

GERMANA PARETI

LE RADICI LONTANE DELLA NEUROSCIENZA  
DELLE RETI

ESTRATTO

da

PHYSIS

Rivista Internazionale di Storia della Scienza

2017/1-2 ~ a. 52

Le radici filosofiche della psicologia e i primi psicologi italiani

A cura di Guido Cimino e Piero Di Giovanni



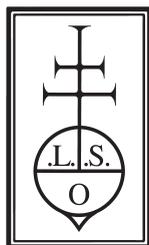
Leo S. Olschki Editore  
Firenze

# PHYSIS

RIVISTA INTERNAZIONALE DI STORIA DELLA SCIENZA

VOL. LII  
NUOVA SERIE

2017



LEO S. OLSCHKI EDITORE  
FIRENZE

# PHYSIS

RIVISTA INTERNAZIONALE DI STORIA DELLA SCIENZA

*pubblicata dalla*

DOMUS GALILÆANA DI PISA

*in collaborazione con*

SOCIETÀ ITALIANA DI STORIA DELLA SCIENZA

SEMINARIO DI STORIA DELLA SCIENZA DELL'UNIVERSITÀ DI BARI

DIREZIONE E REDAZIONE

(EDITORS)

*Direttore responsabile (Senior Editor):* VINCENZO CAPPELLETTI.

*Direttore (Editor):* GUIDO CIMINO.

*Comitato direttivo (Editorial Board):* NINO DAZZI, MAURO DI GIANDOMENICO, PAOLO FREGUGLIA, CARLO MACCAGNI, GIULIANO PANCALDI, RAFFAELLA SIMILI.

*Responsabile delle recensioni (Book Reviews Editor):* ANTONINO TRIZZINO.

*Redazione (Editorial Office):* SILVIA DEGNI, BARBARA OLSON, ANTONINO TRIZZINO.

CONSIGLIO SCIENTIFICO

(ADVISORY EDITORS)

EVANDRO AGAZZI, GIULIO BARSANTI, ENRICO BERTI, JED BUCHWALD, PAOLO CASINI, CATHERINE CHEVALLEY, SALVO D'AGOSTINO, JEAN DHOMBRES, FRANCOIS DUCHESNEAU, MARIA ROSARIA EGIDI, DIETRICH VON ENGELHARDT, PAOLO GALLUZZI, ENRICO GIUSTI, ROBERT HALLEUX, JOHN L. HEILBRON, GERALD HOLTON, EBERHARD KNOBLOCH, SANDRA LINGUERRI, GEOFFREY LLOYD, RENATO MAZZOLINI, LUIGI PEPE, MARCELLO PERA, WILLIAM R. SHEA, MAURIZIO TORRINI.

Direzione: Domus Galilaeana - via S. Maria 26 - 56100 Pisa - Tel. +39.050.23726

Redazione: Dipartimento di Psicologia dei Processi di Sviluppo e Socializzazione -

Università di Roma «La Sapienza» - Via dei Marsi, 78 - 00185 Roma - Italy

E-MAIL: [guido.cimino@uniroma1.it](mailto:guido.cimino@uniroma1.it)

Ogni articolo è sottoposto alla valutazione anonima di due esperti.

Each article is submitted to a double-blind scholarly peer review.

## SOMMARIO

### *Le radici filosofiche della psicologia e i primi psicologi italiani*

M.A. RANCADORE, Elementi di psicologia empirica in Aristotele e Pomponazzi. . . . .	pag.	1
N. ALLOCCA, L'errore di Damasio: cervello, emozione e cognizione in Descartes . . . . .	»	19
P. DI GIOVANNI, Spinoza e la teoria delle affezioni. . . . .	»	51
C. GENNA, Hobbes tra filosofia e psicologia. . . . .	»	65
A. FUNDARÒ, Hume e la teoria delle passioni . . . . .	»	81
M.T. PANSERA, Kant 'psicoterapeuta morale': le malattie dell'anima tra antropologia, psicologia ed etica. . . . .	»	93
M. SINATRA, Il pensiero materialista all'origine della psicologia scientifica. Moleschott, Schiff, Herzen e i primi esperimenti di psicofisiologia in Italia . . . . .	»	111
S. DEGNI, Il contesto filosofico-scientifico della psicologia di Gabriele Buccola . . . . .	»	135
E. CICCIOLO, R. FOSCHI, Giuseppe Sergi tra pensiero positivista e impegno politico . . . . .	»	169
G. SAVA, I presupposti filosofici ed epistemologici della psicologia di Antonio Aliotta . . . . .	»	193
G.P. LOMBARDO, G. MORGESE, La comparsa della malattia mentale in età evolutiva tra freniatria e neuro-psichiatria: la <i>dementia praecocissima</i> di Sante De Sanctis. . . . .	»	221
G. CIMINO, R. FOSCHI, Clinical psychology and psychotherapy in Italy during the second half of the 20 <sup>th</sup> century . . . . .	»	247

G. CECCARELLI, <i>Counseling</i> , educazione, orientamento, psicologia: l'intreccio delle origini nel contesto nordamericano . . .	pag. 271
G. PARETI, Le radici lontane della neuroscienza delle reti . . . . .	» 293
<i>Note e discussioni</i>	
M.A. RANCADORE, Jean-Paul Sartre tra fenomenologia e psicologia . . . . .	» 317
<i>Essay Review</i>	
M. SGARBI, Renaissance Aristotelianism and the Scientific Revolution. . . . .	» 329
<i>Recensioni</i>	
F. ZAMPIERI, <i>Il metodo anatomico-clinico fra meccanicismo ed empirismo. Marcello Malpighi, Antonio Maria Valsalva e Giovanni Battista Morgagni</i> (M. Lando) – M.T. MONTI, <i>Storie di animali chiusi nell'aria. Spallanzani e la respirazione in vita e in morte</i> (P.D. Accendere) – G. COSMACINI, <i>Medicina e rivoluzione. La rivoluzione francese della medicina e il nostro tempo</i> (E. Giora) – A. DE PALMA, G. PARETI, <i>Vitalismo o meccanicismo? I fenomeni della vita e la fisiologia europea del secolo XIX</i> (M. Vagnetti) – F.P. Raimondi, <i>Dalla ragione assoluta alla razionalità storica. Filosofia senza essere ed essenza</i> (G. Sava) . . . . .	» 347

## LE RADICI LONTANE DELLA NEUROSCIENZA DELLE RETI

GERMANA PARETI\*

*Università degli Studi di Torino*

*Ibfm, CNR, Segrate – Milano*

RIASSUNTO – Dalla fine del secolo scorso ha preso piede, nell’ambito delle neuroscienze, lo studio del cervello inteso come una struttura *network* di elevata connettività, la cui organizzazione sarebbe deputata a contenere i costi dello sviluppo neuronale in termini di spazio, di tempistica (nella trasmissione dell’informazione) e finanche di ‘materiale’ impiegato nella formazione e nel mantenimento delle cellule nervose e delle popolazioni neuronali. Nel presente lavoro ci si propone di indagare le fonti delle idee che i neuroscienziati hanno preso a prestito, ispirandosi non soltanto alla biologia evolutivista, ma anche alle moderne teorie sociali, al pensiero economico e alla filosofia antica e moderna. Oltre al contributo dei padri fondatori della neuroanatomia e neurofisiologia tra Otto e Novecento (Ramón y Cajal e Lorente de Nó), si rinvierà all’opera ‘topologica’ dei matematici settecenteschi (Leibniz, Eulero) e a teorie economiche di impostazione matematica (Pareto), che fornirono concetti e metodi alla teoria delle reti neurali e alla formulazione dei criteri organizzativi che, a livello cellulare, regolano la nascita e la crescita delle connessioni neuronali. Infine, la concezione della connettività sottesa al cervello a riposo rinvia ai classici, dallo stoicismo a William James, passando per Kant.

DA KANT ALLA CONNETTOMICA. LE LEGGI DELL’ECONOMIA DI RAMÓN Y CAJAL

Già nell’*Histologie du système nerveux* del 1909, traduzione francese della *Textura del Sistema Nervioso del Hombre y de los Vertebrados* (1899-1904) a ope-

---

\* Germana Pareti, Dipartimento di Filosofia e Scienze dell’Educazione, Università di Torino, Via Sant’Ottavio 20, 10124 Torino – germana.pareti@gmail.com.

*Ringraziamenti.* Si ringrazia Antonio G. Zippo per la revisione del testo.

ra del suo amico Léon Azoulay, il neurofisiologo spagnolo, premio Nobel (1906) Santiago Ramón y Cajal dedicava più di un paragrafo alle leggi di 'economia dello spazio, del tempo e della materia' del sistema nervoso. Il concetto dell'economia nella struttura e nelle funzioni del cervello era così importante per Cajal da indurlo a modificare con alcune varianti la legge della polarizzazione dinamica da lui introdotta. Difatti Cajal era convinto che le posizioni delle cellule nervose, i prolungamenti, le direzioni del cilindrasse ecc. non fossero effetto del caso né tantomeno «cosa insignificante», ma che tutta quell'organizzazione fosse «perfettamente regolata» al punto di costituire un «fine vantaggioso» per l'organismo umano e animale.<sup>1</sup> Per Cajal non era facile accettare che quella disposizione delle cellule e dei loro prolungamenti fosse l'esito banale di semplici meccanismi evolutivi. La morfologia e la topologia cellulare sembravano obbedire a regole precise e a un «fine utilitaristico». Difatti, tutte le conformazioni e gli 'adattamenti' morfologici del neurone apparivano regolati da leggi di economia, da considerarsi come le cause finali delle variazioni della forma persino degli stessi organi del sistema nervoso.

Un esempio del risparmio 'temporale' era stato scoperto da Cajal nel fenomeno della unipolarità riscontrato nelle cellule gangliari del rachide nei mammiferi, laddove grazie alla disposizione diretta e rettilinea, il percorso della conduzione sensitiva diventava assai più breve, privo di sinuosità. Questo traguardo era stato raggiunto progressivamente, e perfezionato grazie all'evoluzione e alla selezione naturale. Altri esempi di rettilineità si potevano trovare nella sostanza bianca del cervello e del midollo spinale, nelle biforcazioni delle fibre nervose, le quali rivelavano un risparmio di tempo, che si concretava in un cammino più corto e più diretto per la trasmissione nervosa. Altre disposizioni delle cellule e dei loro prolungamenti denotavano un risparmio 'di materia' nella sostanza protoplasmatica, che economizzava, eliminando i 'tragitti inutili' a carico di assoni, dendriti ecc. di taluni neuroni di cervello e cervelletto. Per questo motivo, accadeva in qualche caso che la legge di economia 'avesse il comando' sul luogo di origine degli assoni: per esempio, nei neuroni dei lobi ottici di uccelli e rettili, i cilindri si emergevano non dal corpo cellulare, bensì dalla parte superiore del dendrite, vale a dire nel punto più conveniente per una rapida trasmissione degli impulsi nervosi. Era però evidente che con questa soluzione il corpo cellulare perdeva di importanza: non era più il 'centro d'azione' del neurone, e la corrente nervosa, da *cellulipeta*, diventava *axipeta* e *dendrifuga*, cioè diretta

---

<sup>1</sup> S. RAMÓN Y CAJAL, *Histologie du système nerveux de l'homme et des vertébrés*, tome I, Paris, Maloine, 1909, p. 138.

all'assone senza passare per il corpo cellulare. La stessa collocazione del nucleo nel corpo del neurone si giustificava per ragioni di spazio, in quanto nel soma scarseggiano le arborizzazioni, e quindi c'è più spazio a disposizione.

La natura mostrava di 'economizzare', abbreviando la distanza del conduttore e rendendo più rapida la trasmissione delle correnti nervose indotte dall'estremità periferica del dendrite che genera l'assone. Infine, in qualsiasi punto del sistema nervoso, i corpi e i prolungamenti neuronali sono disposti in maniera tale da occupare il minor spazio possibile, senza alcun vuoto, ma senza con ciò diminuire l'estensione delle superfici di contatto, cioè le connessioni cellulari.<sup>2</sup> Per ottenere questo risultato, sembrava che la natura avesse escogitato uno stratagemma, e cioè far alloggiare il soma, che costituisce la parte più voluminosa del neurone, nelle regioni più povere di espansioni e arborizzazioni. Di qui derivava la disposizione stratificata delle cellule nervose non solo del cervello e del cervelletto, ma anche della retina, dove la legge di economia dello spazio era contemplata con «minuzia rigorosa».<sup>3</sup>

Sulla base di queste osservazioni Cajal arrivava dunque a formulare un principio che era già stato proposto nel 1896 dal neuroanatomista ungherese Michael von Lenhossék nelle sue *Histologische Untersuchungen* sui lobi ottici dei cefalopodi,<sup>4</sup> e che nell'*Histologie* veniva così distillato: «In ogni cellula, la forma e la posizione del corpo sono indifferenti, poiché variano secondo le esigenze della legge di economia dello spazio»,<sup>5</sup> mentre l'unico criterio per distinguere la tipologia dei neuroni consiste nel conoscere la sistemazione e le connessioni delle ramificazioni dendritiche e assionali, le sole caratteristiche che sono identiche all'interno di ciascuna specie cellulare nervosa.

A un certo punto, Cajal si prendeva una piccola soddisfazione nei confronti di due italiani, padri della neurologia, Eugenio Tanzi ed Ernesto Lugaro, i quali pur avendo riconosciuto l'esistenza delle leggi economiche, non ne ammettevano la rilevanza. Difatti, nel 1897, recensendo sulla «Rivista di Patologia nervosa e mentale» le *Leyes de la morfologia y dinamismo de las células nerviosas* di Cajal, Tanzi interveniva sulla legge di polarizzazione dinamica formulata dal neurofisiologo spagnolo, e osservava che la 'variante' di Cajal (che mirava a lasciare da parte il corpo cellulare, sostenendo che la corrente nervosa si trasmette direttamente alle propaggini in tutti

<sup>2</sup> *Ivi*, p. 147.

<sup>3</sup> *Ivi*, p. 148.

<sup>4</sup> M. VAN LENHOSSÉK, *Histologische Untersuchungen am Sehappen der Cephalopoden*, «Archiv für mikroskopische Anatomie», XLVII, 1896, pp. 45-120.

<sup>5</sup> S. RAMÓN Y CAJAL, *Histologie du système nerveux*, cit. in nota 1, pp. 148-149.

i neuroni, il cui assone parte dai dendriti) non era poi così necessaria.<sup>6</sup> E soprattutto non vedeva quale vantaggio comportasse l'esclusione della cellula relativamente al processo funzionale del passaggio della corrente in nome delle due economie di tempo e di materia. Se pure c'era un'economia, la percorrenza si riduceva di ben poco (un terzo o un quarto), vale a dire si trattava di un piccolo segmento tra la cellula e il punto di origine del prolungamento nervoso, e non dell'intera lunghezza del neurone. Lungo la stessa linea di pensiero, Lugaro, all'epoca aiuto di Tanzi nella Clinica psichiatrica di Firenze, era intervenuto con una ben più estesa e articolata comunicazione nel «Monitore zoologico italiano» dello stesso anno.<sup>7</sup> Per Lugaro non sempre si otteneva un risparmio di tempo, ma semmai di materia protoplasmatica. Se si realizzava, l'economia temporale riguardava solo il dendrite da cui aveva origine l'assone; nelle altre ramificazioni, invece, si verificava una perdita di tempo; i casi in cui l'assone nasce a distanza dal corpo cellulare non si riferivano però alle specie animali situate in alto nella gerarchia zoologica, mentre erano frequenti perlopiù negli invertebrati.<sup>8</sup>

A commento delle obiezioni dei due italiani, Cajal osservava che essi non riconoscevano l'importanza come 'cause teleologiche' di certe disposizioni morfologiche: da una parte, condividevano 'lo spirito' della legge di economia della materia che regna sovrana nella struttura degli organi del sistema nervoso; da un'altra parte, tuttavia, erano convinti di poter negare la legge di economia dei tempi di conduzione, osservando che le distanze risparmiate erano ben poca cosa, addirittura insignificanti e di nessuna utilità a favore della velocità di trasmissione dell'impulso nervoso. Ma Cajal controbatteva di essere stato egli stesso il primo a sottolineare che si trattasse di un profitto minimo in termini di distanza. Nondimeno, la natura crea l'insieme a partire dall'infinitamente piccolo, e c'è da aspettarsi che le sue operazioni in fatto di economia debbano realizzarsi su una scala estremamente ridotta. Da ultimo, trattandosi di estese catene neuronali dinamicamente legate insieme, quella infinitesima economia della singola cellula alla lunga non è affatto trascurabile, e alla fine avrà un certo valore. Per finire, Cajal ricordava un principio fondamentale in filosofia della scienza, secondo il quale una teoria scientifica può considerarsi confutata solo quando si disporrà di un'altra in grado di gettar luce su un insieme maggiore di fatti, o di spiegarli in maniera più semplice, elegante e convincente. Né Lugaro

<sup>6</sup> E. TANZI, Recensione a S. RAMÓN Y CAJAL, *Leyes de la morfología y dinamismo de las células nerviosas*, «Rivista di Patologia nervosa e mentale», II, 1897, pp. 131-133.

<sup>7</sup> E. LUGARO, *A proposito di alcune varianti alla formula della "polarizzazione dinamica"*, «Monitore zoologico italiano», VIII, 1897, pp. 79-90.

<sup>8</sup> *Ivi*, p. 84.

né il suo maestro Tanzi al momento erano arrivati a formulare una nuova teoria con queste caratteristiche.

Cajal ammetteva che ai fenomeni evolutivi spettasse una parte notevole dell'influenza sulle disposizioni morfologiche. Tuttavia, pur riuscendo a «raccontarci come una conformazione arriva a essere quella che è»,<sup>9</sup> l'istogenesi non è in grado di rivelare la causa teleologica o il motivo utilitaristico che determinano come i meccanismi dell'evoluzione dell'embrione «si mettano al servizio» del nuovo particolare anatomico. In nota, avvertiva che i concetti di 'fine', 'disegno', 'perfezionamento' erano solo espressioni consacrate dall'uso. Infatti restava convinto che non esistesse alcuna direzione intenzionale o piano prestabilito nell'evoluzione, e che prevalgono solo quegli adattamenti e variazioni, che si rivelano vantaggiosi nella lotta per la sopravvivenza. Quindi le stesse forme di economia da lui descritte erano da intendersi come variazioni utili all'animale nel corso della sua evoluzione filogenetica.

In questa enunciazione è condensato tutto lo spirito della formazione di Cajal, il quale già fin dagli anni universitari trascorsi a Saragozza era stato un avido lettore, da una parte, di Lamarck, Spencer, Darwin, Wundt e Helmholtz, e dall'altra di filosofi, Hume e Berkeley, Kant e Fichte. Nelle personali 'memorie' di una vita, Cajal stesso ironizzava sul fatto che, in gioventù, per lui non esistevano il mondo esterno, il *noumeno* kantiano, da intendersi solo come una creazione del suo *ego*, in una posizione di 'idealismo assoluto'. In ogni caso, l'entusiasmo per i temi filosofici avrebbe costituito successivamente un fondamento importante a sostegno dell'indagine scientifica.<sup>10</sup> L'interesse di Cajal per l'impostazione teleologica, rappresentata nella terza *Critica* kantiana, si sarebbe concretato nella sua interpretazione della nascita e dello sviluppo del sistema nervoso in chiave evoluzionistica, secondo la quale i piani o progetti finalistici erano da intendersi come variazioni e adattamenti in funzione della sopravvivenza e dell'evoluzione della specie. Da un'altra parte, tra gli storici, c'è chi ha visto nell'interesse di Cajal per l'evoluzionismo e per la filosofia (in particolare, quella tedesca) la prova del tentativo che la Spagna di metà Ottocento metteva in atto per affrancarsi dalla tradizione e dal conservatorismo. Si spiegherebbe così anche la cooperazione intellettuale tra certi ambienti della scuola spagnola e la Germania, in particolare quella delle università e dei laboratori scientifici, nei quali ben presto Cajal sarebbe stato accolto a braccia aperte.<sup>11</sup>

<sup>9</sup> S. RAMÓN Y CAJAL, *Histologie du système nerveux*, cit. in nota 1, p. 150.

<sup>10</sup> ID., *Recollections of my Life*, Cambridge, MA, The MIT Press, 1989, p. 195.

<sup>11</sup> J.B. TREND, *The Origins of Modern Spain* (1934), New York, Russell & Russell, 2nd ed., 1965, p. 83.

Qualche decennio più tardi, Rafael Lorente de Nó, uno dei più giovani discepoli di Cajal, avrebbe proseguito la ricerca neuroanatomica lungo il solco tracciato dal maestro, avendo come obiettivo lo studio delle proporzioni, della dimensione e collocazione dei neuroni, nonché delle loro interazioni, proponendosi di ridurre l'estrema complessità del sistema nervoso centrale a circuiti elementari, 'semplici diagrammi' passibili di trattazione teorica.<sup>12</sup>

Non c'è pertanto da sorprendersi se, a distanza di un secolo, le ricerche di Cajal sullo sviluppo della circuiteria neuronale siano state interpretate come un tentativo 'precursore', ancorché inficiato da limiti oggettivi, del futuro impiego rivoluzionario della proteina fluorescente verde (GFP) che ha consentito il superamento della rappresentazione 'statica' dei neuroni e, in generale, dei tessuti viventi, a fronte di una visione dinamica dei processi dello sviluppo cerebrale.<sup>13</sup> Altrove, è stata apprezzata l'ipotesi di una configurazione radiale dello sviluppo dell'architettura colonnare della corteccia cerebrale, che già i due fisiologi spagnoli avevano prefigurato, servendosi del metodo di impregnazione di Golgi, senza (ovviamente) poter ancora disporre delle metodiche della più recente neurobiologia e soprattutto dell'ingegneria genetica.<sup>14</sup>

Ma dove le idee di Cajal sono state recuperate con particolare vivacità è nell'ambito della microconnettistica, cioè dell'indagine su scala cellulare dei principi organizzativi della connettività neuronale. Difatti quei passi della sua istologia dedicati alle leggi 'di conservazione' nell'organizzazione cerebrale vengono continuamente menzionati nei lavori dei maggiori esponenti della teoria delle reti applicata alla circuiteria neuronale, tra i quali Edward T. Bullmore e Olaf Sporns. Questi neuroscienziati hanno commentato che le leggi di Cajal sul risparmio di tempo, spazio e materia sono state convalidate nel secolo successivo da importanti studi sulla morfologia e connettività neuronale, sull'ottimizzazione e il posizionamento delle reti neurali nella corteccia cerebrale.<sup>15</sup> La letteratura in questo campo è sterminata, ma in generale la rivisitazione in termini contemporanei di

<sup>12</sup> R. LORENTE DE NÓ, *Cerebral Cortex: Architecture, Intracortical Connections, Motor Projections*, in J.F. FULTON (ed.), *Physiology of the Nervous System*, New York, Oxford University Press, 1949, pp. 288-312; cfr. A. FAIRÉN, *Cajal and Lorente de Nó on Cortical Interneurons: Coincidences and Progress*, «Brain Researches Review», LV, 2007, pp. 430-444: 440 e J.A. LARRIVA-SAHID, *Some Predictions of Rafael Lorente de Nó 80 Years Later*, «Frontiers in Neuroanatomy», VIII, 2014, <https://doi.org/10.3389/fnana.2014.00147>.

<sup>13</sup> J.W. LICHTMAN, S.J. SMITH, *Seeing Circuits Assemble*, «Neuron», LX, 2008, pp. 441-448.

<sup>14</sup> P. RAKIC, *The Radial Edifice of Cortical Architecture: From Neuronal Silhouettes to Genetic Engineering*, «Brain Researches Review», LV, 2007, pp. 204-219.

<sup>15</sup> E. BULLMORE, O. SPORNS, *The Economy of Brain Network Organization*, «Nature Reviews Neuroscience», XIII, 2012, pp. 336-349: 337.

quel principio di Cajal poggia sul concetto di un risparmio nei ‘costi’ destinati al cablaggio della rete neurale (corrispondente al risparmio spaziale), della velocità di trasmissione dell’impulso nervoso (risparmio temporale) e del volume del citoplasma (risparmio di materia). Si evince così che, nella sua globalità, l’organizzazione e il funzionamento della complessa macchina cerebrale sono il risultato di uno scambio (*trade-off*), per non dire di un compromesso, tra i costi di costruzione e di mantenimento e i vantaggi funzionali (e sul piano evolutivo), che ne conseguono.<sup>16</sup>

Traducendo il succo dei principi di Cajal nel linguaggio neurofisiologico contemporaneo, si osserva che la legge del risparmio spaziale è rispettata nel momento in cui le reti neuronali sono cablate in maniera da *minimizzare* la quantità di risorse biologiche impiegate a fini di connessione e il volume intracranico a loro disposizione. È questo un tasto dolente, perché gli elementi neuronali e le loro connessioni debbono essere contenuti in uno spazio limitato, determinato dai confini che sono imposti dalla crescita corporea. In particolare, i mammiferi più grandi hanno cervelli più voluminosi, con un aumento del numero degli elementi neurali e delle connessioni, che impone maggiori costi di cablaggio.<sup>17</sup> Oggi questo principio comprende anche il risparmio dell’energia, poiché i costi metabolici del cervello sono particolarmente dispendiosi in rapporto a quelli del corpo, e cervelli più grandi necessitano di maggiore energia. Infine, l’economia temporale sta a significare che la costruzione delle reti neuronali tende a minimizzare il ritardo nella trasmissione nervosa, quindi a ottimizzare la velocità di conduzione dell’impulso nervoso. A questo proposito si è rivelata particolarmente significativa l’analisi condotta sul nematode *Caenorhabditis elegans*, il cui sistema nervoso è stato completamente mappato su scala cellulare. Dall’indagine condotta sulle sue poche centinaia di neuroni emerge che l’economia realizzata dalla sua configurazione neurale risulta sì minimizzata per i costi di cablaggio, ma non in maniera assoluta. Infatti non sono escluse connessioni a lungo raggio, che per quanto costose in termini di tempistica, spazio ed energia, potrebbero comunque essere giustificate per i vantaggi funzionali che comportano, in quanto in grado di ridurre e velocizzare il percorso della trasmissione dell’informazione tra diverse aree e/o moduli corticali. In ogni caso, viene privilegiata la più breve distanza fisica (con minori connessioni sinaptiche) rispetto a quella topologica laddove, sia pure tra neuroni vicini,

---

<sup>16</sup> M. SCHRÖTER, O. PAULSEN, E. BULLMORE, *Micro-connectomics: Probing the Organization of Neuronal Networks at Cellular Scale*, «Nature Reviews Neuroscience», XVIII, 2017, pp. 131-146: 131.

<sup>17</sup> E. BULLMORE, O. SPORNS, *The Economy of Brain Network Organization*, cit. in nota 15, p. 339.

questa risulti maggiore in quanto polisinaptica. Dalle configurazioni ottenute su scala microconnettistica sugli organismi inferiori emerge sempre che, ai fini dell'efficienza globale, la selezione opera in maniera tale che le reti neurali siano in grado di 'negoziare' uno scambio proficuo tra la distanza di connessione e l'efficienza topologica delle reti.

La completa mappatura del sistema nervoso del *C. elegans*, così come l'analisi della microcircuiteria e della connettività di cervelli più grandi, hanno messo capo a una descrizione matematica della rete strutturale cerebrale sotto forma di *grafi*, costituiti da nodi (che rappresentano singoli neuroni o regioni corticali) collegati da linee (o spigoli o archi), che a loro volta rappresentano connessioni in senso fisico, cioè sinapsi o proiezioni assonali. La teoria dei grafi, che sottostà ai modelli oggi utilizzati nelle neuroscienze, ha però radici remote, e gli stessi neuroscienziati (computazionalisti e informatici) che propongono modelli per rappresentare la connettività neuronale, ne rintracciano le origini nella soluzione di un problema che, nel lontano 1736, aveva affascinato Leonhard Euler, il matematico e scienziato di origine svizzera, durante il suo soggiorno a San Pietroburgo. Nella soluzione di questo problema, Eulero si rifaceva a Leibniz, il quale era «stato il primo a menzionare», oltre alla geometria che ha che fare con le quantità, anche la *geometria situs*, cioè la geometria di posizione, che riguarda soltanto la determinazione delle posizioni e le sue proprietà, ma non le distanze né i loro calcoli.

#### EULERO E I PONTI DI KÖNIGSBERG

In una dimostrazione presentata ai membri dell'Accademia di san Pietroburgo il 26 agosto 1735, e apparsa sui *Commentarii Academiae Scientiarum Imperialis Petropolitanae* l'anno seguente, Eulero esaminava un problema molto noto ai suoi tempi.<sup>18</sup> Si trattava dei sette ponti che a Königsberg, nella Prussia nord-orientale (l'attuale Kaliningrad) collegavano l'isoletta chiamata *der Kneiphof* alle rive della città, oltrepassando il fiume Pregel, che – circondandola – si biforcava intorno a essa. La questione era se fosse possibile, nel corso di una passeggiata, percorrere tutti i ponti, ma *una e una sola* volta, senza tralasciarne alcuno, e tornare al punto di partenza.

Eulero rappresentava gli attraversamenti dei ponti con lettere minuscole (*a, b, c, d, e, f, g*) e le singole regioni di terraferma da raggiungere, al

---

<sup>18</sup> L. EULER, *Solutio problematis ad geometriam situs pertinens*, «Commentarii Academiae Scientiarum Imperialis Petropolitanae», VIII, 1736, pp. 127-140.

di qua e al di là del fiume, con le maiuscole (A, B, C, D), e osservava che, indicando il percorso dei ponti con la sequenza delle lettere denotanti le regioni, queste dovevano essere in numero maggiore di uno del numero dei ponti attraversati (cioè se i ponti sono tre, la sequenza di lettere sarà ABCD). Tuttavia, se il numero dei ponti è *dispari* come nel caso in esame (Fig. 1), ciascuna delle lettere dovrà figurare nella sequenza-percorso tante volte quanto è la metà del numero dei ponti che la collegano aumentato di 1 [cioè  $(n+1)/2$ ]. Questa caratteristica faceva sì che, nel caso della città prussiana, il totale delle lettere della sequenza-percorso si rivelasse *maggiore* del numero dei ponti più uno ( $7+1$ ). Difatti, A (denotante l'isoletta) compare 3 volte negli attraversamenti sui 5 ponti (cioè la metà di  $5+1$ ), B compare 2 volte in quanto collegata da 3 ponti (cioè la metà di  $3+1$ ), *idem* per C (l'altra sponda), così come per D. Sommando  $3+2+2+2$ , il risultato che si ottiene (9) è maggiore del numero dei ponti più uno ( $7+1$ ), ragion per cui a Königsberg quel cammino lineare sui ponti, percorrendoli *una e una sola volta*, non potrà essere ottenuto: «per septem pontes Regiomontanos tale transitum institui non posse».<sup>19</sup>

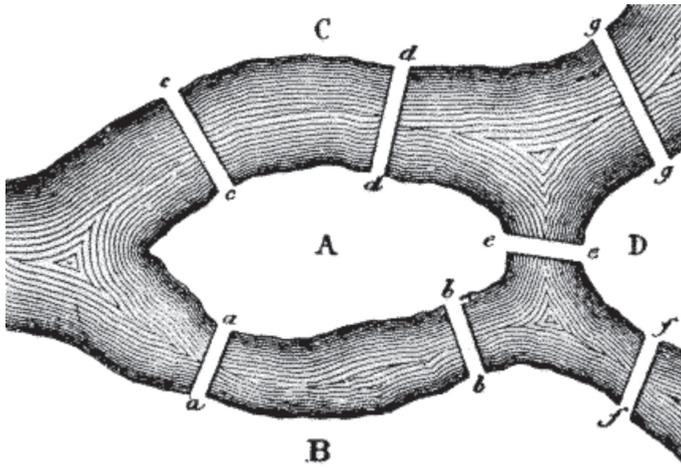


Fig. 1 – Le lettere maiuscole A, B, C, D indicano le 4 regioni di terraferma, mentre le minuscole in corsivo i 7 ponti. Se 5 ponti, a, b, c, d, e, conducono ad A, il percorso sarà descritto con una sequenza di lettere, cioè una ‘parola-percorso’ che contiene A tre volte; le regioni B, C e D, avendo tre ponti che le connettono alle restanti regioni, saranno ripetute due volte. Quindi in totale nella parola-percorso saranno presenti 9 lettere (tre A, due B, due C e due D), mentre al fine di transitare su ogni ponte una e una sola volta, ne sarebbero dovute bastare otto.

<sup>19</sup> Ivi, p. 133.

A commento delle origini della teoria dei grafi, oggi ne viene rimarcato il carattere quasi frivolo, in quanto, inizialmente, ai grafi si fece ricorso al fine di risolvere *non* problemi di calcolo, moto e misure, bensì *puzzle* e rompicapo. Nondimeno, ben presto questa teoria stimolò l'interesse dei matematici e divenne ricca di importanti risultati teorici. La dimostrazione data da Eulero è molto nota tra gli esperti;<sup>20</sup> secondo il matematico e storico della matematica, nonché curatore dell'opera di Eulero nella traduzione inglese, Edward Sandifer, essa sarebbe addirittura il suo lavoro «più famoso».<sup>21</sup> Nella storia della teoria dei grafi, questa memoria è definita 'seminale', e viene citata come contributo pionieristico anche nell'ambito della topologia, un primato che si contende con un altro celebre quesito formulato all'incirca vent'anni dopo, che è noto nel gioco degli scacchi con il nome di 'percorso del cavallo' (o 'del cavaliere'). Questo problema consiste nello scoprire la sequenza di mosse che il cavallo deve compiere per tornare alla casella di partenza, passando una sola volta su ogni casella. Anche a proposito di questo problema, Eulero presentò una soluzione diventata celebre, apparsa nei «Mémoires de l'Académie Royale des Sciences et Belles Lettres» nel 1759.<sup>22</sup>

Nel poderoso manuale dedicato alla storia della teoria dei grafi, Norman Biggs, Keith Lloyd e Robin Wilson fanno addirittura coincidere la nascita di questa branca della matematica proprio con l'anno 1736 e la mappa di Königsberg è riportata sulla copertina del libro.<sup>23</sup> A proposito della figura che correda il lavoro di Eulero, si osserva che egli sostituì la mappa della città prussiana «con un semplice diagramma», che ne mostrava le caratteristiche salienti, anche se poi nel prosieguo della memoria il problema venne formulato senza più servirsi di quel diagramma.<sup>24</sup> Le lettere maiuscole impiegate da Eulero rappresentano i vertici o nodi dei grafi, i ponti corrispondono alle linee o archi – detti anche spigoli o *link* – che li collegano in modo da formare un cammino o percorso (*path*). Nel caso dei ponti di Königsberg la regola stabiliva che il percorso dovesse contenere ciascun arco *una sola*

<sup>20</sup> G.L. ALEXANDERSON, *About the Cover: Euler and Königsberg's Bridges: A Historical View*, «Bulletin of the American Mathematical Society», XLIII, 2006, pp. 567-573; B. HOPKINS, R.J. WILSON, *The Truth about Königsberg*, «The College Mathematics Journal», XXXV, 2004, pp. 198-207.

<sup>21</sup> C.E. SANDIFER, *The Early Mathematics of Leonhard Euler*, Washington, DC, The Mathematical Association of America, 2007.

<sup>22</sup> L. EULER, *Solution d'une question curieuse qui ne paroît soumise à aucune analyse*, «Mémoires de l'Académie Royale des Sciences et Belles Lettres», 1759, pp. 310-337.

<sup>23</sup> N.L. BIGGS, E.K. LLOYD, R.J. WILSON, *Graph Theory, 1736/1936*, Oxford, Clarendon Press, 1976.

<sup>24</sup> *Ivi*, pp. 8-9.

volta, ed Eulero dimostrò che la città in esame non disponeva di tale percorso. Si trattava di scoprire se la figura geometrica individuata nella città (comprendente i ponti, la terraferma e le isole) avesse le caratteristiche di permettere la passeggiata. E ciò significava scoprire una caratteristica *topologica* della figura.

A proposito di questa dimostrazione, si è osservato che è «semplice ed elegante» nonché di facile comprensione anche per coloro i quali dispongono di scarsi rudimenti in matematica, ma soprattutto si sottolinea che a passare alla storia non fu tanto la dimostrazione, quanto piuttosto l'idea di visualizzare i ponti per mezzo di un grafo, dove i ponti sono i *link* e le regioni di terra i nodi.<sup>25</sup> E il fatto che nel caso di Königsberg un percorso simile non fosse attuabile, era «una proprietà del grafo».<sup>26</sup>

Sporns e Bullmore, i due studiosi che, come si è detto, hanno dato il più importante contributo all'applicazione dei grafi nello studio del cervello umano, ricordano che, nell'Ottocento, le analisi di Gustav Kirchoff e di Arthur Cayley, rispettivamente sui circuiti elettrici e sugli isomeri chimici, arricchirono il corredo concettuale iniziale della teoria, la quale progredì nel secolo successivo con le ricerche sulle reti sociali e in informatica, dove i grafi costituivano una rappresentazione efficiente delle reti di computer. Da allora, l'esemplificazione di qualsivoglia rete (sociale, delle cellule di un organismo vivente, Internet) per mezzo di grafi non conobbe più limiti e, all'alba della teoria delle reti, la soluzione più semplice fu quella di considerare i grafi (e il mondo da essi rappresentato) come un dominio casuale.<sup>27</sup> Tuttavia, si scoprì che i sistemi biologici potevano essere descritti come grandezze che non seguono una curva a campana, bensì una distribuzione secondo una *legge di potenza*, dove molti piccoli eventi coesistono con rari grandi eventi, senza una scala caratteristica.<sup>28</sup> Non solo. Nel mondo reale le reti sono formate in massima parte da nodi che non presentano affatto molti *link*, mentre ve ne sono pochi 'centrali' (i cosiddetti *hub*) che dispongono di un numero molto elevato di connessioni. Queste assicurano la connessione *globale* della rete, che non sarebbe invece possibile con i collegamenti esistenti tra nodi piccoli.

Nel mondo reale, dunque, esistono reti *complesse*, definite a *invarianza di scala* (*scale free*) che crescono secondo un processo, in base al quale i nuovi

---

<sup>25</sup> A.-L. BARABÁSI, *Linked. The New Science of Networks* (2002); trad. it. con il titolo *Link. La scienza delle reti*, Torino, Einaudi, 2004, p. 13.

<sup>26</sup> *Ibid.*

<sup>27</sup> P. ERDŐS, A. RÉNYI, *On Random Graphs*, «Publicationes Mathematicae», VI, 1959, pp. 290-297.

<sup>28</sup> A.-L. BARABÁSI, *Link*, cit. in nota 25, p. 75.

nodi che si aggiungono alla rete si connettono in maniera preferenziale con 'certi' nodi (gli *hub*) piuttosto che con altri, quindi con siti di per sé già ben connessi, secondo il principio che «il ricco diventa sempre più ricco».<sup>29</sup> In questo genere di reti, che rivelano un fenomeno robusto di auto-organizzazione, si trovano pertanto molti piccoli nodi, che coesistono con pochi nodi molto grandi e importanti sul piano della interconnessione. Si può concludere quindi che la loro topologia sia caratterizzata da un numero ristretto di nodi molto collegati, che uniscono i nodi restanti, i quali però risultano meno connessi all'interno dell'intero sistema.<sup>30</sup> Concetti quali 'legge di potenza', 'invarianza di scala', 'distribuzione di probabilità' sono oggi di notevole impiego nei lavori dei neuroscienziati che esplorano l'anatomia e le funzioni del cervello servendosi della teoria delle reti complesse fondata sull'analisi per mezzo dei grafi. Come vedremo, tuttavia, i processi dinamici sottesi al comportamento di queste reti furono studiati inizialmente in tutt'altro contesto, e più precisamente a cavallo tra Otto e Novecento, da Vilfredo Pareto, l'economista, ingegnere, sociologo, che aveva applicato in economia (in particolare, per analizzare la distribuzione dei redditi) la matematica e il metodo delle scienze fisiche.

Il modello di reti a invarianza di scala si applica frequentemente in ambito genetico e in quello della segnalazione e comunicazione dell'informazione nei sistemi biologici. A proposito di questi sistemi complessi si sostiene infatti che siano 'aperti' o 'in crescita', in quanto geneticamente codificati. Si tratta di caratteristiche che riflettono la storia evolutiva, di sviluppo e aggregazione, di questi sistemi, a partire da semplici molecole per arrivare a interi organismi.

Infine, laddove si tratta di reti fisicamente 'incorporate', i nodi manifestano limitate capacità di connessione e, in particolare, le reti sociali appaiono caratterizzate da proprietà tipiche di una struttura definita «piccolo mondo» (*small world*) dallo psicologo americano Stanley Milgram.<sup>31</sup> In questa rete di comunicazione i nodi non hanno tutti la stessa importanza, e solo alcuni godono di un ruolo centrale e di 'intermedietà' (*betweenness*), e possono essere tra loro connessi attraverso un numero limitato di passaggi intermedi. Quello della connettività è un aspetto fondamentale delle reti, prime fra tutte quelle neurali, che sono ricavate dall'osservazione di tratti anatomici e fisiologici del cervello, e a questo proposito si parla di connet-

<sup>29</sup> A.-L. BARABÁSI, R. ALBERT, *Emergence of Scaling in Random Networks*, «Science», CCLXXXVI, 1999, pp. 509-512: 511.

<sup>30</sup> R. BAGGIO, *Reti complesse*, 2004, [www.iby.it>itc>baggio\\_reti](http://www.iby.it>itc>baggio_reti).

<sup>31</sup> S. MILGRAM, *The Small-World Problem*, «Psychology Today», I, 1967, pp. 61-67.

tività di tipo *strutturale* (anatomico) e *funzionale*, la quale con i dati ottenuti per mezzo di svariate tecniche di indagine sul cervello (dall'elettroencefalografia alle neuroimmagini) descrive modelli di dipendenza statistica tra gli elementi neurali.<sup>32</sup>

Nei lavori più recenti sulle reti complesse, si osserva che sono proprio i sistemi biologici a presentare nella maggior parte dei casi configurazioni 'piccolo mondo', che godono delle proprietà del *clustering*, cioè di fare conventicole tra i nodi (o vertici), e di stringere legami per mezzo di percorsi brevi, che collegano globalmente tutti i nodi della rete.<sup>33</sup> La grande scoperta cui misero capo Duncan Watts e Steven Strogatz fu che la circuiteria neuronale del *C. elegans*, il verme da loro studiato, era costituita da una rete con un *clustering* molto alto, cioè con elevato grado di probabilità per i neuroni di essere connessi ai loro vicini.<sup>34</sup> E da questa scoperta seguì l'idea che reti con un alto coefficiente di *clustering*, cioè con un elevato indice di connessione, non sono soltanto quelle sociali, il *web* o, per fare un esempio, la distribuzione dell'energia elettrica negli Stati Uniti, ma anche lo schema del sistema nervoso o la rete delle molecole all'interno della cellula. In altri termini, il *clustering* si profilò come proprietà fondamentale delle reti complesse, dimostrando che in questo caso *non* si ha che fare con reti casuali.

Orbene, le due metriche del coefficiente di *clustering*, cioè di raggruppamento dei nodi, e della lunghezza del percorso (*path length*) assegnano specificamente la misura della *segregazione* e dell'*integrazione* funzionali possedute dalla rete cerebrale. La prima statistica calcola la densità delle connessioni locali, cioè quanto connessi debbano essere tra di loro i nodi 'adiacenti' a un determinato nodo, affinché si possa formare un gruppo altamente coeso; la seconda, la facilità con cui le informazioni all'interno della rete possono essere scambiate, cioè il numero dei passaggi più brevi tra essi (in altri termini: la somma delle lunghezze degli spigoli di un grafo). «La lunghezza del percorso più breve tra ciascuna coppia di nodi corrisponde alla loro distanza»<sup>35</sup> e la media globale di tutte le distanze nella intera rete è la lunghezza caratteristica del percorso. Esiste ormai una ricchissima letteratura che attesta come la rete 'piccolo mondo' sia una configurazione che si trova «ubiquamente» nel cervello 'normale o di controllo', mentre si

<sup>32</sup> O. SPORNS, *Structure and Function of Complex Brain Networks*, «Dialogues in Clinical Neuroscience», XV, 2013, pp. 247-262: 248.

<sup>33</sup> E. BULLMORE, O. SPORNS, *Complex Brain Networks: Graph Theoretical Analysis of Structural and Functional Systems*, «Nature Reviews Neuroscience», X, 2009, pp. 186-198: 189.

<sup>34</sup> D.J. WATTS, S.H. STROGATZ, *Collective Dynamics of 'Small-World' Networks*, «Nature», CC-CXCIII, 1998, pp. 440-442.

<sup>35</sup> O. SPORNS, *Structure and Function of Complex Brain Networks*, cit. in nota 32, pp. 249-250.

presenta alterata in diverse patologie neurologiche e psichiatriche, dall'Alzheimer all'epilessia, dalla schizofrenia al dolore cronico.<sup>36</sup>

#### INTERMEZZO: CONNETTOMA E MORFOSPAZIO

A questo punto, per tirare le fila della presente disamina, va rimarcato che la teoria del *connettoma*, la quale si propone di rappresentare la rete astratta delle connessioni tra i neuroni del sistema nervoso (o di una sua parte) facendo appello alla scienza delle reti complesse, poggia a sua volta su due branche della matematica, la topologia e l'analisi dei grafi, costituiti da nodi e spigoli, corrispondenti ai neuroni e alle loro connessioni.

Negli ultimi decenni, la struttura cosiddetta 'piccolo mondo' è stata attribuita con notevole efficacia anche alle comunità locali dell'architettura cerebrale, nella quale, configurandosi regioni spazialmente chiuse, i neuroni e i gruppi neuronali hanno un'elevata probabilità di essere connessi con lunghezze di percorso medio sostanzialmente brevi, formando vere e proprie 'conventicole' in aree funzionalmente correlate. Anche in questo caso si tratta di proprietà 'economiche' delle reti corticali, che assicurano un'elevata efficienza, a livello sia locale sia globale, rilevata specialmente nelle aree frontali, temporali e subcorticali dei cervelli giovani e in via di sviluppo, poiché negli anziani questi caratteri si presentano in forma ridotta. La presenza di questi tratti non impedisce tuttavia che vi siano anche proiezioni assionali più lunghe (per quanto, come si può immaginare, dispendiose in termini di spazio e sostanza) soprattutto tra i neuroni che fungono da *hub* connettori, i quali ricevono connessioni intermodulari a lunga 'gittata', che però funzionano come scorciatoie, tali da ridurre la separazione media tra i nodi, e quindi capaci di favorire un più rapido e diretto trasferimento dell'informazione tra regioni spazialmente remote, generando un flusso dell'informazione sempre più globalmente efficiente.

Organizzandosi in strutture a piccolo mondo, densamente raggruppate (specialmente nel cervello dei mammiferi)<sup>37</sup> le reti presentano connessioni influenzate dalle due caratteristiche della distanza spaziale e di percorsi a lungo raggio che, nonostante l'esigenza di minimizzazione dei costi di cablaggio, mirano a realizzare la più elevata efficienza in fatto di comu-

<sup>36</sup> A.G. ZIPPO, M. VALENTE, G.C. CARAMENTI, G.E.M. BIELLA, *The Thalamo-cortical Complex Network Correlates of Chronic Pain*, 2016, [www.nature.com/scientificreports](http://www.nature.com/scientificreports).

<sup>37</sup> D.S. BASSETT, E.T. BULLMORE, *Small-World Brain Networks Revisited*, «The Neuroscientist», XXIII, 2017, pp. 499-516.

nicazione globale. La configurazione dinamica della rete neuronale dovrà presentare quei caratteri di flessibilità, che le consentano di fronteggiare un insieme ragguardevole di situazioni di elevata complessità e di compiti tra loro in competizione. Lungo un ampio arco scalare, dal singolo neurone a intere regioni corticali, l'architettura cerebrale si presenta organizzata in sezioni con funzioni specifiche, secondo quei due aspetti citati della dinamica della rete cerebrale di *segregazione* e *integrazione*, che sono il risultato di un complicato processo evolutivo di *ottimizzazione* (al momento ancora in gran parte inesplorato) e che consentono di quantificare la capacità del cervello di elaborare il flusso dell'informazione.<sup>38</sup> E nei casi in cui sia alterata la funzionalità cerebrale, sono proprio queste metriche a presentare irregolarità.

Si è detto che l'evoluzione e l'organizzazione topologica dell'architettura del cervello umano (come anche delle specie inferiori e dei mammiferi) svela il gioco sottile del raggiungimento di un delicato equilibrio tra costi ed efficienza della rete, dal punto di vista sia della comunicazione dell'informazione nervosa sia della complessità dinamica della rete stessa. Per ottemperare alle esigenze di un compromesso, che si riveli però proficuo tra i vari aspetti e fattori in competizione nell'architettura cerebrale, e al fine di conciliare il progetto di un'elaborazione 'economica' dell'informazione con la configurazione 'piccolo mondo', i neuroscienziati indagano fino a che punto si possa considerare 'ottimamente' organizzata la struttura corticale del cervello umano deputata al conseguimento di questi obiettivi. A tal fine si è impiegato il concetto di 'morfospazio' elaborato in biologia evuzionistica per mezzo di modelli matematici della forma, che descrivono l'intero spettro di tutte le forme fisicamente possibili disponibili per un dato gruppo tassonomico.<sup>39</sup> Si tratta cioè di una struttura in grado di mappare «tutte le possibili forme biologiche che possono risultare variando i valori dei parametri di un modello geometrico o matematico di forma».<sup>40</sup> Già François Jacob (1977)<sup>41</sup> aveva messo in evidenza che l'evoluzione procede attraverso continui aggiustamenti e riparazioni, con il 'riciclo' di ciò che è disponibile.

---

<sup>38</sup> A.G. ZIPPO, I. CASTIGLIONI, V.M. BORSA, G.E.M. BIELLA, *The Compression Flow as a Measure to Estimate the Brain Connectivity Changes in Resting States fMRI and 18FDG-PET Alzheimer's Disease Connectomes*, «Frontiers in Computational Neuroscience», IX, 2015, article 148, pp. 1-17.

<sup>39</sup> A. AVENA-KOENIGSBERGER, J. GOÑI, R. SOLÉ, O. SPORNS, *Network Morphospace*, «Journal of the Royal Society Interface», XII, 2015, <http://rsif.royalsocietypublishing.org/> p. 2.

<sup>40</sup> A. AVENA-KOENIGSBERGER ET AL., *Using Pareto Optimality to Explore the Topology and Dynamics of the Human Connectome*, «Philosophical Transactions of the Royal Society B», CCCLXIX, 2014, 20130530, p. 4.

<sup>41</sup> F. JACOB, *Evolution and Tinkering*, «Science», CXCVI, 1977, pp. 1161-1166.

Pertanto le strutture viventi evolvono, combinando e modificando forme già esistenti. Negli anni '40, il biologo genetista Conrad H. Waddington aveva coniato il termine 'canalizzazione' per descrivere la capacità di un organismo di mantenere lo stesso fenotipo nonostante le pressioni ambientali. Così la canalizzazione porta a escludere dall'esistenza reale un ampio insieme di forme possibili. Di conseguenza, il loro repertorio è limitato e mette capo a un insieme di piani convergenti, come dimostrano le ricerche condotte da David Raup sulle conchiglie a spirale e da Karl Niklas sull'evoluzione di piante e alghe.<sup>42</sup>

Da un lato, si sono proposti formalismi che rappresentano per mezzo di grafi l'arborizzazione dendritica, poiché è fondamentale scoprire i principi che governano la crescita assonale, se si vuol comprendere la funzionalità e le modalità di connessione neuronale. Da un altro lato, applicato alla topologia delle reti neurali, il morfospazio ha permesso di distinguere tra forme possibili e impossibili, funzionali e non-funzionali, delle reti neurali.<sup>43</sup> Di peculiare rilievo sono le topologie possibili ma non del tutto funzionali o quelle addirittura impossibili, come nel caso delle reti disconnesse.

Le proprietà summenzionate della densità dei raggruppamenti neurali, della lunghezza delle connessioni e del volume occupato rispondono ai principi dell'organizzazione neuroanatomica enunciati da Cajal per infondere 'ordine' alla complessità dell'architettura cerebrale. Si tratta di «principi di ottimizzazione per la conservazione dello spazio, del citoplasma e del tempo di conduzione nella circuiteria neurale» che impongono grossi vincoli alla crescita delle ramificazioni neuronali, limitando la forma di queste strutture (benché si osservi che la loro morfologia gode pur sempre di una certa libertà).<sup>44</sup> L'impiego in versione 'computazionale', per mezzo della teoria dei grafi, delle leggi biologiche di Cajal ha reso possibile la produzione di circuiti neurali sintetici ma realistici, relativamente ai quali si sono studiati i limiti funzionali, che definiscono il sottoinsieme delle reti biologicamente possibili. Tra i vari algoritmi che si sono formulati, alcuni descrivono la crescita dell'arborizzazione dendritica, altri consentono di salvaguardare il costo totale delle connessioni.

<sup>42</sup> D.M. RAUP, A. MICHELSON, *Theoretical Morphology of the Coiled Shell*, «Science», CXL-VII, 1965, pp. 1294-1295; K.J. NIKLAS, *Morphological Evolution through Complex Domains of Fitness*, «Proceedings of National Academy of Sciences», XCI, 1994, pp. 6772-6779.

<sup>43</sup> H. CUNTZ, F. FORSTNER, A. BORST, M. HÄUSSER, *One Rule to Grow Them All: A General Theory of Neuronal Branching and its Practical Application*, «PLoS Computational Biology», VI, 2010, e1000877; H. CUNTZ, A. MATHY, M. HÄUSSER, *A Scaling Law Derived from Optimal Dendritic Wiring*, «Proceedings of National Academy of Sciences», CIX, 2012, pp. 11014-11018.

<sup>44</sup> H. CUNTZ ET AL., *One Rule to Grow Them All*, cit. in nota 43, p. 1.

Infine, per esplorare le forme neurali possibili, si è cercato di sviluppare un insieme di reti, che rispettino le due tappe fondamentali dei processi di *selezione* e *variazione*. Ed è a questo proposito che, nelle neuroscienze, si sono fatti intervenire concetti e metodi presi a prestito dall'economia.

#### L'OTTIMO PARETIANO

In più luoghi della letteratura neuroscientifica contemporanea si sostiene che il processo di selezione della rete neurale avviene secondo l'idea di 'ottimo' introdotta dall'economista italiano Vilfredo Pareto, un concetto che in passato è stato impiegato con successo non soltanto in economia, ma anche in teoria dei giochi, scienze sociali e ingegneria. L'ottimo paretiano si addice perfettamente al presente contesto, caratterizzato da una popolazione di reti preposte a svolgere nello stesso tempo molteplici obiettivi e nel modo più idoneo, secondo i principi del risparmio suesposti. Riferendosi alla definizione classica di 'ottimo' paretiano, in neuroscienza si sottolinea che si tratta di un concetto impiegato per

[...] descrivere un insieme di soluzioni che ottimizzano simultaneamente obiettivi multipli. In generale, una soluzione è detta ottimale in senso paretiano se il miglioramento di ogni singolo obiettivo non può essere conseguito senza influire negativamente su qualche altro obiettivo.<sup>45</sup>

Pertanto, in una popolazione di reti, si dirà che una rete appartiene al cosiddetto 'fronte' (o frontiera) di Pareto, cioè all'insieme di soluzioni ottime, nelle quali non esiste nessun punto che sia migliore contemporaneamente per tutti gli obiettivi prefissati, se 1) quella rete non è peggiore di nessun'altra relativamente agli obiettivi considerati nella funzione di ottimizzazione; 2) è strettamente migliore di qualsiasi altra nella popolazione considerata, rispetto ad almeno un obiettivo.

Nel caso della rete corticale, il principio paretiano viene applicato, in una prospettiva di stampo evolucionistico, a reti che riproducono quelle anatomiche cerebrali ricostruite a partire dai dati ottenuti con le neuroimmagini. Con un'operazione di 'ricablaggio' che avviene per mezzo di un apposito algoritmo, le reti sono sottoposte a un processo evolutivo che simula pressioni selettive, nel rispetto dei due passaggi summenzionati della selezione e della variazione. Secondo la teoria dell'ottimo di Pareto, allora, la selezione

---

<sup>45</sup> A. AVENA-KOENIGSBERGER ET AL., *Using Pareto Optimality to Explore the Topology and Dynamics of the Human Connectome*, cit. in nota 40, p. 4.

si propone di individuare quelle reti che passano immutate all'epoca successiva, mentre quelle eliminate, non facenti parte del fronte paretiano, saranno sostituite da un campione di reti soggette a minime variazioni. Il fine di queste operazioni è di stabilire, in una sezione di morfospazio contrassegnata dai caratteri di efficienza e complessità, se esista la possibilità 'biologica' di reti alternative, analoghe a quelle 'empiriche' cerebrali. Benché le ricerche in questo campo siano solo all'inizio, gli scienziati si aspettano di trovare che la maggior parte del morfospazio è vuota, così come la maggior parte possibile delle configurazioni si rivela fisicamente o economicamente non fattibile. Nello specifico, configurazioni casuali si dimostrano meno efficienti sul piano della comunicazione secondo il parametro della 'lunghezza più breve'; la tipologia a reticolo regolare (*lattice*) mostra invece una maggior densità di fibre sulle brevi distanze, per quanto nelle reti neurali reticoli perfetti non possano esistere per via del ricablaggio.

A ogni buon conto, è ovvio che situazioni di *trade-off* si incontrino di frequente nel quadro di un'impostazione di biologia evuzionistica, dove organismi *multitasking*, chiamati a eseguire più compiti in simultanea, non sono in grado di svolgerne ottimamente nessuno. In questi casi, secondo l'ottimo paretiano, le soluzioni di compromesso occupano una regione dimensionale bassa all'interno del morfospazio. Difatti, le soluzioni pareto-ottime (o efficienti) sono quelle non 'dominate', cioè quelle che nel fronte sono costituite da punti, per i quali non esiste nessun punto che sia migliore contemporaneamente per tutti gli obiettivi implicati nella funzione di ottimizzazione. Nel caso di modelli che implementino un programma di evoluzione della rete attraverso un processo di selezione, è chiaro che si tratterà di ottimizzare la funzione dell'idoneità (*fitness*) cui spetterà di mettere insieme un gruppo di caratteristiche distintive desiderabili che agiscano in maniera interattiva.

Ora, dal punto di vista storico, non si può fare a meno di provare una certa sorpresa di fronte alla fortuna di cui ha goduto l'armamentario paretiano in domini distanti da quello socioeconomico, primo fra tutti quello dei sistemi biologici e delle reti neurali. E questo stupore è ancora maggiore se si scopre che in realtà il termine 'ottimo' non apparteneva originariamente al vocabolario di Pareto, il quale aveva coniato quello di 'ofelimità' per non incorrere nelle ambiguità del termine 'utilità' e definire il «grado di soddisfazione che ogni individuo trae dal godimento di un determinato bene». (Difatti un bene, come per esempio il tabacco, può godere di ofelimità, cioè dare soddisfazione a chi lo usa, anche senza essere utile).<sup>46</sup>

---

<sup>46</sup> <https://www.simone.it/newdiz/?action=view&id=2220&dizionario=6>

Pareto era favorevole a una politica economica in senso liberale, della quale mirava a stabilire la superiorità rispetto a quella socialista. Nel *Manuale di economia politica* del 1906 aveva definito il massimo di ofelimità come una *proprietà* dell'equilibrio economico generale, una posizione tale che, se da una parte una qualche piccola variazione aumenta l'ofelimità di alcuni, da un'altra parte riduce l'ofelimità di altri.

Diremo che i componenti di una collettività godono, in una certa posizione, del *massimo di ofelimità*, quando è impossibile allontanarsi pochissimo da quella posizione giovando, o nuocendo, a tutti i componenti la collettività; ogni piccolissimo spostamento da quella posizione avendo necessariamente per effetto di giovare a parte dei componenti la collettività e di nuocere ad altri.<sup>47</sup>

Pareto aveva introdotto le curve di indifferenza, gli indici di ofelimità e i sentieri, concetti per mezzo dei quali rappresentava su assi ortogonali le combinazioni preferite dagli individui (oggi si direbbe il paniere), offriva cioè «una rappresentazione completa dei gusti dell'individuo», commentando «che non ci occorre altro per determinare l'equilibrio economico».<sup>48</sup> Pareto aveva pronosticato che questo modo di «figurare i fenomeni» sarebbe stato «comodo» per esporre le dottrine dell'economia. Come si può notare, quella comodità avrebbe varcato i confini dell'economia e oggi il fronte paretiano trova applicazione nella biologia evoluzionistica, in informatica e intelligenza artificiale, e specialmente in computazione evolutiva, cioè in quei settori dell'informatica che traggono ispirazione dai meccanismi evolutivi degli organismi viventi studiati in biologia. La computazione evolutiva, in particolare, ha preso l'avvio dai principi darwiniani sui meccanismi evolutivi che producono processi altamente ottimizzati, i quali a loro volta hanno portato a formulare algoritmi evolutivi, che sfruttano tecniche ispirate ai processi di selezione, mutazione, riproduzione ecc. Nel caso dei sistemi biologici, i problemi di ottimizzazione sono conseguenti alle funzioni multiple richieste e a parametri dinamici che variano nel tempo. Infatti, non potendo essere 'ottimi' nell'esecuzione di più compiti, i fenotipi si trovano costretti ad affrontare un continuo *trade-off*.<sup>49</sup> Questo approccio è una diretta conseguenza dell'impostazione di ricerca del genetista americano Sewall Wright, uno dei fondatori della genetica delle popolazioni, il quale –

---

<sup>47</sup> V. PARETO, *Manuale di economia politica con una introduzione alla scienza sociale*, Milano, Società Editrice Libreria, 1906, cap. VI, § 33.

<sup>48</sup> *Ivi*, cap. III, § 57.

<sup>49</sup> O. SHOVAL, H. SHEFTTEL, G. SHINAR, Y. HART, O. RAMOTE, A. MAYO, E. DEKEL, K. KAVANAGH, U. ALON, *Evolutionary Trade-Offs, Pareto Optimality, and the Geometry of the Phenotype Space*, «Science», CCCVI, 2012, pp. 1157-1160.

a partire dagli anni Venti – aveva elaborato la cosiddetta *path analysis*, cioè l'analisi matematica delle correlazioni tra le variabili che figurano in un sistema, che a sua volta dev'essere 'combinata' – per mezzo di un modello grafico – con la conoscenza delle relazioni e dei processi causali.<sup>50</sup> In questo modo applicava in genetica metodi statistici, elaborando un modello che avrebbe trovato ampio impiego anche nelle scienze economico-sociali. Inoltre, a Wright la biologia è debitrice del concetto di *fitness-landscape*, una metafora rappresentata visivamente da una catena di montagne con picchi e avvallamenti, che indicano i percorsi mutazionali che una popolazione dovrebbe seguire nel corso di un processo evolutivo per arrivare a un 'paesaggio' di funzioni adattive, dove gli attrattori sono i picchi del grafico.

#### LA DINAMICA ENDOGENA DEL CERVELLO

Già gli studi del passato mostravano, grazie alle registrazioni elettrofisiologiche, un ricco complesso di stati ricorrenti con il cervello a riposo. Oggi i più recenti segnali BOLD (*Blood-Oxygen-Level Dependent*) acquisiti con la risonanza magnetica funzionale hanno dato un notevole impulso alla localizzazione spaziale delle sorgenti generanti tali stati, confermando ulteriormente come il cervello sia un organo dotato di una spontanea e intrinseca attività funzionale definita *default mode*. La scoperta di correlazioni altamente strutturate nei segnali BOLD spontanei (che in origine erano considerati 'rumore di fondo'), ma anche la rilevazione che durante l'esecuzione di compiti attenzionali e cognitivi, all'attivazione di certe aree corrisponde la disattivazione di regioni corticali (tra cui il cingolato posteriore, il *precuneus*, e la corteccia mediale prefrontale) hanno portato a considerare sotto una nuova luce questa attività spontanea del cervello, facendone emergere la somiglianza con i segnali del cosiddetto stato di riposo (*resting state*), una condizione che da tempo ha suscitato l'interesse dei neurofisiologi, e che si realizza quando si sta a occhi chiusi oppure aperti, ma senza fissare qualcosa di particolare, con la mente che vaga per proprio conto. Gli esperti sono convinti che la configurazione coerente di connettività funzionale, nota come *default mode network*, rappresenti «una nuova concezione dell'organizzazione dell'attività cerebrale intrinseca».<sup>51</sup>

<sup>50</sup> S. WRIGHT, *Correlation and Causation*, «Journal of Agricultural Science», XX, 1921, pp. 557-85: 559.

<sup>51</sup> M.E. RAICHLE, *Two Views of Brain Function*, «Trends in Cognitive Science», XIV, 2010, pp. 180-190: 182.

Marcus Raichle, il neuroscienziato che ha maggiormente diffuso la teoria dell'attività intrinseca del cervello, sottolinea che a proposito di questo organo non si può mai dire che «sia fisiologicamente a riposo», in quanto in esso è sempre presente un elevato livello di organizzazione funzionale. Si dovrebbero quindi assumere *due* 'punti di vista' sulle funzioni cerebrali,<sup>52</sup> che risalgono alle concezioni di diversi studiosi del passato. Da una parte, Charles Sherrington è considerato il pioniere della concezione 'estrinseca' del cervello e del midollo spinale,<sup>53</sup> poiché aveva rilevato che il cervello «regisce in modi predefiniti e automatici» agli stimoli che provengono dall'esterno, i quali determinano in maniera «completa ed esclusiva» la conseguente attività neurale, cosiddetta 'indotta da uno stimolo'.<sup>54</sup>

Da un'altra parte, William James nei *Principles of Psychology* aveva asserito che: «Mentre parte di ciò che percepiamo proviene attraverso i sensi dall'oggetto dinnanzi a noi, un'altra parte (e forse la più cospicua) scaturisce dalla nostra testa». <sup>55</sup> Questa posizione di James ha suscitato l'interesse di molti scienziati, tra cui Francisco Varela, per il quale il flusso di coscienza rifletterebbe l'attività cerebrale intrinseca più che quella avente origine da stimoli esterni.<sup>56</sup> L'idea di un'attività cerebrale intrinseca non mancò di fare proseliti già nella prima metà del Novecento. Thomas Graham Brown, un allievo di Sherrington, non aveva abbracciato la tesi del maestro, sostenendo invece che midollo spinale e tronco encefalico godono di un'attività spontanea, e quindi intrinseca.<sup>57</sup> Su questa linea di pensiero lo avevano seguito Karl Lashley, Wolfgang Köhler e Kurt Goldstein, il quale aveva rilevato che il cervello in realtà non si trova mai in una condizione di riposo e, per quanto venga 'privilegiata' la sua attività in risposta agli stimoli (e questo accade, perché è costantemente eccitato, sotto stimolazione), non va trascurato il fatto che l'organismo «è continuamente esposto all'influenza di stimoli interni».<sup>58</sup>

<sup>52</sup> ID., *A Paradigm Shift in Functional Brain Imaging*, «The Journal of Neuroscience», XXIX, 2009, pp. 12729-12734: 12729.

<sup>53</sup> C.S. SHERRINGTON, *The Integrative Action of the Nervous System*, New Haven, Yale University Press, 1906.

<sup>54</sup> G. NORTHOFF, *Unlocking the Brain*, vol. II, Oxford, Oxford University Press, 2013, p. xxvii.

<sup>55</sup> W. JAMES, *The Principles of Psychology*, vol. II, New York, Holt, 1890, p. 103.

<sup>56</sup> J. SHEAR, F. VARELA, (eds.), *The View from Within: First-Person Approaches to the Study of Consciousness*, Bowling Green, Imprint Academic, 1999.

<sup>57</sup> T. GRAHAM BROWN, *On the Nature of the Fundamental Activity of the Nervous Centres; Together with an Analysis of the Conditioning of Rhythmic Activity in Progression, and a Theory of the Evolution of Function in the Nervous System*, «Journal of Physiology», XLVIII, 1914, pp. 18-46.

<sup>58</sup> K. GOLDSTEIN, *Der Aufbau der Organismus* (1934), trad. ingl. con il titolo *The Organism: A Holistic Approach to Biology Derived from Pathological Data in Man*, New York, Zone Book, 1995, p. 96.

Per trovare dei pensatori, secondo i quali «il cervello non è mai a riposo», Raichle si è spinto ancora più indietro nel tempo,<sup>59</sup> arrivando fino a Seneca e, nel Settecento, a Kant.<sup>60</sup> Di Seneca viene solitamente citato un passo della lettera LVI a Lucilio, dove il filosofo stoico alludeva alla calma interiore:

[...] quem non est quod existimes placidum [animum], si iacet corpus: interdum quies inquieta est;

un passo, che suppergiù va tradotto con il seguente senso: «se il corpo giace, non è detto che lo spirito sia a riposo. Il riposo talvolta è lungi dall'essere riposante». Di Kant si menziona un celebre luogo della *Critica della ragion pura*:

Ma sebbene ogni nostra conoscenza cominci con l'esperienza, non per questo essa deriva tutta quanta dall'esperienza. Potrebbe darsi benissimo, infatti, che la nostra stessa conoscenza sia un composto di ciò che noi riceviamo mediante le impressioni e di ciò che la nostra propria facoltà conoscitiva (semplicemente provocata dalle impressioni sensibili) apporta da se stessa.<sup>61</sup>

Qui il filosofo prendeva le distanze dall'empirismo, sostenendo che se pure la conoscenza ha inizio con l'esperienza, non deriva però tutta da essa, ché si completa con il contributo dell'intelletto, il quale dà forma alle impressioni sensibili.

Una rivisitazione del pensiero di Kant in termini contemporanei è offerta dal neuroscienziato di origini colombiane Rodolfo Llinàs, il quale è convinto che il significato dei segnali sensoriali sia espresso principalmente grazie alla loro 'incorporazione' (*incorporation*) in più ampi stati cognitivi, «a seguito dell'impatto su una preesistente disposizione funzionale del cervello»: <sup>62</sup> una questione ben più profonda di quanto possa apparire a prima vista, e fondamentale per trovare risposte sulla natura dell' 'io'.

Per Raichle una delle prove più stringenti non solo dell'esistenza, ma addirittura dell'importanza di questa attività intrinseca è rappresentata dagli alti costi in termini energetici che essa richiede: per esempio, per la comunicazione tra i neuroni si ipotizza una quantità tra il 60% e l'80% dell'intero

<sup>59</sup> M.E. RAICHLER, A.Z. SNYDER, *A Default Mode of Brain Function: A Brief History of an Evolving Idea*, «NeuroImage», XXXVII, 2007, pp. 1083-90: 1084.

<sup>60</sup> [https://nihrecord.nih.gov/newsletters/2007/05\\_04\\_2007/story2.htm](https://nihrecord.nih.gov/newsletters/2007/05_04_2007/story2.htm).

<sup>61</sup> I. KANT, *Critica della ragion pura*, Introduzione alla seconda edizione, I. *Della conoscenza pura ed empirica*, Milano, Bompiani, 2004, p. 69.

<sup>62</sup> R. LLINÁS, *I of the Vortex*, Cambridge, MA, The MIT Press, 2001, p. 8.

*budget* energetico del cervello (a fronte di una richiesta che varia da uno smilzo 0,5% fino all'1% da parte dell'attività evocata da stimoli). Inoltre, sembra fuori di dubbio che l'informazione proveniente dall'esterno (si cita il caso, in particolare, della sensazione visiva) sia estremamente impoverita e soprattutto degradata nel passaggio tra la retina e le aree corticali pertinenti; ciò significa che il cervello «deve interpretare, rispondere e persino prevedere le richieste ambientali» e può farlo grazie ai «suoi processi intrinseci che collegano le rappresentazioni *largamente* presenti nei sistemi cerebrali all'informazione sensoriale in entrata». <sup>63</sup> L'ipotesi che il cervello per mezzo di questa attività intrinseca provveda a una sorta di 'manutenzione' dell'informazione non solo per rispondere alle esigenze poste dall'ambiente, ma anche per prevederle è una ulteriore conferma che questo organo si comporta come una macchina di inferenza bayesiana designata a generare previsioni sul futuro. <sup>64</sup> Dotato di un 'anticipo' di previsioni fin dalla nascita, il cervello sarebbe poi 'scolpito' e arricchito nel corso dell'esperienza, arrivando a rappresentarsi le congetture migliori sull'ambiente, e persino pronostici sul futuro (perlomeno nel caso del cervello umano).

#### CONCLUSIONE: DAL PASSATO AL FUTURO

La scienza delle reti ricavata dalla teoria dei grafi ha costituito il fondamento di una *neuroscienza delle reti*, della quale non si manca di sottolineare il potere predittivo, che ha innescato un vero e proprio 'spostamento di paradigma' da semplice strumento di indagine neuroanatomica a modello di previsione sul piano funzionale. Gli scienziati non fanno mistero che il loro obiettivo sia una prospettiva integrata nello studio di struttura e funzione, che consenta la comprensione «dei meccanismi e dei principi» che sottostanno ai processi cognitivi attualmente in gran parte sconosciuti. Un importante campo di applicazione riguarda le neuropatologie rivelatrici di disturbi di connettività tra regioni corticali, come in qualche modo avevano già prefigurato gli studi di alcuni pionieri della neurologia: Carl Wernicke, Theodor Meynert e Jules J. Dejerine. <sup>65</sup> Tra queste patologie vi sono l'autismo e la schizofrenia, ma anche il dolore cronico e la malattia di Alzheimer, che in gradazioni differenti manifestano un deterioramento dell'integrazio-

<sup>63</sup> M.E. RAICHLER, *Two Views of the Brain Function*, cit. in nota 51, p. 181.

<sup>64</sup> M.E. RAICHLER, A.Z. SNYDER, *A Default Mode of Brain Function*, cit. in nota 59, p. 1087.

<sup>65</sup> M. CATANI, D.H. FFYTCHER, *The Rises and Falls of Disconnection Syndromes*, «Brain», CXXVIII, pp. 2224-2239.

ne funzionale tra specifici distretti cerebrali. Come si suol dire a commento di queste applicazioni: la strada è ancora lunga e la neuroscienza delle reti è una disciplina giovane. Si tratterà anche di passare dalla mole crescente dei *big data* attualmente disponibili a teorie che consentano di trasformarli in *small data* di pronta applicabilità. Gli esperti in questo settore sono convinti che ai differenti livelli (molecolare, metabolico ecc.) reti diverse si correlino a funzioni specifiche, originando livelli altrettanto diversificati di organizzazione, e pare accertato che la cosiddetta 'architettura della vita' impieghi di preferenza reti a invarianza di scala. Se si ammette la similarità tra le reti neurali e le reti sociali, non si può fare a meno di riconoscere che vi siano entità, gli *hub* (neuroni, persone, attori ecc.) che rivestono un ruolo centrale. Queste idee, alla base di un universo interconnesso e auto-organizzato, inducono ad approfondire la relazione che esiste tra sistemi sociali, culture e cervelli, una questione critica – osservano gli scienziati – che avrà nel prossimo futuro rilevanti ricadute su interventi a larga scala persino nell'ambito della sanità. Un aspetto abbastanza inquietante, se considerato da un altro punto di vista.

ABSTRACT – Since the end of the last century, the study of the brain as a network of high connectivity has arisen in neuroscience. The purpose of this cerebral organization would be to contain the costs of neuronal development in terms of space, timing (in the transmission of information) and 'material' employed in the formation and maintenance of neurons and neuronal populations. This paper aims at investigating the sources of ideas that neuroscientists borrowed, inspired not only by evolutionary biology, but also by modern social theories, economic thinking and ancient and modern philosophy. In addition to the contribution of the founding fathers of late nineteenth-century neuroanatomy and neurophysiology (Ramón y Cajal and Lorente de Nó), the topological work of eighteenth-century mathematicians (Leibniz, Eulero) and the mathematical economic theory (Pareto) provided concepts and methods to the theory of neural networks and to organizational criteria regulating the birth and growth of neural connections at cellular level. Finally, the concept of connectivity applied to the brain at rest refers to the philosophers, from the Stoics to William James, through Kant.

Direttore responsabile: prof. Vincenzo Cappelletti

Registrazione del Tribunale di Firenze n. 4026 del 6 novembre 1990

ISSN 0031-9414

---

FINITO DI STAMPARE  
PER CONTO DI LEO S. OLSCHKI EDITORE  
PRESSO ABC TIPOGRAFIA • CALENZANO (FI)  
NEL MESE DI GENNAIO 2018

