

Alma Mater Studiorum - Università di Bologna

FACOLTÀ DI INGEGNERIA
CAMPUS DI CESENA
DIPARTIMENTO DI INGEGNERIA ELETTRICA E DELL'INFORMAZIONE
"GUGLIELMO MARCONI"
CORSO DI LAUREA IN INGEGNERIA BIOMEDICA

**DIPENDENZA DEI PROCESSI ATTENTIVI DALLE
OSCILLAZIONI IN BANDA ALFA**

Tesi di laurea
in
Neuroscienze

Relatore:

Prof. Mauro Ursino

Presentata da:

Anna Salvini

Sessione unica Anno Accademico 2020/2021

Sommario

INTRODUZIONE.....	3
CAPITOLO 1	4
1 RITMI CEREBRALI E OSCILLAZIONI IN BANDA ALFA	4
1.1 <i>Ritmo alfa</i>	6
1.2 <i>Funzioni del ritmo alfa</i>	7
CAPITOLO 2	10
2 MODELLI PROPOSTI PER IL FUNZIONAMENTO DELLE ONDE ALPHA.....	10
2.1 <i>Ipotesi di inhibition-timing</i>	10
2.2 <i>Attenzione temporale e importanza della fase nelle onde alfa:</i>	13
2.3 <i>Oscillazioni in banda alfa e architettura di frequenza del cervello</i>	14
2.4 <i>Ipotesi di instradamento delle informazioni</i>	15
2.5 <i>Nuova proposta CTC</i>	18
2.6 <i>ipotesi di Pulvinar come coordinatore per la comunicazione corticale</i>	20
CAPITOLO 3	23
3 DOVE SI GENERANO LE OSCILLAZIONI ALFA	23
3.1 <i>ipotesi di generazione di onde nella percezione visiva</i>	24
3.2 <i>ipotesi generazione onde alfa in generale</i>	25
CONCLUSIONI:.....	26
BIBLIOGRAFIA:	30

INTRODUZIONE

Negli ultimi tempi, gli avanzamenti della ricerca scientifica nel campo delle neuroscienze hanno portato ad attribuire un ruolo significativo ai ritmi cerebrali all'interno di molti processi cognitivi. Queste oscillazioni nei segnali elettroencefalografici (EEG), una volta considerate semplici fenomeni secondari, sono ora riconosciute come cruciali per una vasta gamma di processi mentali, inclusi quelli legati alla percezione, alla cognizione e al movimento.

Questo elaborato di tesi si propone di riassumere le ipotesi di funzione e nascita delle oscillazioni nella banda alfa (8-12 Hz) in diverse condizioni di attenzione. L'attenzione è il meccanismo cognitivo che permette la riduzione del carico computazionale cerebrale, dando la priorità all'elaborazione di quel sottoinsieme di informazioni ritenute fondamentali per la riuscita di un compito. Negli ultimi decenni, la ricerca scientifica ha fornito numerose dimostrazioni del fatto che le oscillazioni cerebrali siano implicate nell'elaborazione neurale e che agiscano sui processi cognitivi. L'obiettivo di questa tesi è quello di indagare come l'attività oscillatoria neuronale sia implicata nei processi attentivi, con particolare riguardo al ritmo alfa e alla sua funzione inibitoria. Contrariamente alle teorie tradizionali, che vedevano il ritmo alfa come l'oscillazione responsabile dell'inattivazione cerebrale, gli studi più recenti accolgono l'idea che tale ritmo abbia un ruolo attivo nei processi attentivi. Numerosi studi indicano una sua funzione inibitoria nelle regioni cerebrali coinvolte nell'elaborazione di informazioni distrattive, allo scopo di ottimizzare le prestazioni cognitive. In particolare, durante l'attenzione esterna (riguardante l'elaborazione delle informazioni sensoriali provenienti dall'ambiente esterno, che possono essere raccolte anche involontariamente attraverso i sensi.), si registra una diminuzione del ritmo alfa nelle regioni corticali coinvolte nell'elaborazione sensoriale e un aumento nelle regioni coinvolte nell'elaborazione dei distrattori, mentre durante l'attenzione

interna (ovvero quei processi cognitivi e mnemonici che coinvolgono la manipolazione e la conservazione di informazioni interne) si osserva un aumento del ritmo alfa per sopprimere le informazioni non pertinenti. Il ruolo di inibizione delle regioni cerebrali irrilevanti non è dunque passivo, poiché minimizzando il consumo di energia e favorendo un più efficiente svolgimento del compito richiesto, questo meccanismo consente di veicolare le informazioni attraverso la complessa architettura corticale, seguendo il principio della 'priorità' delle informazioni.

CAPITOLO 1

1 RITMI CEREBRALI E OSCILLAZIONI IN BANDA ALFA

Il segnale EEG è un'importante misura dell'attività elettrica del cervello, caratterizzata da una banda frequenziale che va da 0.5 a 80 Hz, anche se la maggior parte delle informazioni significative si trova al di sotto dei 40 Hz. I principali ritmi cerebrali sono classificati in base alla frequenza di oscillazione e sono correlati allo stato psicofisico del soggetto. I ritmi sono i seguenti:

- Ritmo delta: ha una frequenza inferiore ai 3 Hz e un'ampiezza compresa tra i 20 e i 200 μV . È prevalente nella regione frontale e si manifesta in condizioni patologiche come il coma, oltre a essere caratteristico delle fasi di sonno profondo.
- Ritmo theta: ha una frequenza compresa tra 4 e 8 Hz e un'ampiezza di 20-100 μV . Le onde theta sono principalmente osservate nelle regioni parietali e frontali, specialmente durante il sonno profondo. Sembra che queste onde svolgano un ruolo significativo nel recupero delle memorie episodiche e siano coinvolte nei meccanismi di attenzione, controllo dell'attività corticale distribuita e monitoraggio degli errori.
- Ritmo alfa: ha una frequenza variabile tra 8 e 12 Hz e un'ampiezza di circa 40-50 μV . Le oscillazioni alfa sono principalmente rilevabili nelle regioni occipitali e parietali ed è tipico degli stati di rilassamento mentale e di veglia ad occhi chiusi. Tuttavia, recenti

teorie suggeriscono che possa svolgere un ruolo attivo nell'inibizione delle regioni cerebrali che elaborano informazioni irrilevanti durante compiti specifici. A questo tipo di oscillazioni è stato inoltre associato l'accesso a informazioni che rappresentano la conoscenza dell'ambiente.

- Ritmo beta: ha una frequenza compresa tra 13 e 30 Hz e un'ampiezza di circa 20 μV . È rilevabile nelle regioni frontali e centrali ed è associato all'attività cognitiva durante la veglia ad occhi aperti. È fondamentale per l'attenzione, la concentrazione e l'attivazione delle aree motorie.
- Ritmo gamma: caratterizzato da frequenze superiori a 30 Hz e un'ampiezza di circa 15 μV , si manifesta nella regione frontale ed è coinvolto nei processi di integrazione delle informazioni sensoriali e motorie per una percezione coerente degli oggetti ed eventi.

Secondo la visione tradizionale, la funzione cerebrale è descritta in primo luogo sulla base dell'anatomia funzionale. L'anatomia e la connettività funzionale possono essere considerate la dimensione spaziale o geometrica della mente. Tuttavia, per una comprensione più completa, è necessario considerare un'ulteriore dimensione: il tempo. Il cervello genera la propria struttura temporale, che è in gran parte organizzata da oscillazioni (recenti studi affermano che le oscillazioni influenzano la selezione degli input, collegano temporalmente i neuroni in insiemi e facilitano la plasticità sinaptica, meccanismi che supportano cooperativamente la rappresentazione temporale e la consolidazione a lungo termine delle informazioni [1]). Questo aspetto è diventato un tema importante nell'indagine dei processi percettivi e cognitivi (le teorie della percezione si basano sull'idea centrale che il cervello aggiorni continuamente un modello interno del mondo per dedurre le probabili cause degli eventi sensoriali. In questo contesto, il cervello deve prevedere non solo le cause dell'input sensoriale, ma anche quando è più probabile che si verifichino; numerose ricerche sostengono che i ritmi neurali offrano

soluzioni computazionali distinte e adattate per prevedere 'cosa' sta per accadere nell'ambiente sensoriale e 'quando' [2]).

In questa rassegna, sono state studiate le oscillazioni in banda alfa e si è dedotto che esse riflettono la struttura temporale dei processi cognitivi che è possibile denominare come “coscienza basata sulla conoscenza”, i quali consentono l’orientamento semantico (ovvero la capacità del cervello di dare un significato coerente ai segnali sensoriali) con accesso controllato a informazioni immagazzinate in un sistema di conoscenza complesso (KS). [3,4].

1.1 Ritmo alfa

In questo lavoro si pone particolare attenzione al ritmo alfa, essendo la forma spettrale del cervello umano maggiormente influenzata da stati di stress/attenzione. L’analisi delle onde alfa suscita molto interesse nel campo della ricerca, in quanto tale ritmo gioca un ruolo chiave in molti processi cognitivi quali l’attenzione, percezione, memoria di lavoro e memoria a lungo termine. L’onda alfa è stata a lungo interpretata come la sorgente dell’inibizione corticale. Ciò che ha portato a tale interpretazione nasce dall’osservazione che quando un soggetto si trova ad occhi aperti l’ampiezza in banda alfa risulta notevolmente inferiore al caso in cui lo stesso soggetto si trovi ad occhi chiusi. Si pensa quindi che l’incremento dell’ampiezza del ritmo alfa rappresenti un’inibizione dell’attività neurale superflua al fine di migliorare ed ottimizzare le prestazioni [3]. Le oscillazioni alfa sono cruciali per la coesistenza dell’attività cerebrale in diverse frequenze, interagendo con altre frequenze neurali attraverso l’accoppiamento cross-frequenza (ovvero la sincronizzazione o correlazione tra le oscillazioni delle onde in banda alfa in diverse regioni del cervello). Questa interazione armonica tra le diverse frequenze fornisce un coordinamento dell’attività cerebrale in frequenze diverse, influenzando la sincronizzazione tra le aree corticali e guidando l’attività di più unità neurali in base al compito. Da numerosi studi è possibile ipotizzare che il ritmo alfa si manifesti

principalmente nelle regioni parietali e occipitali e la sua potenza presenta un picco intorno ai 10 Hz e un'ampiezza media di 40-50 μV [5].

1.2 Funzioni del ritmo alfa

Il cervello umano rappresenta un sistema di elaborazione estremamente complesso, dotato di una straordinaria capacità di adattamento all'ambiente circostante. Questa capacità di adattamento è resa possibile dalla capacità del cervello di modificare rapidamente la sua architettura funzionale in risposta a stimoli esterni o interni. Il cervello è quindi una rete dinamica e i meccanismi attraverso i quali l'informazione viene trasmessa tra le diverse regioni cerebrali sono molti. Recentemente, è stata proposta un'ipotesi che suggerisce che il trasporto dell'informazione può essere modulato dall'inibizione delle regioni cerebrali non rilevanti per il compito in corso, indirizzando così l'informazione verso le regioni coinvolte nel compito specifico. [3,6]

Per interpretare e comprendere il significato cognitivo delle oscillazioni alfa è necessario porsi le seguenti domande:

- Se le oscillazioni sono legate a un dominio cognitivo descritto bene (percezione, attenzione, memoria di lavoro o a lungo termine), o legate a funzioni ancora difficili da descrivere (si pensa la seconda);
- Una volta trovata la funzione delle onde alfa, quali processi cognitivi sono meglio compatibili con la funzione di temporizzazione e inibizione.

Trovare risposta alla prima questione è difficile perché l'onda alfa risponde a quasi tutti i domini cognitivi citati, si pensa che rifletta una classe speciale di processi legati all'accesso controllato alla conoscenza e al suo recupero, ovvero processi alla base di altri processi cognitivi. Concentrandosi sulla possibile risposta di ampiezza correlata a un evento, che può essere la sincronizzazione (ERS) o desincronizzazione (ERD), si evince che l'ERD può essere osservata

in risposta a tanti stimoli e richieste cognitive senza stimoli; quale è dunque la funzione specifica di alfa? Durante il recupero della memoria a lungo termine ad esempio la maggioranza di ERD varia in funzione del contenuto semantico dell'informazione recuperata (maggiore è l'ampiezza dell'ERD, maggiore è l'integrazione e maggiore è l'eccitazione corticale). Essendo l'ERD il rilascio inibizione, significa che il recupero delle informazioni ben integrate semanticamente suscita più eccitazione corticale rispetto alle informazioni meno integrate, questo significa che le oscillazioni in banda alfa hanno un ruolo nella selettività cognitiva.

Il responso alla seconda questione da valutare, accettando quindi che l'attività in banda alfa sia effettivamente inibitoria, potrebbe essere che l'oscillazione alfa sia alla base del processo cognitivo che riflette i due aspetti dell'inibizione, la tempistica e il blocco di elaborazione dell'informazione. Il candidato più promettente è l'attenzione, che ha come funzione principale di affinare i processi nel focus attenzionale e bloccare l'elaborazione al di fuori del focus.

L'attenzione è un concetto complesso che comprende funzioni diverse, si sostiene che le funzioni dell'attenzione (soppressione e selezione) consentano un accesso selettivo al sistema di conoscenza (KS) e operano per l'inibizione temporale grazie all'attività alfa. I processi cerebrali legati alla funzione soppressiva dell'attenzione sono associati ad un aumento di ampiezza alfa ERS che riflette l'aspetto inibitorio delle oscillazioni in banda alfa. Un esempio a supporto di questo concetto è la risposta antagonista di ERD/ERS, ovvero di ERD focale/ERS circostante, con cui l'attivazione corticale riflessa dall'ERD è più focalizzata se circondata dall'inibizione riflessa da ERS. Si tratta dunque di un compito di selezione attenzionale.

Appurato che le oscillazioni alfa svolgano una funzione inibitoria (contribuendo alla soppressione dell'attività neuronale e all'accesso alle informazioni memorizzate), queste sono anche strettamente legate alla temporizzazione e alla selezione delle informazioni,

consentendo l'orientamento semantico e un accesso controllato alla conoscenza (KS). Il sistema di conoscenza KS è un sistema di archiviazione, che comprende non solo la memoria a lungo termine tradizionale (LTM) - un sistema strettamente associato all'archiviazione di informazioni dichiarative - ma qualsiasi tipo di conoscenza, compresa la conoscenza procedurale e implicita/percettiva. La percezione, la codifica e il riconoscimento sono processi guidati dall'attenzione e sono strettamente correlati all'accesso alle informazioni nel KS. Le prime fasi di codifica possono essere considerate processi di categorizzazione basati su caratteristiche globali. Operano per stabilire un "campo di accesso", che è considerato un passaggio necessario per avviare un processo di attivazione diffusa all'interno del KS che sottende il recupero delle informazioni. L'accesso controllato al KS, che opera in condizioni di attenzione anticipatoria e temporale, rappresenta la classe di processi cognitivi che si riflettono nell'attività della banda alfa. Se questa è una conclusione valida, l'accesso alla KS non è solo un processo legato a un evento, ma anche un processo continuo. Per gli esseri umani adulti, si tratta di un processo di base e in gran parte automatico che, nel linguaggio comune, può essere descritto come "sapere". Nell'arco della vita, l'attività alfa diventa dominante nella prima età adulta, riflettendo probabilmente l'emergere di un KS consolidato. Nell'infanzia, dominano le frequenze più lente nell'ampia gamma di frequenze theta. Queste considerazioni possono anche spiegare perché in alcune persone l'attività in banda alfa non è dominante. Un'ipotetica spiegazione alle differenze individuali nell'attività della banda alfa è che potrebbero riflettere differenze di tratto legate alla modalità di elaborazione cognitiva (dominante) e alla personalità.

CAPITOLO 2

2 MODELLI PROPOSTI PER IL FUNZIONAMENTO DELLE ONDE ALPHA

2.1 *Ipotesi di inhibition-timing*

Una caratteristica fondamentale che distingue le oscillazioni in banda alfa dalle altre è relativa al fatto che il ritmo alfa è l'unico ritmo cerebrale che può rispondere a uno stimolo o all'esecuzione di un particolare task sia con un incremento che con un decremento di potenza. Nel primo caso parliamo di Event Related Synchronization (ERS), mentre nel secondo caso Event Related Desynchronization (ERD). Solo l'onda alfa presenta sia l'ERS che l'ERD, mentre per tutti gli altri ritmi la risposta agli stimoli avviene solo attraverso l'ERS. Le regioni cerebrali che si attivano durante lo svolgimento di un task motorio o cognitivo esibiscono l'ERD; le regioni non necessarie per il task invece mostrano l'ERS che riflette uno stato di inibizione. Tale interpretazione risulta in accordo con l'assunzione che l'ampiezza dell'ERD, nel caso del ritmo alfa, è associata allo stato di attivazione corticale. Un importante aspetto presentato da Klimesh et al. 2012 è l'ipotesi dell'*inhibition-timing*. Tale ipotesi afferma che le oscillazioni in banda alfa riflettono un meccanismo inibitorio, controllato in maniera top-down e che questo meccanismo eserciti la sua influenza in modo pulsato, data la natura oscillatoria di tale attività. Con il termine *timing* si descrive il fenomeno per cui le oscillazioni ritmiche forniscono delle finestre temporali limitate per l'attivazione di molti neuroni. Nell'inibizione, il tempo e la direzione di una variazione dipendono dalla fase e dal *timing* del processo di attivazione neuronale. Essendo le oscillazioni alfa di natura inibitoria, si considera la variazione tra la minima e la massima inibizione. Sulla base dell'ampiezza di oscillazione e del livello di eccitazione delle singole cellule possiamo considerare diverse condizioni. Nel caso in cui l'ampiezza dell'oscillazione sia lieve, la frequenza di scarica delle cellule maggiormente eccitate non subisce variazioni. Se l'ampiezza

crece, anche le cellule con un maggior stato di eccitazione tenderanno ad attivarsi ritmicamente sincronizzandosi con la fase di oscillazione. Queste osservazioni sono alla base del fatto che consideriamo l'inibizione come un processo attivo nell'elaborazione delle informazioni. Prendendo in esame la sottostante figura (Fig.1), nel caso 1 e 2a un aumento in ampiezza del ritmo alfa induce il timing inibitorio, come si osserva dai potenziali d'azione (AP, Action Potential) nelle cellule 1 e 2 (indicati con dei segmenti rossi verticali). Un ulteriore aumento dell'ampiezza di oscillazione non porterebbe ad un'inibizione (nel senso di silenziamento delle cellule meno eccitate) bensì ad un timing ancora più preciso dell'attività neurale. Da qui la considerazione che un incremento di ampiezza da solo non è sufficiente a spiegare l'inibizione. Un'ipotetica assunzione per superare questo problema è assumere una traslazione della baseline, come viene indicato nel caso 2b e nel caso 3. In particolare, nel caso 2b, le cellule con livello di eccitazione più basso sono silenziate. Nel caso 3, in cui l'inibizione è ulteriormente aumentata, tutte le cellule, anche quelle maggiormente eccitate, sono soggette a silenziamento (questo potrebbe corrispondere al caso di regioni task irrelevant). Nel caso di regioni task irrelevant, potrebbe essere considerato anche un meccanismo alternativo (Fig.1.1): in tali regioni la soglia di eccitazione (firing threshold, ovvero il livello di stimolazione necessario perché la cellula generi un segnale elettrico) delle cellule potrebbe essere in generale basso e un incremento dell'ampiezza delle oscillazioni alfa porterebbe ad un timing preciso ma senza una variazione sistematica nel pattern temporale (sequenza o ritmo con cui si verificano impulsi neurali all'interno della rete neurale) del potenziale d'azione. La spiegazione di ciò è data dal fatto che il livello di eccitazione delle cellule non viene modulato, non essendo coinvolte nell'elaborazione del task e la scarica dei potenziali d'azione non cambierà sistematicamente. Poiché l'informazione è principalmente codificata nelle variazioni degli intervalli interspike (ovvero la fluttuazione dei tempi tra due impulsi nervosi successivi emessi da un

neurone) e dal numero di spike (ovvero impulsi nervosi generati da un neurone in un intervallo di tempo) per scarica, un pattern di potenziali d'azione (cioè una sequenza temporale con cui si verificano gli impulsi nervosi o i potenziali d'azione all'interno di una popolazione di neuroni o di una specifica area del cervello) completamente monotono non permetterà il trasferimento di informazione.

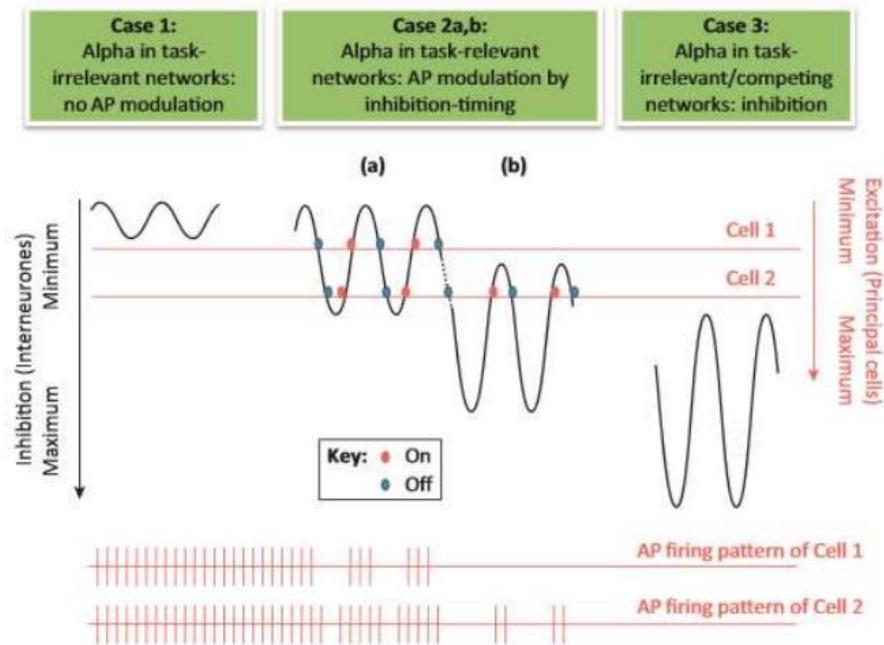


Fig.1: Ipotesi di inhibition timing. Si presentano tre casi. Caso 1: nelle reti irrilevanti per il task, l'oscillazione alfa ha una bassa oscillazione e non influenza la frequenza di sparo dei neuroni. La frequenza di sparo viene indicato nella parte inferiore della figura con dei segmenti rossi verticali. Caso 2: nelle reti coinvolte nel task, l'ampiezza delle oscillazioni alfa aumenta e quando si trova nella fase di inibizione dell'oscillazione, inizia a ostacolare la generazione dei potenziali d'azione. Sulla base del livello di eccitazione delle cellule target, l'influenza dell'oscillazione inibitoria è diversa. Caso 3: nel caso in cui aumenti ulteriormente l'inibizione, tutte le cellule target vengono bloccate.

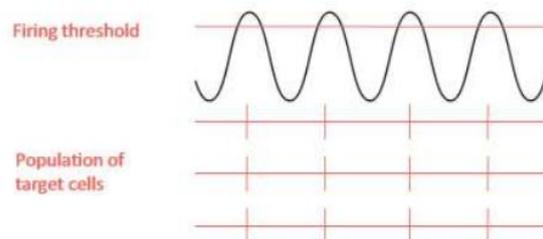


Fig.1.1 Inibizione dovuta alla mancata trasmissione di informazione. L'aumento di ampiezza dell'onda alfa durante lo stato di inibizione può indicare la somma spaziale (a livello degli elettrodi sullo scalpo) delle sorgenti alfa in fase che genera una sequenza monotona di impulsi nella popolazione delle cellule bersaglio. Se non c'è variazione nella sequenza dei potenziali d'azione, non è possibile trasmettere informazione. Questa circostanza si può verificare nelle strutture irrilevanti per il task in cui il livello di eccitazione delle cellule è basso e non varia sistematicamente.

2.2 Attenzione temporale e importanza della fase nelle onde alfa:

La relazione tra l'attività in banda alfa e l'attenzione non si limita alle variazioni di ampiezza legate al compito, ma comprende anche la fase. Presa consapevolezza che l'attenzione è un concetto complesso comprendente molte funzioni diverse, si è constatato che quelle maggiormente connesse al ritmo alfa, ovvero selezione e soppressione, fungano da filtro che abilita selettivamente l'accesso al sistema KS in accordo con l'ipotesi di inhibition-timing del ritmo alfa.

I processi di soppressione sono associati all'aumento dell'ampiezza dell'onda ERS e riflettono l'aspetto inibitorio dell'onda alfa. L'attenzione infatti modula la potenza in banda alfa, che aumenta nelle aree irrilevanti per il task e si riduce in quelle con eccitazione maggiore.

La fase indica un particolare punto temporale all'interno di un ciclo oscillatorio ed è indicata in gradi. L'attenzione selettiva sfrutta quindi il timing per sincronizzare la fase dell'oscillazione con lo stimolo atteso. La sincronizzazione di fase prevede l'allineamento della fase dell'attività oscillatoria delle diverse popolazioni neuronali presenti .

L'obiettivo è essenzialmente quello di sincronizzare l'attività oscillatoria e lo stimolo atteso in ingresso con lo scopo di ridurre i tempi di reazione e migliorare l'elaborazione dello stimolo. La sincronizzazione di fase è visibile quando, con l'arrivo dello stimolo in ingresso, questo tende a coincidere con la fase più eccitatoria delle oscillazioni neuronali, aumentando la probabilità che sia rilevato e sufficientemente elaborato. Al contrario, lo stimolo sensoriale meno atteso, quindi presentato in maniera casuale, sarà inibito.

Diversi studi affermano che l'attenzione può sfruttare la natura ritmica di molti stimoli provenienti dall'ambiente, forzando l'attività oscillatoria ed allinearsi con il ritmo dello stimolo sensoriale. Con questa modalità, gli stimoli attesi raggiungono il sistema quando esso si trova in uno stato più eccitato, ottimizzando l'elaborazione dello stimolo. È noto che l'ERP, o potenziale evocato, riflette l'attività post-sinaptica della popolazione neurale in risposta a uno stimolo. In particolare, le deflessioni positive P1 dell'ERP,

indicano uno stato di eccitazione post-sinaptica, mentre le deflessioni negative N1, indicano uno stato di inibizione post-sinaptica [7]. Dagli studi citati in Klimesch [3] è stato osservato che all'instaurarsi dello stimolo, la fase nei target visivi rilevati e in quelli non rilevati risulta diversa. Come mostrato in Figura 1.2, se all'arrivo dello stimolo, la fase dell'onda alfa si trova vicino al picco negativo, allora interferisce con la generazione di P1 e lo stimolo non viene rilevato. Invece, se all'arrivo dello stimolo la fase dell'onda alfa si trova in prossimità del picco positivo è favorevole alla rilevazione dello stesso

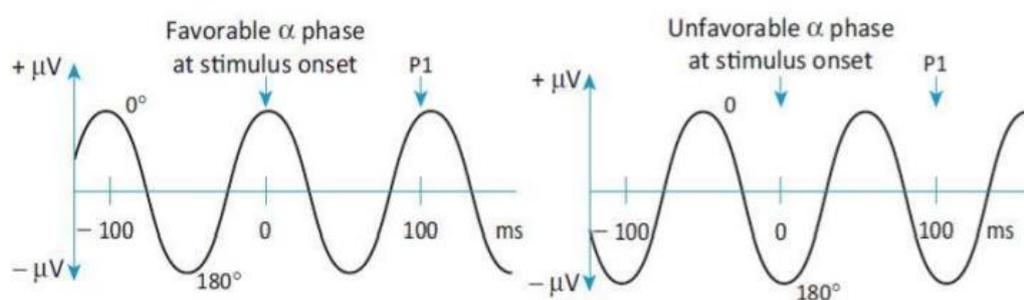


Figura 1.2. La fase favorevole all'arrivo dello stimolo 'supporta' la generazione di P1. Per una frequenza media dell'alfa di 10 Hz, se quando si instaura lo stimolo, la fase si trova intorno al picco positivo (0°), allora rappresenta una fase favorevole. L'idea è che, in questo caso, l'attività in banda alfa mostrerà anche un picco dopo 100 ms dallo stimolo, che coincide con la comparsa di P1. Al contrario se, quando arriva lo stimolo, la fase si trova intorno al picco negativo, allora è una fase sfavorevole, poiché interferisce con la generazione di P1 e non rileva lo stimolo.

2.3 Oscillazioni in banda alfa e architettura di frequenza del cervello

Molti ricercatori criticano lo studio delle bande di frequenza ignorando l'interazione funzionale tra le frequenze. Non c'è dubbio che le diverse frequenze interagiscano tra loro e rappresentino diversi aspetti di processi cerebrali, è infatti presente la possibilità che una certa struttura di frequenze consenta un accoppiamento e un disaccoppiamento equilibrato tra le oscillazioni. Le ricerche sulle oscillazioni cerebrali suggeriscono che i diversi domini di frequenza sono associati a classi diverse dei processi cognitivi.

Scoprire come le regioni cerebrali comunicano tra loro è fondamentale per capire come il cervello elabora le informazioni esterne e interne. Un'implicazione cruciale è che domini di frequenza diversi interagiscono in termini di accoppiamento cross-frequenza (CF). L'accoppiamento armonico fornisce una base ottimale per l'interscambio funzionale tra due sistemi

oscillatori. Il punto interessante è che le tradizionali bande di frequenza dell'EEG possono essere spiegate da un'architettura di frequenze incentrata sull'attività della banda alfa. L'ipotesi è che il dominio di frequenza alfa, in quanto processo di base del cervello cosciente, interagisca meglio con quei domini di frequenza che hanno una relazione armonica con il dominio alfa. È una conseguenza di questo assunto aspettarsi che l'architettura delle frequenze cambi quando cambia la coscienza. Ad esempio, nel sonno a onde lente ci si aspetta una struttura di frequenze non centrata sull'attività in banda alfa.

L'uomo opera in contesti complessi che richiedono una codifica e un'elaborazione di un flusso costante di informazioni; si è proposto pertanto che le oscillazioni neuronali, la cui eccitabilità è modulata dalla fase del ritmo, svolgano un ruolo meccanico importante per l'instradamento delle informazioni, poiché possono modificare le interazioni dinamiche tra le regioni cerebrali su una scala temporale veloce. Per quanto concerne l'instradamento delle informazioni basato sulle oscillazioni sono due le ipotesi : comunicazione con coerenza (CTC) e gating con inibizione (GBI). Da studi recentemente svolti [8,9] emerge un quadro che unifica queste due, ovvero si discute una teoria in cui le comunicazioni tra due regioni è stabilita dalla sincronizzazione di fase delle oscillazioni a frequenze più basse (<25Hz) che servono da riferimento temporale per le informazioni trasportate dall'attività ad alta frequenza(>40Hz). Coerentemente con questa deduzione dunque le interazioni a frequenza incrociata tra oscillazioni lente nelle bande alfa e gamma, sono essenziali per comprendere il funzionamento delle reti cognitive e percettive.

2.4 Ipotesi di instradamento delle informazioni

Coerentemente con le scoperte di Fries et al., per quanto concerne l'instradamento delle informazioni basato sulle oscillazioni sono due le ipotesi : comunicazione con coerenza (CTC) e gating con inibizione (GBI).

- Comunicazione con coerenza (CTC) concentrato su gamma
- Gating con inibizione (GBI), concentrato su alfa

I quadri CTC e GBI consistono entrambi nello spiegare come due popolazioni di neuroni A e B siano collegati da una terza C (ad esempio due sottopopolazioni di neuroni nel lobo occipitale, con posizioni spaziali nel V1 e che proiettano ad una sottopopolazione di neuroni comune V4). Pertanto quando l'attenzione spaziale è diretta ai campi recettivi della popolazione A il meccanismo di instradamento dovrebbe favorire la comunicazione tra A e C e impedire quella tra le popolazioni B e C (figura 2a). Arrivati a questa formulazione occorre verificare come si stabilisce la connettività funzionale e si esclude l'altra?

Secondo l'ipotesi CTC, la comunicazione tra A e C si instaura quando l'attività oscillatoria è coerente, cioè gruppi di neuroni oscillano alla stessa frequenza con una differenza stabile (concettualmente la fase eccitabile di neuroni in C coincide con l'input sinaptico dei neuroni in A). La comunicazione tra le popolazioni B e C invece si blocca perché l'input sinaptico di neuroni in B arriva nella fase non eccitata del neurone in C (figura 2b), se B e C non oscillano in sincronia di fase la comunicazione risulta ridotta. Un'ipotesi importante è che si pensa che si sincronizzano in fase gamma le regioni cerebrali a cui viene assegnata l'attenzione. Gli articoli di Fries et al. sono quelli che maggiormente si sono concentrati sul come si possa stabilire questa connessione. Da questi si evince che sono le oscillazioni di A, più veloci rispetto a quelle di B, che si allineano ai neuroni di C, alla frequenza gamma [9], quindi C risulta vincolato ad A. In altre parole, ho un aumento della connettività funzionale, dunque una crescita dell'impatto di A su C e una diminuzione di quello di B su C. Gli input che arrivano costantemente in momenti di elevato guadagno di input beneficiano di una maggiore connettività efficace. Pertanto, una forte connettività efficace richiede una sincronizzazione ritmica all'interno dei gruppi pre e postsinaptici e una coerenza tra di essi, o in breve: la comunicazione richiede la coerenza. In assenza di coerenza, gli input arrivano in fasi casuali del ciclo di eccitabilità e avranno una connettività efficace inferiore. Mancano ancora però studi e conferme sul come le popolazioni B e C siano asincrone, le ipotesi più valide [10] attribuiscono la causa della ridotta coerenza al fatto che B e C fluttuino indipendentemente nella stessa banda

di frequenza, oppure oscillano a frequenze diverse, altrimenti oscillano alla stessa frequenza ma posseggono una differenza di fase fissa. Il testo di Bonnefond [11] pone l'attenzione sui risultati di Fries et al. del 2015, dove è stato anche evidenziato nell'ultima versione del quadro di CTC, che un ruolo potenziale delle oscillazioni gamma sia la capacità di mantenere le rappresentazioni "in magazzino" usabili in modo flessibile quando necessario.

Secondo l'ipotesi di GBI (figura 2c) il flusso di informazioni tra regioni viene stabilito inibendo attivamente le vie non necessarie per il compito. Le oscillazioni alfa riflettono l'inibizione regionale specifica, sono quindi associate ad impulsi di inibizione e pertanto più è alta l'attività delle oscillazioni alfa più ho impulsi di inibizione. Quindi il gating si rifletterebbe in un aumento della potenza alfa nelle popolazioni di neuroni B e una diminuzione nelle popolazioni di A e C, dove questa diminuzione consente un aumento della potenza delle oscillazioni gamma nella trasmissione di informazioni.

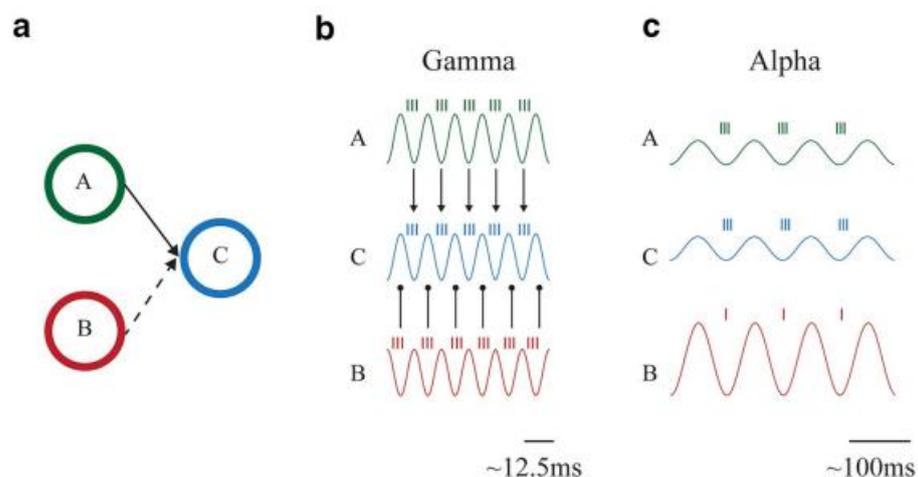


Figura 2: Le ipotesi della comunicazione attraverso la coerenza e del gating attraverso l'inibizione. a. Due pool di neuroni (A e B ad esempio in V1) sono connessi a un pool di neuroni (C, ad esempio in V4). In questo esempio, il pool A comunica con C (linea continua), mentre la connettività funzionale tra B e C è soppressa (linea tratteggiata). b: CTC. Le forme d'onda rappresentano l'attività oscillatoria della popolazione (misurata nella LFP), nelle tre regioni, mentre le piccole linee verticali rappresentano le attività di spike. La fase dell'attività oscillatoria modula l'eccitabilità e quindi il timing degli spike. E' la relazione di fase tra le regioni che determina l'instradamento. I neuroni in A e C oscillano in fase, mentre i neuroni in B non oscillano in fase con C. E' stato proposto che questo meccanismo sia attuato da oscillazioni in banda gamma (> 30 Hz). c. GBI: il flusso di informazioni è controllato da un aumento delle oscillazioni in banda alfa (circa 10 Hz) che inibisce il fuoco nel pool B e da una diminuzione delle oscillazioni alfa dei neuroni A e C, consentendo così una comunicazione tramite il rilascio dall'inibizione[4]. E' l'entità degli impulsi di inibizione e quindi la potenza alfa a controllare il percorso.

2.5 Nuova proposta CTC

La nuova CTC propone che l'eccitabilità sia modulata dalla sincronizzazione ritmica, in accordo con i modelli matematici che prevedono neuroni eccitatori e inibitori con spike (potenziale d'azione).

Esperimenti recenti [8] hanno notato infatti che quando la corteccia visiva di un soggetto sveglio e attento viene attivata da uno stimolo, i neuroni attivati si impegnano in una sincronizzazione ritmica nella banda di frequenza gamma (30-90 Hz). Durante il ciclo gamma, i neuroni eccitatori attivano i neuroni inibitori locali entro circa 3 ms. Quando l'inibizione nella popolazione di neuroni decade, il ciclo gamma ricomincia con un nuovo ciclo di spike dei neuroni eccitatori. In questo modo, c'è solo una finestra di 3 ms per l'eccitazione, mentre il resto del ciclo gamma è dominato dall'inibizione. Gli spike viaggiano dai neuroni presinaptici, attraverso le loro proiezioni anatomiche (assoni e dendriti), ai neuroni postsinaptici, dove innescano lo spike dei neuroni eccitatori seguito dallo spike dei neuroni inibitori. L'inibizione che ne consegue chiude essenzialmente la porta agli altri ingressi, perché riduce fortemente il loro guadagno sinaptico. Se le costanti di tempo sono simili tra le reti presinaptiche e postsinaptiche, il prossimo ciclo di ingressi sinaptici dalla rete presinaptica avverrà nel momento in cui l'inibizione nella rete postsinaptica decade. Questo perché l'eccitazione locale innesca l'inibizione locale e quindi avvia un timer di pochi millisecondi corrispondente alla costante di tempo inibitoria.

Nella corteccia visiva primaria, la selezione dell'attenzione aumenta la sincronizzazione in banda gamma (γ , 30-60 Hz) tra i neuroni che rappresentano lo stimolo visivo presente. Di conseguenza, l'attività dei neuroni postsinaptici nelle aree visive di ordine superiore viene sincronizzata, cioè coordinata, portando a un accoppiamento selettivo dell'attività neuronale. Questa sincronizzazione γ si traduce in brevi periodi di accensione, seguiti da lunghi periodi di inibizione, promuovendo così la selezione e il trasferimento delle informazioni e riducendo al contempo gli input visivi competitivi [8]. È importante sottolineare che queste modulazioni ritmiche dell'attività neuronale sono alla base delle prestazioni

comportamentali durante un compito di attenzione per l'individuazione di un bersaglio: maggiore è la potenza γ , più rapidi sono i tempi di reazione

In breve nella nuova formulazione di CTC viene proposto che la sincronizzazione con ritardo sia il meccanismo generale che stabilisce le relazioni di fase che servono alla CTC. Inoltre la nuova CTC tiene maggiormente conto dei dati anatomici sulle proiezioni inter-areali e risolve la sfida derivante dai ritardi inter-areali osservati, dove i dati anatomici mostrano che per ogni direzione di comunicazione le aree cerebrali hanno gruppi neuronali specializzati, ovvero hanno neuroni che ricevono input e quelli che inviano.

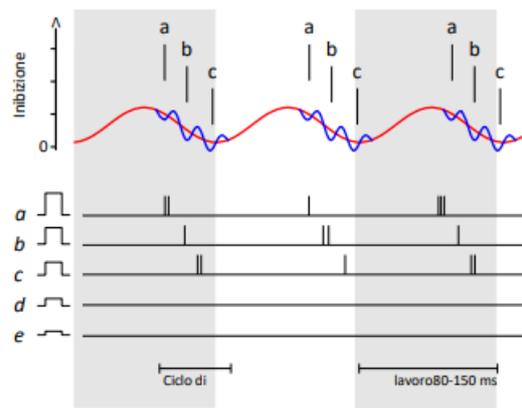


Figura 3: Un meccanismo oscillatorio che organizza l'elaborazione sequenziale. Si ipotizza che gli input influenzino l'eccitabilità delle rispettive rappresentazioni nella rete (con forza variabile da a a e). Inizialmente l'inibizione delle oscillazioni alfa impedisce lo sparo dei neuroni; tuttavia, man mano che l'inibizione si riduce nel ciclo oscillatorio, la presentazione più eccitabile, a, si scarica per prima. Quando l'inibizione oscillatoria aumenta di nuovo, impedisce l'ulteriore attivazione delle altre rappresentazioni (d ed e). Le singole rappresentazioni sono tenute separate nel tempo grazie a una rapida inibizione ricorrente da parte di una rete interneuronale. L'attività della popolazione derivante dall'attivazione sequenziale produrrà energia nella banda gamma agganciata in fase alle oscillazioni alfa. Di conseguenza, il numero di rappresentazioni che si attivano in un ciclo è limitato; inoltre, l'ordine di attivazione è organizzato in base all'eccitabilità.[13]

In sintesi, la sincronizzazione in banda gamma contribuisce a una comunicazione neuronale efficace, precisa e selettiva, facilitando la trasmissione di informazioni rilevanti e la modulazione dell'attività cerebrale in contesti di competizione e selezione dell'attenzione. Le sue implicazioni sono dunque :

- Efficienza nella trasmissione delle informazioni: la sincronizzazione in banda gamma permette una rapida modulazione dell'eccitazione, attivando efficacemente i neuroni postsinaptici in modo coordinato e veloce. Il fatto di

poter modulare la forza della sincronizzazione delle bande gamma nelle aree cerebrali coinvolte, permette ai gruppi neuronali indirizzati dall'alto verso il basso di avere un vantaggio competitivo nel coinvolgere i neuroni postsinaptici.

- Competizione neurale: nei casi in cui due ritmi gamma competono per influenzare un'area cerebrale, porta ad un aumento consistente della frequenza di picco gamma nelle aree cerebrali coinvolte, il che potenzialmente conferisce un vantaggio competitivo ai gruppi neuronali sincronizzati con l'attenzione nell'attivazione dei neuroni postsinaptici
- Coerenza selettiva: la coerenza ritmica, inclusa quella in banda gamma, è fondamentale per la connettività effettiva e per implementare la comunicazione selettiva tra le aree cerebrali. Questa sincronizzazione in banda gamma è associata alla selezione attenzionale del rispettivo stimolo.
- Controllo dell'attivazione neuronale: la sincronizzazione in banda gamma assicura che i modelli di attivazione presinaptica arrivino ai neuroni postsinaptici in modo coordinato, creando sequenze di eccitazione breve e inibizione più lunga per trasmettere rappresentazioni specifiche ed escludere input concorrenti.

2.6 ipotesi di Pulvinar come coordinatore per la comunicazione corticale

L'instradamento selettivo delle informazioni tra le aree neocorticali è importante per un'efficiente comunicazione specifica del compito . Poiché è impossibile per il cervello elaborare simultaneamente tutte le informazioni sensoriali in arrivo, è fondamentale migliorare l'elaborazione delle informazioni più rilevanti per il compito da svolgere, ignorando allo stesso tempo le informazioni irrilevanti o che distraggono. Questo processo di attenzione selettiva modula l'attività neurale sia nelle aree visive precoci sia in quelle a valle .

È stato appurato che le oscillazioni alfa siano controllate internamente in termini di fase e ampiezza, dove il controllo serve a sincronizzare la fase delle oscillazioni tra le diverse regioni e a modulare il grado di inibizione pulsata. Diversi studi hanno dimostrato che nelle oscillazioni alfa, fase e ampiezza possono essere modulate in previsione di stimoli rilevanti o

irrilevanti, indicando che l'attività oscillatoria alfa è effettivamente sotto controllo interno.

Poiché i compiti e gli obiettivi sono rappresentati in aree corticali di ordine superiore, è necessario un meccanismo attraverso il quale queste aree di ordine superiore possano influenzare l'elaborazione delle informazioni nelle aree di ordine inferiore. Come citato precedentemente le oscillazioni corticali sono state collegate al processo di comunicazione tra due aree cerebrali. E' stato studiato da Quax et al. [19] come una terza area possa controllare la comunicazione tra altre due aree cerebrali. I risultati suggeriscono che il pulvinar, con le sue connessioni diffuse con quasi tutte le aree della corteccia visiva, possa essere un candidato ideale per coordinare la comunicazione tra le diverse aree corticali. Inoltre, l'attività in banda alfa proveniente dal pulvinar può potenziare o sopprimere l'attività nella corteccia, influenzando la comunicazione cortico-corticale. In sintesi, il controllo top-down della comunicazione corticale permette di combinare i diversi input provenienti dalle diverse aree corticali in base alla richiesta cognitiva, facilitando così un'elaborazione selettiva delle informazioni e un'efficiente comunicazione inter-areale. Quest'area potrebbe avere anche un ruolo centrale nell'elaborazione preventiva delle informazioni sensoriali più rilevanti per il compito da svolgere. Secondo gli studi svolti da Quax et al. , l'attività in banda alfa del pulvinar, che può influenzare le oscillazioni alfa nelle aree corticali, comporta un allineamento delle oscillazioni gamma tra le aree coinvolte. Questo allineamento delle oscillazioni alfa e gamma tra le aree corticali, facilitato dall'attività in banda alfa proveniente dal pulvinar, potenzia l'efficienza della trasmissione delle informazioni e la comunicazione inter-areale.

Le ipotesi del controllo interno delle onde in banda alfa, si basano su due meccanismi complementari: oscillazioni alfa controllate dalle connessioni di feedback neocorticali e di feedforward. Markov et al hanno notato che le popolazioni di neuroni coinvolte nelle vie di feedforward (ovvero percorsi di trasmissione di informazioni neurali nel sistema nervoso che si muovono lungo una direzione specifica, trasferendo l'informazione alle regioni cerebrali superiori, inviando quindi informazioni in avanti lungo una catena

sequenziale) e feedback (ovvero il percorso di comunicazione che coinvolge un flusso di informazioni all'indietro, per fornire segnali di correzione e modulazione per regolare l'attività neuronale nelle aree cerebrali precedenti) sono segregati in diversi strati corticali del sistema visivo. Un esempio è il caso di connessione tra V1 e V4: la via di feedforward si origina negli strati sopragranulari di V1 e nei granulari target e sopragranulari di V4 ; la via di feedback da V4 ha origine negli strati sopragranulari e infragranulari e negli strati sopragranulari target e infragranulari , in V1. Secondo questo modello, le oscillazioni alfa sopragranulari e/o infragranulari (dove è stata osservata maggiore attività alfa[15]) dovrebbero esercitare un'influenza inibitoria fasica sulla grandezza gamma, che si è dimostrata preponderante negli strati granulare e/o sopragranulare [16]. Questi schemi di connettività cerebrale strutturati svolgono, dunque, un ruolo cruciale nell'organizzazione dell'attività neuronale, in particolare nell'attività oscillatoria locale.

La sincronizzazione nella banda alfa, eseguita dal pulvinar, tra le regioni cerebrali avviene modulando il feedback proveniente dalle regioni di ordine superiore dell'area di ordine inferiore.

In conclusione, comprendere il ruolo del pulvinar e dell'attività in banda alfa nella comunicazione corticale fornisce importanti spunti per studiare come il cervello integra e elabora le informazioni provenienti da diverse regioni corticali, migliorando così la nostra conoscenza sulla complessa rete di comunicazione all'interno del cervello.

Resta da capire meglio come le oscillazioni alfa e gamma sono generate dal punto di vista fisiologico e come la loro interazione sia implementata a livello di microcircuito. Si ritiene che le oscillazioni alfa coinvolgano i neuroni inibitori per attivare impulsi di inibizione ogni 100ms. Da studi recenti [17, 18] forti candidati sono le cellule somatostatiche (hanno un ruolo cruciale nella regolazione dell'attività neuronale e nell'omeostasi del cervello) impiegate con connessioni laterali, o neuroni fast spiking translaminari (ovvero un tipo specifico di neurone che ha la capacità di generare impulsi elettrici ad alta frequenza e in modo rapido e preciso; nominati "translaminari" poiché inviano le loro proiezioni lungo l'asse verticale della corteccia cerebrale) impegnati dai neuroni dello strato 6 o

anche cellule piramidali dello strato 5. Occorrono però ulteriori indagini per valutare il loro comportamento durante le oscillazioni alfa, ponendo anche forte attenzione alle connessioni laterali e talamo.

CAPITOLO 3

3 DOVE SI GENERANO LE OSCILLAZIONI ALFA

L'attenzione è stata descritta per la prima volta da William James come segue: *"Tutti sanno cos'è l'attenzione. È la presa di possesso da parte della mente, in forma chiara e vivida, di uno tra quelli che sembrano diversi oggetti o linee di pensiero simultaneamente possibili. La focalizzazione, la concentrazione della coscienza sono la sua essenza. Implica il ritiro da alcune cose per occuparsi efficacemente di altre, ed è una condizione che ha un vero e proprio opposto nello stato confuso, stordito, dispersivo che in francese si chiama distrazione e in tedesco Zerstreutheit"*. (James, 1890). Partendo da questa definizione iniziale di attenzione, Posner ha proposto la teoria dello spotlight dell'attenzione visiva, secondo la quale il cervello umano, come un riflettore o un "faro", può concentrarsi su determinati input sensoriali o aree cognitive mentre ne trascura altri. Questa allegoria dell'attenzione come riflettore presuppone che l'attenzione abbia un grado limitato di flessibilità. Il riflettore dell'attenzione può essere spostato da una posizione all'altra, indipendentemente dalla posizione degli occhi, ma per il resto resta statico. Il modello di attenzione come riflettore appena citato, ha dominato per molto tempo, ma già nel 1979 Shulman et al. hanno proposto una visione dinamica, ovvero come un meccanismo attivo di selezione delle informazioni dell'attenzione in cui vengono campionate in modo seriale le informazioni visive di interesse, aprendo così la possibilità per il sistema visivo di seguire in modo successivo più stimoli nel tempo. Progressivamente quindi è stata introdotta l'idea di un riflettore attenzionale più dinamico, che massimizza l'assunzione di informazioni, attraverso un campionamento accelerato delle posizioni spaziali rilevanti per il compito. Considerando dunque questi spostamenti del riflettore attenzionale, un quesito da porsi è "cosa guida la sua esplorazione della scena visiva?".

Quando cerchiamo un oggetto, di solito utilizziamo indizi come il colore, la forma, la dimensione, la consistenza, ecc. La teoria dell'integrazione delle caratteristiche (Treisman & Gelade, 1980) propone che la selezione visiva, quando si cerca qualcosa, avvenga in due fasi distinte. Il primo è uno stadio pre-attentivo che identifica automaticamente i diversi elementi di un campo visivo che condividono una determinata caratteristica distintiva e che emergono dallo sfondo. La seconda fase richiede un riflettore di attenzione focalizzata che scorre in serie la scena visiva per identificare l'oggetto target sulla base di una combinazione delle sue caratteristiche distintive. Da un punto di vista funzionale, questa funzione cognitiva recluta, sia nel cervello umano che in quello dei primati non umani, un insieme specifico di aree prefrontali e parietali in connessione reciproca con le aree visive striate. L'integrazione delle caratteristiche coincide con l'idea che la selezione attentiva derivi dall'interazione funzionale tra il controllo top-down (le variazioni dell'ampiezza delle oscillazioni alfa possono essere controllate da fattori top-down e utilizzate per dirigere l'attenzione), diretto verso gli elementi visivi di maggiore rilevanza comportamentale, e il controllo bottom-up, diretto verso gli elementi di maggiore salienza visiva [14] al centro della quale si trova una rete parieto-frontale.

3.1 ipotesi di generazione di onde nella percezione visiva

Prove convergenti dimostrano che il corpo prefrontale (PFC) e in particolare i campi oculari frontali (FEF) sono al centro del controllo dell'attenzione. In particolare, l'inattivazione della FEF compromette selettivamente l'orientamento dell'attenzione, mentre la micro-stimolazione della FEF migliora selettivamente l'orientamento dell'attenzione e la successiva percezione visiva.

Risultati recenti dimostrano che lo spotlight (riflettore attentivo) dell'attenzione pre frontale può in realtà implementare sia il potenziamento che la soppressione dell'elaborazione delle informazioni spaziali, a seconda dello stimolo da elaborare. In particolare, più un'informazione visiva

rilevante per il compito è vicina al riflettore dell'attenzione, più è potenziata la rappresentazione neuronale associata. Al contrario, più un'informazione visiva irrilevante per il compito è vicina al riflettore dell'attenzione, più la sua rappresentazione neuronale è soppressa. Nel complesso, quindi, il riflettore attenzionale prefrontale attua congiuntamente meccanismi di selezione e di soppressione.

E' stato ampiamente dimostrato che i campi oculari frontali, nella corteccia prefrontale, sono all'origine del controllo dell'attenzione. Data quindi l'evidenza comportamentale che l'attenzione campiona ritmicamente una e più posizioni spaziali, è logico identificare, nella corteccia prefrontale, una funzionalità ritmica che cooperi con il campionamento attenzionale e che abbia origine nella regione corticale prefrontale FEF. Il riflettore attenzionale prefrontale ritmico alfa soddisfa questi requisiti, in quanto la prestazione ottimale nell'individuazione del bersaglio è vincolata in fase al ritmo alfa del riflettore attenzionale prefrontale (Gaillard et al., 2020). E' fortemente supportato che questo campionamento ritmico di esplorazione alfa da parte del riflettore attenzionale prefrontale nasca all'interno della FEF e si propaga alla corteccia parietale, extrastriata e striata per esplorare e sfruttare la mappa visiva corticale organizzata topograficamente.

Da un punto di vista neurofisiologico si è visto che l'attenzione è servita da una rete fronto-parietale centrale. La connettività funzionale tra queste due regioni corticali implementa il coordinamento dell' attenzione. In particolare, le risposte neuronali sono più rapide nella corteccia parietale che in quella prefrontale durante l'elaborazione di stimoli ad alta rilevanza (attenzione dal basso verso l'alto), mentre l'inverso si osserva per stimoli con bassa salienza (attenzione dall'alto verso il basso). La rete fronto-parietale pertanto, gestisce l'elaborazione visiva nelle aree visive striate ed extrastriate inferiori , migliorando l'elaborazione di alcuni stimoli e sopprimendo quella di altri.

3.2 ipotesi generazione onde alfa in generale

L'origine del ritmo alfa nel cervello non è ancora completamente compresa e rimane oggetto di dibattito e ricerca attiva. Tuttavia ci sono diverse ipotesi

riguardo alla sua generazione. Da decenni, studiosi come Hans Berger, Adrian Matthews, hanno documentato la presenza del ritmo alfa nelle regioni parietali e occipitali del cervello durante gli stati di rilassamento e occhi chiusi.

Un insieme di teorie propone che il ritmo alfa possa derivare da una combinazione di fattori, quali:

- l'interazione tra il talamo e la corteccia cerebrale, secondo cui le onde alfa si verificano quando il talamo blocca temporaneamente l'ingresso di informazioni sensoriali alla corteccia durante stati di rilassamento o occhi chiusi.

- l'attività sincronizzata delle regioni parietali e occipitali

- i meccanismi di inibizione laterale tra le regioni cerebrali, che propone che il ritmo alfa sia il risultato di un'inibizione laterale tra le regioni della corteccia cerebrale. In breve, durante lo stato di rilassamento, alcune regioni della corteccia cerebrale potrebbero inibire l'attività delle regioni circostanti portando alla generazione delle onde alfa.

Esiste anche un insieme di teorie che propone che le reti neurali oscillanti, presenti all'interno della corteccia cerebrale, possano contribuire alla generazione del ritmo alfa, le quali emergono dalla sincronizzazione delle attività neuronali in queste reti. Altri invece attribuiscono la nascita del ritmo alfa causata da onde di disturbo generate nella corteccia cerebrale durante stati di rilassamento.

E' importante notare che queste ipotesi non sono necessariamente esclusive l'una dall'altra e potrebbero interagire in modi complessi per determinare la generazione del ritmo alfa nel cervello.

CONCLUSIONI:

I metodi o protocolli sperimentali progettati per investigare e manipolare l'attenzione in contesti di ricerca neuro-scientifica, hanno dimostrato che le fluttuazioni dell'ampiezza delle oscillazioni alfa non sono casuali, ma possono essere controllate da fattori top-down. Le variazioni della potenza alfa locale indotte dall'attenzione sono state ampiamente considerate un

meccanismo per dirigere l'attenzione: le informazioni irrilevanti vengono filtrate dall'aumento della potenza alfa nelle regioni associate all'elaborazione di queste informazioni. In breve la funzione dell'oscillazione in banda alfa emerge facilmente con la presentazione di un indizio direzionale che informa se un bersaglio sarà presentato nel campo visivo destro o sinistro, l'attività alfa aumenta nell'emisfero occipitale controlaterale alla presentazione del distrattore rispetto all'attività alfa controlaterale alla presentazione del bersaglio. Allo stesso modo, quando un indizio indica se il bersaglio imminente sarà presentato in modo alitativo o visiva, l'attività alfa prima della presentazione dello stimolo mostra un aumento o una diminuzione nella corteccia occipitale, rispettivamente, mentre un effetto equivalente- opposto è osservato nella corteccia uditiva.

Le considerazioni presentate in questo elaborato di tesi hanno una serie di implicazioni, che offrono promettenti strade per la ricerca futura. La comprensione completa dell'attività alfa potrebbe portare a strategie più efficaci per migliorare l'attenzione, sviluppare interventi terapeutici mirati, ottimizzare le interfacce uomo-macchina e migliorare i metodi di insegnamento per favorire un apprendimento più efficace e personalizzato. In aggiunta, aver individuato il ruolo del pulvinar e dell'attività in banda alfa nella comunicazione corticale, fornisce importanti spunti per studiare come il cervello integra e elabora le informazioni provenienti da diverse regioni corticali, migliorando così la nostra conoscenza sulla complessa rete di comunicazione all'interno del cervello.

Ulteriori ricerche, dunque, potrebbero portare a una migliore comprensione del ruolo meccanicistico dell'attività cerebrale oscillatoria e delle dinamiche neuronali che controllano l'attenzione visiva, offrendo prospettive interessanti per la comprensione della percezione visiva e dell'attenzione.

Le implicazioni pratiche di questi studi potrebbero riguardare la comprensione e il trattamento dei disturbi visivi, poiché essi forniscono una base teorica per comprendere come il cervello organizza e priorizza le informazioni visive e lo sviluppo di nuove terapie. Inoltre, le intuizioni di questi studi, potrebbero essere utilizzate per migliorare le tecnologie di realtà

virtuale e aumentata, poiché una migliore comprensione dell'organizzazione delle informazioni visive potrebbe portare a sviluppi più efficaci in questi campi. Le prospettive future per la ricerca sull'organizzazione delle informazioni visive nel cervello, basate su una completa comprensione delle onde alfa, potrebbero includere prove elettrofisiologiche di codifica di fase nel sistema visivo, nonché ulteriori indagini sull'estensione spaziale della sincronizzazione alfa e sulla valutazione dell'accoppiamento tra fase alfa e potenza gamma

Più in generale le scoperte empiriche sul ruolo delle oscillazioni neuronali nella comunicazione cerebrale offrono una prospettiva innovativa per esplorare i meccanismi neurali sottostanti ai processi cognitivi e aprono nuove strade per la ricerca e lo sviluppo di teorie cognitive avanzate quali:

1. Migliore comprensione della comunicazione interregionale: evidenziato che le oscillazioni neuronali hanno un ruolo fondamentale nella comunicazione tra le regioni cerebrali, questo aiuta a spiegare come le informazioni vengano trasmesse e integrate all'interno del cervello, fornendo una base per comprendere i processi cognitivi complessi.
2. Sviluppo di modelli teorici più accurati: le nuove scoperte sul ruolo delle oscillazioni neuronali consentono di sviluppare modelli teorici più accurati che tengano conto della dinamica delle reti neurali. Questi modelli possono aiutare a predire e spiegare i meccanismi sottostanti a vari processi cognitivi.
3. Applicazioni in neurotecnologie: la comprensione approfondita della comunicazione cerebrale attraverso le oscillazioni neuronali può informare lo sviluppo di nuove tecnologie nel campo della neuroscienza, come la stimolazione cerebrale non invasiva o la progettazione di interfacce cervello-computer più efficaci.
4. Implicazioni per la salute mentale: la ricerca sulle oscillazioni neuronali potrebbe avere implicazioni per la comprensione e il trattamento di disturbi cerebrali e psichiatrici. La disfunzione delle oscillazioni neuronali è stata associata a condizioni come l'epilessia, il morbo di Parkinson e la schizofrenia.

In questo elaborato si è cercato di fornire quindi un quadro dettagliato di come le oscillazioni neurali, con particolare riguardo per le oscillazioni alfa, influenzino l'organizzazione delle informazioni visive e non solo nel cervello, con implicazioni pratiche e prospettive future per la ricerca in questo campo.

BIBLIOGRAFIA:

- [1] Buzsaki, G. e Draguhn, A. (2004) Oscillazioni neuronali nelle reti corticali .
Science 304, 1926-1929
- [2] Arnal, L.H. e Giraud, A.L. (2012) Oscillazioni corticali e previsioni sensoriali .
Trends Cogn. Sci. 16, 390-398
- [3] Kliemish W. (2012) Oscillazioni in banda alfa, attenzione e accesso controllato
alle informazioni memorizzate
- [4] Ole Jensen, Bart Gips, Til Ole Bergmann* e Mathilde Bonnefond (2014) La
codifica temporale organizzata da oscillazioni alfa e gamma accoppiate dà priorità
all'elaborazione visiva
- [5] Corentin Gaillard Suliann Ben Hamed (2020) Le basi neurali dell'attenzione
spaziale e dei ritmi percettivi
- [6] Wolfgang Klimesch, Paul Sauseng, Simon Hanslmay (2007) Oscillazioni alfa
dell'EEG: L'ipotesi dell'inibizionetemporizzazione
- [7] Bruyns-Haylett et al., 2017
- [8] Fries Pascal (2015) Ritmi per la cognizione: La comunicazione attraverso la
coerenza
- [9] Fries 2005
- [10] Bosamn et al 2012
- [11] Bonnefond Mathilde, Sabine Kastner e Ole Jensen (2017) Comunicazione tra
aree cerebrali basata su oscillazioni annidate
- [12] Ray e Munsell, 2010; Hadjipapas et al. 2015
- [13] Ole Jensen , Mathilde Bonnefond e Rufin VanRullen (2012) Un meccanismo
oscillatorio per dare priorità a stimoli salienti non presidiati

[14] Bisley & Goldberg, 2006; Gottlieb et al, 1998; Ibos et al., 2013; Katsuki & Constantinidis, 2013

[15] Hatgens et al 2015

[16] Bollimunta et al. 2008, 2011; Buffalo et al. 2011; Maier et al 2012, Spaak et al 2012, van Kerkoerle et al. 2014, Dougherty et al 2015

[17] Zhang et al 2014

[18] Olsen et al 2012, Bortone et al 2014 Bunchanan et al 2012

[19] Silvan Quax, Ole Jensen , Paul Tiesinga Controllo dall'alto verso il basso della comunicazione corticale in banda gamma attraverso gli spostamenti di fase del ritmo alfa indotti dal pulvinar