinthal, L. [1976], "Anatomy and development of identified cells in isogenic organisms", *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 40, pp. 321-31.

Lewontin, R.C. [1989], "The Sciences of Metamorphoses", The New York Review of Books, April 27, pp. 18-22; trad. it. "La scienza delle metamorfosi", la Rivista dei Libri, Anno III, 4, 1993, pp. 28-31.

Macagno, E.R., Lopresti, V., Levinthal, C. [1973], "Structure and developément of neuronal connections in isogenic organisms: variation and similarities in the optic system of *Daphnia Magna*", Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 70, pp. 57- 61.

Mayr, E. [1982], The Growth of Biological Thought. Diversity, Evolution and Inheritance, Cambridge, Mass. and London, England: The Belknap Press of Harvard University Press; trad. it. Corsi, P. (a cura di), Storia del pensiero biologico. Diversità , evoluzione, eredità , Torino: Bollati Boringhieri, 1990.

Merzenich, M.M., Kaas, J.H., Wall, J.T., Nelson, R.J., Sur, M., Felleman, D.J., [1983], "Topographic reorganization of somatosensory cortical areas 3a and 1 in adult monkeys following restricted deafferentation", Neuroscience, 8, pp. 33-55.

Oster-Granite, M., Gearhart, J. [1981], "Cell lineage analysis of cerebellar Purkinje cells in mouse chimera", Developmental Biology, 85, pp. 199- 208.

Parisi, D. [1989], Intervista sulle reti neurali. Cervello e macchine intelligenti, Bologna: il Mulino.

Pauling, L.C. [1940], " A Theory of the Structure and Process of Formation of Antibodies", Journal of the American Chemical Society, 62, pp. 2643-57.

Purves, D. [1988], Body and Brain. A Trophic Theory of Neural Connections, Cambridge, Mass., and London, England: Harvard University Press.

Raff, M.C. [1973], "T and B Lymphocytes and Immune Responses", Nature, 242, pp. 19-23; trad. it. "I linfociti T e B e le risposte immunitarie", in Corbellini, G. (a cura di) [1990], pp. 207-24.

Raff, M.C. [1976], "L'immunologia della superficie cellulare", Le Scienze, settembre; ristampato in Celada, F. (a cura di), Le difese immunitarie. Come l'organismo riconosce se stesso e il mondo esterno, Milano: Le Scienze Editore, 1986, pp. 134-42.

Rutishauer, U., Millette, C.F., Edelman, G.M. [1972], "Specific Fractionation of Immune Cell Population", Proc. Natl. Acad. Sci., USA .

Simon, H.A. [1969], The Sciences of the Artificial, Cambridge, Mass.: The MIT Press; trad. it. Le scienze dell'artificiale, Bologna: Il Mulino, 1988.

Smith, E.E., Medin, D.L. [1981], Categories and Concepts, Cambridge, Mass., London, England: Harvard University Press.

Sperry, R.W. [1963], "Chemoaffinity in the orderly growth of nerve fiber patterns and connections", Proc. Natl. Acad. Sci., USA, 50, pp. 703-10.

Squire, L. R., Oliverio, A. [1991], "Biological Memory", in Corsi, P.(ed.), The Enchanted Loom. Chapters in the History of Neurosciences, New York, Oxford: Oxford University Press,

pp. 338-40.

Staddon, J.E.R. [1983], *Adaptive Behavior and Learning*, Cambridge (England): Cambridge University Press.

Swazey, J.P. [1975], "Forging a Neuroscience Community: A Brief History of the Neurosciences Research Program", in F.G. Worden, J. P. Swazey, G. Adelman (eds.), *The Neurosciences: Paths of Discovery*, Cambridge, Mass.: MIT Press, pp. 529-46.

Tonegawa, S. [1983], "Somatic generation of antibody diversity", *Nature*, 302, pp. 5909-15.

Weiskrantz, L. (ed.) [1988], *Thought without Language*, Oxford: Clarendon Press.