

I motoneuroni gamma: i registi silenziosi dell'attenzione incarnata

Salvatore Leonardi

Abstract

Questo articolo propone un paradigma rivoluzionario per comprendere il ruolo dei motoneuroni gamma (γ MNs) nell'attenzione. Tradizionalmente visti come semplici regolatori della sensibilità propriocettiva durante il movimento (coattivazione α - γ), suggeriamo che i γ MNs siano, in realtà, registi attivi di un meccanismo di "preamplificazione" sensoriale controllato dal cervello. Questa modulazione gamma top-down permette una focalizzazione attenzionale fine e mirata in tutte le sue forme: dall'attenzione interna (come la consapevolezza corporea e l'interocezione) all'attenzione esterna multimodale (visiva, uditiva, tattile, chimica). Il modello classico della propiocezione non riesce a spiegare come l'attenzione possa affinare la percezione in assenza di movimento macroscopico. L'ipotesi qui delineata risolve questa lacuna, dimostrando come i γ MNs possano rendere salienti segnali sottili derivanti dal tono muscolare basale, dalle micro-oscillazioni intrinseche del corpo o dalla semplice intenzione motoria. Attraverso questa modulazione, i fusi neuromuscolari diventano ipersensibili, amplificando il feedback propriocettivo e fornendo un ancoraggio corporeo fondamentale per la direzione e la qualità dell'attenzione. Il nostro approccio si allinea con le teorie del controllo predittivo e della cognizione incarnata, pur distinguendosi dalla teoria premotoria dell'attenzione, della quale ne integra le critiche. Mentre quest'ultima enfatizza la preparazione di movimenti macroscopici (es. saccadi) per l'attenzione spaziale, l'ipotesi dei γ MNs propone un meccanismo più microscopico e periferico che supporta l'attenzione a un livello profondo, rendendo il corpo uno strumento attivo di indagine sensoriale. Questo articolo offre un meccanismo neurofisiologico concreto per una teoria unificata dell'attenzione come processo intrinsecamente incarnato, suggerendo nuove direzioni per la ricerca futura.

Keywords: Motoneuroni Gamma (γ MNs), Attenzione Incarnata, Propriocezione, Modulazione Sensoriale, Attenzione Top-Down, Cognizione Incarnata, Controllo Predittivo, Fusi Neuromuscolari, Coattivazione Alfa-Gamma, Intenzione Motoria.

Introduzione: un paradigma rivoluzionario per la percezione e la consapevolezza

Il controllo motorio è stato a lungo associato primariamente ai motoneuroni α (α MNs), le cellule nervose che innervano direttamente le fibre muscolari extrafusali responsabili della generazione del movimento (Sherrington, 1906). Accanto a questi, i motoneuroni γ (γ MNs), che innervano le fibre intrafusali all'interno dei fusi neuromuscolari, sono stati tradizionalmente considerati regolatori accessori, cruciali per il mantenimento della sensibilità propriocettiva durante l'accorciamento muscolare (la coattivazione α - γ) e per un feedback accurato sulla lunghezza e la velocità del muscolo (Matthews, 1974).

Tuttavia, una prospettiva emergente e più audace suggerisce che il ruolo dei γ MNs si estenda ben oltre la mera regolazione sensoriale, posizionandoli come mediatori cruciali della focalizzazione attentiva in ogni sua forma, sia interna che esterna, e attraverso diverse modalità sensoriali. Questa ipotesi funzionale propone che i γ MNs agiscano come un "preamplificatore" sensoriale controllato dal cervello, facilitando un meccanismo di "aggancio" e "sgancio" attentiva che integra percezione e azione a un livello profondo e incarnato. Questo ruolo si estende a tutte le forme di attenzione, sia interna (es. consapevolezza corporea, interocezione) che esterna multimodale (visiva, uditiva, tattile, olfattiva, gustativa), fornendo un ancoraggio corporeo fondamentale per la direzione e la modulazione attentiva.

Il presente articolo esplora questa visione innovativa, analizzando la sua plausibilità neurofisiologica e fornendo esempi concreti di come i γ MNs possano agire da attori chiave nell'orchestrazione non solo dell'attenzione somatosensoriale e motoria, ma anche di altre forme di attenzione, fornendo un substrato unificante per l'attenzione in diverse modalità sensoriali, anche in assenza di movimento macroscopico palese.

Il modello classico della propriocezione e le sue lacune nell'attenzione.

Il fuso neuromuscolare è il principale organo propriocettivo che fornisce al sistema nervoso centrale (SNC) informazioni vitali sulla dinamica muscolare tramite le fibre afferenti primarie (Ia) e secondarie (II). All'interno del fuso, troviamo due tipi di fibre intrafusali: le fibre a sacco nucleare (dinamiche e statiche) e le fibre a catena nucleare. Le afferenze Ia (terminazioni annulospirali) avvolgono sia le fibre a sacco che a catena e sono sensibili sia alla velocità di stiramento che alla lunghezza muscolare. Le afferenze II (terminazioni a fiorami) innervano prevalentemente le fibre a catena nucleare e sono più sensibili alla lunghezza statica del muscolo. È fondamentale notare che queste afferenze sensoriali (Ia e II) possiedono un campo recettivo ben definito, corrispondente alla specifica porzione del muscolo che innervano. Qualsiasi variazione di lunghezza o tensione all'interno di questo campo recettivo muscolare attiverà le fibre afferenti del fuso.

La coattivazione α - γ è un meccanismo fondamentale in cui gli α MNs e i γ MNs vengono attivati simultaneamente. Questo assicura che il fuso rimanga sensibile anche durante la contrazione del muscolo extrafusale, prevenendone l'allentamento ("slack") e mantenendo il fuso efficace nel monitorare la lunghezza muscolare in ogni fase del movimento (Matthews, 1974). Inoltre, i γ MNs dinamici influenzano prevalentemente le afferenze Ia, rendendole più sensibili ai cambiamenti rapidi di lunghezza (velocità di stiramento), mentre i γ MNs statici influenzano sia le afferenze Ia che II, modulando la loro sensibilità alla lunghezza statica del muscolo.

Nonostante la sua importanza, questo modello tradizionale non riesce a spiegare in modo esaustivo la fine modulazione della percezione e dell'attenzione che sperimentiamo quotidianamente. Come possiamo "sentire" una parte specifica del nostro corpo senza muoverla attivamente in modo macroscopico? Come facciamo a mantenere una focalizzazione visiva fluida su un oggetto in movimento, o a isolare una singola voce in un ambiente rumoroso? Questi fenomeni suggeriscono un meccanismo di "amplificazione selettiva" delle informazioni sensoriali che va oltre la loro semplice trasmissione, suggerendo un ruolo attivo del corpo nella direzione dell'attenzione, anche in assenza di movimenti palesi. Questa necessità di spiegare la modulazione attenzionale ci porta a considerare un ruolo più profondo per i γ MNs, che possa operare anche a livello di attività motoria sottile, tono muscolare o pura intenzione, e non solo su movimenti ampi.

L'ipotesi della focalizzazione attenzionale mediata dai γ MNs

L'ipotesi centrale è che i γ MNs non siano solo regolatori passivi del feedback propriocettivo, ma siano invece strumenti attivi per "presintonizzare" il nostro sistema sensoriale in base alle nostre intenzioni attentive. Questa presintonizzazione si manifesta in vari ambiti:

Attenzione interna: consapevolezza corporea e interocezione

La capacità di dirigere la propria attenzione verso sensazioni interne, come la posizione di un arto, il battito cardiaco o le sensazioni viscerali, è fondamentale per la consapevolezza corporea e l'interocezione (Craig, 2002).

Meccanismo proposto: Questo processo è guidato da un flusso top-down dal sistema nervoso centrale (SNC). Le aree corticali superiori, come la corteccia parietale posteriore (coinvolta nello schema corporeo e nell'attenzione spaziale) e le cortecce somatosensoriali (Corbetta & Shulman, 2002), genererebbero un segnale intenzionale. Questo segnale discenderebbe lungo le vie neurali e si indirizzerebbe specificamente ai γ MNs del distretto corporeo o muscolare di interesse.

L'attivazione dei γ MNs (potenzialmente sia dinamici che statici, a seconda che l'attenzione sia su cambiamenti o sul mantenimento di una postura sottile) aumenterebbe selettivamente la tensione delle fibre intrafusali nei fusi neuromuscolari locali. Questo renderebbe i neuroni sensoriali Ia e II, che originano da quei fusi, ipersensibili. Questa "amplificazione mirata" dell'input propriocettivo opera in sovrapposizione alla coattivazione α - γ generale e si basa sulla capacità dei γ MNs di rendere salienti i segnali derivati dal tono muscolare basale, dalle fisiologiche micro-oscillazioni intrinseche del corpo o dalla semplice intenzione motoria (anche in assenza di un movimento palese), costituendo il

fondamento neurale della percezione cosciente e focalizzata del corpo. È come se il cervello, attraverso i γ MNs, accendesse un "riflettore sensoriale" su un'area specifica, rendendone le sensazioni intrinsecamente più salienti e percettibili, anche in assenza di movimento macroscopico.

È fondamentale chiarire che i γ MNs, essendo neuroni efferenti, non possiedono un campo recettivo nel senso tradizionale del termine (cioè un'area sensoriale da cui ricevono input). Piuttosto, la loro azione è quella di modulare il campo recettivo del fuso neuromuscolare. La loro attivazione definisce un campo d'influenza propriocettivo specifico, corrispondente all'area muscolare i cui fusi vedranno la loro sensibilità finemente regolata per dirigere l'attenzione.

Specificità dei γ MNs: dinamici vs. statici e il loro ruolo attenzionale

I γ MNs dinamici (γ -D) innervano principalmente le fibre a sacco nucleare dinamiche e modulano prevalentemente la sensibilità delle afferenze Ia, rendendole estremamente responsive ai cambiamenti rapidi di lunghezza muscolare (velocità di stiramento). Sono cruciali quando l'attenzione è focalizzata su cambiamenti rapidi o anticipati nel corpo o nell'ambiente, amplificando la percezione di dinamiche sottili. I γ MNs statici (γ -S), invece, innervano le fibre a sacco nucleare statiche e le fibre a catena nucleare, influenzando sia le afferenze Ia che II, e sono cruciali per la sensibilità alla lunghezza statica del muscolo e al mantenimento del tono. La loro attivazione è predominante quando l'attenzione si concentra sul mantenimento di una postura, sul tono muscolare basale o su sensazioni statiche e continue. Questa specificità permette al cervello di 'sintonizzare' il fuso neuromuscolare per il tipo di informazione propriocettiva più rilevante per l'obiettivo attenzionale.

Vediamo di seguito alcuni esempi che illustrano il ruolo che i γ MNs potrebbero rivestire nella preamplificazione del segnale sensoriale.

Esempi Esplicativi:

- Il chitarrista che "sente" il tasto giusto: Un chitarrista esperto che sta eseguendo un assolo complesso non guarda le sue dita; "sente" la posizione esatta sul manico della chitarra. Questo non è solo un feedback passivo. L'attenzione focalizzata sulla posizione delle dita e sulla pressione sui tasti potrebbe attivare i γ MNs (potenzialmente sia dinamici che statici per finezza e mantenimento) nei muscoli intrinseci della mano e dell'avambraccio. Questo, pur mantenendo la coattivazione α - γ per il controllo del movimento, aumenterebbe la sensibilità dei fusi neuromuscolari (in particolare le afferenze Ia e II), permettendo al chitarrista di percepire con eccezionale finezza ogni minima variazione nella posizione e tensione muscolare, facilitando una precisione millimetrica anche senza l'ausilio visivo. Questa modulazione gamma può

affinare la percezione anche in micro-aggiustamenti o nella pressione isometrica delle dita, non solo durante l'esecuzione di un assolo dinamico.

- La concentrazione sull'anomalia posturale: Una persona che esegue un esercizio di pilates e si concentra sulla "sensazione" di allineamento della colonna vertebrale o sull'attivazione di un muscolo profondo (es. il trasverso dell'addome) senza compiere un movimento ampio. In questo caso, l'intenzione di focalizzare l'attenzione su quella specifica sensazione interocettiva e propriocettiva potrebbe indurre una modulazione top-down dei γ MNs nei muscoli target. Anche in assenza di un'ampia contrazione (e quindi con un'attività α minima, o solo di tono), questa attivazione gamma renderebbe i segnali propriocettivi provenienti dai fusi di quei muscoli (tramite le afferenze Ia e II) più salienti e accessibili alla consapevolezza, permettendo di "sentire" un muscolo profondo senza movimento macroscopico.
- La meditazione e la consapevolezza del respiro/battito cardiaco: Durante la meditazione, una persona può focalizzare l'attenzione sul proprio respiro o sul battito cardiaco. Sebbene il diaframma e i muscoli intercostali si muovano, l'attenzione non è sul movimento esterno ma sulla sensazione interna. Qui, l'intenzione top-down potrebbe attivare selettivamente i γ MNs nei muscoli respiratori (o muscoli adiacenti al cuore), rendendo le afferenze dai fusi più salienti e contribuendo alla percezione cosciente di processi interni altrimenti subliminali. Non è l'atto di respirare di per sé, ma la capacità di "sentire" e "monitorare" attivamente queste sensazioni interne, che potrebbe essere facilitata dalla modulazione gamma.

Attenzione esterna: l'aggancio attenzionale multimodale

L'attenzione esterna implica la focalizzazione su stimoli provenienti dall'ambiente, siano essi visivi, uditivi, tattili o chimici. La mia ipotesi sui γ MNs suggerisce che anche qui, la propriocezione mediata dai γ MNs agisca come un ancoraggio corporeo per l'attenzione.

Meccanismo proposto: La focalizzazione attenzionale esterna è un processo dinamico che integra influenze bottom-up (dallo stimolo) e top-down (dall'intenzione). L'ipotesi propone che i γ MNs giochino un ruolo nel mantenere l'attenzione sullo stimolo non modulando direttamente i recettori sensoriali primari (es. retinici, cocleari), ma attraverso una modulazione fine del feedback propriocettivo del proprio corpo che interagisce o si prepara a interagire con l'ambiente, indipendentemente dalla modalità sensoriale.

Quando segui un oggetto in movimento (es. un uccello in volo), i tuoi occhi e la tua testa si muovono. Questo richiede un feedback estremamente preciso sulla posizione e il movimento dei muscoli del collo e degli occhi. Il SNC, tramite un controllo top-down (es. dalla corteccia prefrontale

dorsolaterale, coinvolta nell'attenzione sostenuta; Miller & Cohen, 2001), può modulare l'attività dei γ MNs nei muscoli coinvolti in questi movimenti di inseguimento o nella preparazione del corpo all'interazione con lo stimolo ambientale. Questa modulazione, sovrapponendosi alla normale coattivazione α - γ , aumenterebbe la sensibilità dei fusi neuromuscolari, fornendo al cervello informazioni propriocettive più dettagliate e "affinate" sulla posizione e la dinamica della propria testa e del proprio corpo nello spazio in relazione allo stimolo attentivo (visivo, uditivo, tattile, ecc.). Questo crea un "Campo di Attenzione Propriocettivo" modulato: sebbene i γ MNs non abbiano campi recettivi nel senso sensoriale tradizionale, la loro azione di modulazione genera una sorta di "finestra di maggiore sensibilità propriocettiva". Non proiettano l'attenzione all'esterno, ma affinano la percezione interna del nostro corpo in relazione all'oggetto esterno, rendendo più salienti i segnali propriocettivi provenienti dalle parti del corpo attivamente coinvolte nell'interazione o anche solo nella loro preparazione all'azione.

Esempi Esplicativi:

- Il tiratore scelto che "sente" il respiro: Un tiratore scelto che mira a un bersaglio distante si concentra sul suo obiettivo visivo, ma la sua precisione dipende anche da un controllo impeccabile del proprio corpo. Durante il momento cruciale del tiro, egli "sente" la stabilità della sua postura, il ritmo del proprio respiro e il leggero tremore dei muscoli. I γ MNs potrebbero modulare i fusi neuromuscolari nei muscoli del tronco e delle braccia. Questa modulazione, che si sovrappone alla normale coattivazione α - γ per il controllo posturale, amplifica il feedback propriocettivo su questi micromovimenti e sulla tensione muscolare basale (anche in assenza di movimento macroscopico significativo). Le informazioni dettagliate dai fusi (tramite afferenze Ia e II) permettono al tiratore di compiere l'azione nel momento di massima immobilità corporea, supportando l'attenzione visiva con una consapevolezza corporea estremamente fine e "sintonizzata".
- Il medico che palpa: Un medico che esegue una palpazione addominale per identificare un'anomalia non solo tocca, ma si concentra intensamente sulle sensazioni di resistenza o consistenza. L'attenzione tattile del medico è supportata da una modulazione γ nei muscoli delle dita e del polso, che aumenta la sensibilità dei fusi neuromuscolari in quei distretti. Questo affinamento propriocettivo (che si verifica in presenza della coattivazione α - γ per il mantenimento del tono e della postura della mano) rende i recettori tattili più responsivi ai cambiamenti minimi di pressione e texture, facilitando la discriminazione di anomalie altrimenti impercettibili.

- L'orologiaio con la pinzetta: Un orologiaio che sta lavorando su un meccanismo minuscolo con una pinzetta richiede un'attenzione visiva e motoria estremamente focalizzata. Mentre i suoi occhi sono sul dettaglio, i suoi movimenti sono guidati da una propriocezione finissima delle dita. I γ MNs nelle mani e nelle dita potrebbero essere attivati per aumentare la sensibilità ai minimi input di pressione e movimento, permettendo un controllo motorio ultra-preciso che supporta la focalizzazione visiva su un oggetto così piccolo. Questo meccanismo opera in sinergia con la coattivazione α - γ , affinando ulteriormente il feedback propriocettivo.
- Il tecnico del suono che "mixa": Un tecnico del suono in studio, mentre ascolta attentamente una traccia vocale per mixarla, potrebbe fare sottili movimenti con la testa, variare leggermente la tensione dei muscoli facciali o persino serrare la mascella. Questi micro-aggiustamenti posturali, mediati dai γ MNs, non alterano direttamente la ricezione uditiva. Invece, affinano la propriocezione del "corpo che ascolta", aumentando la sensibilità dei fusi neuromuscolari nei muscoli del collo, della mascella e facciali. Questo feedback propriocettivo più ricco, supportato dalla coattivazione α - γ per il mantenimento della postura, potrebbe contribuire a una percezione uditiva più discriminante, quasi come se il corpo si mettesse in risonanza con l'attenzione uditiva per cogliere sfumature e artefatti acustici sottili.
- Il sommelier e l'aroma: Similmente, quando un sommelier si concentra sull'aroma di un vino, sottili movimenti della testa o della muscolatura respiratoria, seppur impercettibili, potrebbero essere accompagnati da una modulazione γ che affina la propriocezione del "corpo che annusa", migliorando la sua capacità discriminativa olfattiva attraverso un feedback corporeo più dettagliato.

Percezione e movimento: una relazione indissolubile

È fondamentale chiarire che l'ipotesi presentata non propone una percezione cosciente e focalizzata in assenza assoluta di attività motoria. Piuttosto, essa sostiene che l'attenzione, in particolare quella interna o che richiede discriminazione fine, sia sempre sostenuta da una qualche forma di attività motoria o pre-motoria, seppur a un livello microscopico o di tono muscolare residuo.

Quando si fa riferimento all'"assenza di movimento macroscopico", si intende l'assenza di movimenti ampi, palesemente visibili o facilmente misurabili con strumenti convenzionali. Tuttavia, il corpo umano è intrinsecamente dinamico, caratterizzato da un tono muscolare basale e da micro-oscillazioni fisiologiche (es. tremori posturali, lievi aggiustamenti di equilibrio). Questi segnali,

normalmente subliminali, diventano salienti e accessibili alla consapevolezza quando i γ MNs "preamplificano" selettivamente la sensibilità dei fusi neuromuscolari.

Inoltre, anche la semplice intenzione di muoversi o di "sentire" una parte del corpo, senza che vi sia un movimento effettivo, può generare una scarica discendente sui γ MNs. Questa intenzione può essere interpretata come una forma di attività pre-motoria o "preparazione all'azione" a livello neurale, che modula attivamente il sistema propriocettivo, contribuendo alla direzione attentiva. Questo principio si allinea con osservazioni consolidate in altri sistemi sensoriali, come la visione. Ad esempio, esperimenti dimostrano che impedendo i micromovimenti oculari (microsaccadi), l'immagine tende a "svanire" (Ditchburn & Ginsborg, 1952). Ciò sottolinea che anche a livello oculare, una continua attività motoria (seppur minima) è fondamentale per il mantenimento della percezione. Allo stesso modo, la nostra ipotesi estende questo concetto al sistema propriocettivo generale: il corpo, attraverso la sua intrinseca dinamicità e la modulazione attiva dei γ MNs, è un attore ineludibile nel processo percettivo e attentivo.

Attenzione e percezione: un processo integrato e top-down

La mia ipotesi dei γ MNs non implica che l'attenzione sia un sistema completamente separato e temporalmente antecedente alla percezione in senso lineare, ma piuttosto che esista una relazione bidirezionale, ricorsiva e profondamente integrata tra attenzione e percezione, con un ruolo cruciale dei meccanismi top-down.

Quando si parla di "intenzione top-down", ci si riferisce alla capacità delle nostre intenzioni, aspettative, obiettivi o piani cognitivi di ordine superiore di influenzare attivamente e "presintonizzare" il sistema sensoriale prima che uno stimolo venga completamente elaborato a livello percettivo. Questo è coerente con i modelli di controllo predittivo (Wolpert & Ghahramani, 2000), dove il cervello genera modelli interni e anticipazioni per ottimizzare l'elaborazione sensoriale e l'azione.

In questo contesto, la sequenza proposta è la seguente: (1) Un'intenzione o uno scopo cognitivo (top-down) genera un segnale che mira a focalizzare l'attenzione su una specifica area sensoriale o corporea. (2) Questo segnale discende e attiva i γ MNs, i quali modulano la sensibilità dei fusi neuromuscolari periferici. (3) I fusi, ora "presintonizzati", inviano segnali propriocettivi amplificati e dettagliati (bottom-up) al Sistema Nervoso Centrale. (4) Queste informazioni propriocettive amplificate, insieme agli input sensoriali specifici della modalità (visiva, uditiva, tattile, ecc.), contribuiscono alla formazione di una percezione più chiara, saliente e focalizzata.

In questo modello, l'attenzione (intesa come l'atto di focalizzare o "presintonizzare") è un processo attivo che modella e dirige la percezione, rendendo certi stimoli più rilevanti di altri. Non sono quindi due sistemi disgiunti, ma aspetti interconnessi di un unico processo sensorimotorio e cognitivo integrato. L'attenzione, attraverso la modulazione γ , agisce come un "filtro" o un "amplificatore" che prepara il sistema a ricevere e dare significato alle informazioni sensoriali, influenzando in modo determinante il contenuto e la qualità della percezione. È una forte affermazione dell'idea di una mente incarnata, dove la distinzione tra azione e percezione è fluida e interdipendente.

Connessioni con la ricerca neuroscientifica esistente

La mia ipotesi dei γ MNs si armonizza con diverse aree di ricerca consolidate, offrendo un meccanismo neurofisiologico specifico per fenomeni già osservati:

- (i) **Controllo predittivo del movimento e della percezione:** Il cervello opera in modo predittivo, anticipando gli eventi e preparando le risposte (Wolpert & Ghahramani, 2000). L'attività dei γ MNs è sotto un controllo corticale significativo e si ritiene che giochi un ruolo cruciale nel "pre-settare" la sensibilità dei fusi neuromuscolari in base alle aspettative di movimento e, per estensione, alle aspettative sensoriali. Questa "sintonizzazione anticipatoria" del sistema sensoriale, mediata dai γ MNs, fornisce un meccanismo efferente concreto per la previsione sensoriale e la direzione dell'attenzione, anche in assenza di un'azione motoria palese, ma solo con un'intenzione o un'immagine motoria. È un esempio di come il cervello, attraverso i motoneuroni efferenti, possa influenzare attivamente la raccolta di informazioni sensoriali da specifici campi recettivi dei fusi neuromuscolari, affinando la percezione.
- (ii) **Interazione con altri sistemi attenzionali:** L'ipotesi dei γ MNs non propone un sistema attenzionale isolato, ma piuttosto un meccanismo efferente periferico che opera in sinergia con le più ampie reti attenzionali corticali e sottocorticali. La focalizzazione top-down mediata dai γ MNs è il risultato finale di un'elaborazione complessa che coinvolge diverse aree cerebrali (corteccie parietali posteriori e prefrontali). È da queste aree di ordine superiore che si origina l'intenzione attenzionale, che viene poi tradotta in segnali discendenti che modulano direttamente o indirettamente l'attività dei γ MNs. Secondo la mia ipotesi, i γ MNs agiscono quindi come un effettore chiave di un anello di feedback senso-motorio attenzionale. Le intenzioni cognitive (top-down) modulano i γ MNs, che a loro volta preamplificano le afferenze propriocettive (bottom-up). Queste informazioni amplificate ritornano al cervello, informando e rafforzando la percezione e l'attenzione in un ciclo ricorsivo. In questo modo, il corpo diventa

un partecipante attivo e dinamico nel processo attenzionale, non solo un ricevitore passivo di informazioni sensoriali.

Confronto con la teoria premotoria dell'attenzione

L'emergente ipotesi che vede i γ MNs come registi silenziosi dell'attenzione si pone in un rapporto di continuità e, al contempo, di specificità rispetto alla ben nota Teoria Premotoria dell'Attenzione (Rizzolatti et al., 1987; Rizzolatti & Craighero, 2004). È tuttavia cruciale riconoscere che, nonostante la sua influenza, questa teoria è stata oggetto di dibattiti e significative critiche, come evidenziato in recenti revisioni (es. Smith & Schenk, 2012). Entrambe le prospettive offrono un approccio incarnato alla cognizione, ma differiscono nel meccanismo primario, nella scala d'azione e nella loro robustezza empirica.

Punti in comune

- Attenzione come processo incarnato e motorio: Sia l'ipotesi premotoria che quella dei γ MNs convergono sull'idea che l'attenzione non sia un'entità astratta, ma un processo intrinseco e profondamente radicato nell'organizzazione motoria del cervello e del corpo. L'attenzione è vista come una manifestazione diretta della preparazione o dell'intenzione motoria, piuttosto che una mera selezione di informazioni sensoriali.
- Percezione orientata all'azione: In entrambe le teorie, la percezione non è un processo passivo di ricostruzione della realtà, ma è attivamente influenzata e modellata dalle nostre intenzioni e preparazioni all'azione. Lo spazio e gli oggetti vengono codificati in funzione delle esigenze motorie e delle potenziali interazioni (Barsalou, 2008).
- Dipendenza dell'attenzione dalla programmazione motoria: L'attenzione spaziale selettiva è considerata una conseguenza dell'attivazione di neuroni coinvolti nella programmazione di movimenti diretti spazialmente. Questa preparazione motoria, anche se il movimento non viene eseguito palesemente, influenza direttamente la percezione, facilitando l'elaborazione degli stimoli nell'area attentiva.

Punti di differenza

- Meccanismo primario e scala di azione:
 - L'ipotesi Premotoria dell'Attenzione (Rizzolatti et al., 1987) si concentra sulla preparazione di movimenti macroscopici, palesi o covert, in particolare i movimenti oculari (saccadi), come base per l'attenzione spaziale. L'attenzione spaziale è considerata una conseguenza diretta dell'attivazione di neuroni nelle mappe pragmatiche spaziali (aree corticali che programmano azioni motorie). La sua evidenza principale include la deviazione della traiettoria delle saccadi verticali in base alla direzione dell'attenzione, dimostrando un coinvolgimento del sistema oculomotorio anche in assenza di movimenti palesi. Si concentra sulla "facilitazione di neuroni" in queste mappe come conseguenza della preparazione al movimento. Tuttavia, come sottolineato da Smith e Schenk (2012), l'interpretazione di questi dati è problematica. Ad esempio, nel Campo Oculare Frontale (FEF), si è osservato che le popolazioni neuronali coinvolte nel controllo saccadico sono spesso separate da quelle coinvolte nella selezione visiva, suggerendo una dissociazione anziché un'equivalenza funzionale (Thompson et al., 1997). Studi di microstimolazione e TMS, che attivano ampie popolazioni neuronali, non possono quindi fornire un supporto inequivocabile per l'idea che l'attenzione sia guidata specificamente da segnali motori.
 - L'ipotesi dei Motoneuroni Gamma propone un meccanismo a un livello più microscopico e sottile, focalizzandosi sulla modulazione attiva della sensibilità propriocettiva attraverso i γ MNs. I γ MNs non generano direttamente il movimento macroscopico, ma "preamplificano" i segnali sensoriali provenienti dai fusi neuromuscolari. Questo permette una focalizzazione attenzionale estremamente fine anche in assenza di movimenti palesi significativi, basandosi sul tono muscolare basale, micro-oscillazioni intrinseche del corpo o semplice intento motorio. È un meccanismo che opera a un livello più periferico e "sensorimotorio profondo".
- Focalizzazione dell'attenzione (dominanza sensoriale/motorio):
 - Ipotesi Premotoria: Pur riconoscendo l'esistenza di mappe pragmatiche per movimenti diversi (es. braccia), il suo focus principale è sull'attenzione spaziale visiva e sul sistema oculomotorio, specialmente in primati con visione foveale. Si parla specificamente di "mappe pragmatiche oculomotorie" che giocano un ruolo centrale nella direzione dell'attenzione nello spazio. Smith e Schenk (2012) mettono in discussione la generalizzabilità di questo ruolo privilegiato, evidenziando risultati contrastanti riguardo alla capacità di altri sistemi effettori di orientare l'attenzione in modo indipendente, e

sottolineando come l'attenzione esogena possa avere un legame più forte con il sistema oculomotorio rispetto all'attenzione endogena.

- Ipotesi dei Motoneuroni Gamma: Estende il suo ruolo a tutte le forme di attenzione, sia interna (consapevolezza corporea, interocezione) che esterna multimodale (visiva, uditiva, tattile, chimica). Suggestisce che l'attenzione esterna è supportata da una fine modulazione del feedback propriocettivo del proprio corpo che si prepara a interagire con l'ambiente, creando un "Campo di Attenzione Propriocettivo". Questo significa che l'attenzione, indipendentemente dalla modalità sensoriale dello stimolo, è sempre supportata da una "sintonizzazione" del corpo.
- Meccanismo di "presintonizzazione":
 - Ipotesi Premotoria: La "presintonizzazione" si manifesta come una preparazione di un programma motorio per una saccade (o altro movimento) verso la posizione attesa, rendendo quella posizione saliente e facilitando risposte più rapide. L'aumento di responsività dei neuroni visivi (ad esempio nel collicolo superiore) è visto come una conseguenza di questa preparazione motoria. Tuttavia, Smith e Schenk (2012) discutono come la capacità di dissociare l'attenzione dall'obiettivo saccadico, specialmente per l'attenzione endogena, suggerisca che la preparazione motoria non sia sempre una condizione necessaria e sufficiente per l'attenzione spaziale. Evidenziano inoltre che i cambi di attenzione pre-saccadici potrebbero essere qualitativamente diversi dai cambi di attenzione endogeni in assenza di movimento, potenzialmente mediati da meccanismi di 'remapping' sensoriale piuttosto che da una dipendenza diretta dalla preparazione motoria.
 - Ipotesi dei Motoneuroni Gamma: La "presintonizzazione" avviene tramite il controllo top-down dei γ MNs che aumentano selettivamente la tensione delle fibre intrafusali. Questo rende le afferenze sensoriali (Ia e II) dei fusi neuromuscolari ipersensibili, amplificando i segnali propriocettivi più deboli. Questa amplificazione "mirata" dell'input propriocettivo costituisce il fondamento della percezione cosciente e focalizzata, agendo come un "riflettore sensoriale" sul corpo stesso.

Critiche alla teoria premotoria e dissociazioni funzionali

È importante notare che, sebbene influente, la Teoria Premotoria dell'Attenzione ha suscitato dibattiti e significative critiche, che ne mettono in discussione la validità di alcune delle sue previsioni chiave (Smith & Schenk, 2012). La revisione di Smith e Schenk (2012) analizza quattro previsioni specifiche

della Teoria Premotoria e conclude che l'evidenza empirica non è pienamente coerente con l'idea che l'attenzione spaziale sia funzionalmente equivalente alla preparazione motoria.

Le principali critiche includono:

- Dissociazioni anatomiche e funzionali: Contrariamente alla previsione che attenzione e preparazione motoria usino gli stessi substrati neurali (Rizzolatti et al., 1987), Smith e Schenk (2012) presentano evidenze di dissociazioni funzionali e anatomiche tra attenzione spaziale endogena e preparazione motoria. Ad esempio, si è osservato che all'interno di aree come il Campo Oculare Frontale (FEF) e la Corteccia Parietale Posteriore (PPC), esistono popolazioni neuronali separate per il controllo saccadico e per la selezione visiva o l'attenzione (Thompson et al., 1997). Questo suggerisce che non tutte le aree coinvolte nella preparazione motoria sono coinvolte nell'attenzione covert, e viceversa.
- Necessità e sufficienza della preparazione motoria: La previsione che la preparazione motoria sia sia necessaria che sufficiente per un cambiamento di attenzione è fortemente contestata. Sebbene ci sia evidenza che la preparazione motoria sia sufficiente per orientare l'attenzione (es. attenzione pre-saccadica), la ricerca ha dimostrato che è possibile orientare l'attenzione endogenamente a posizioni diverse dall'obiettivo di un movimento imminente senza interruzioni (Kowler et al., 1995; Montagnini & Castet, 2007). Questo mette in discussione la necessità della preparazione motoria per tutti i tipi di attenzione.
- Ruolo privilegiato del sistema oculomotorio: Sebbene l'attenzione esogena sembri strettamente legata all'attivazione del sistema oculomotorio, la previsione di un ruolo privilegiato del sistema oculomotorio nell'orientamento dell'attenzione visiva spaziale non è supportata in modo conclusivo. Inoltre, anche il ruolo degli altri sistemi effettori (es. manuali) nell'orientare l'attenzione è poco chiaro e produce risultati contrastanti (es. confronto tra Jonikaitis & Deubel, 2011 e Khan et al., 2011).
- Meccanismo qualitativamente differente: Smith e Schenk (2012) suggeriscono che gli spostamenti di attenzione pre-saccadici potrebbero essere qualitativamente diversi dagli spostamenti di attenzione endogeni in assenza di movimento. Ciò potrebbe essere spiegato da meccanismi come il remapping visivo che si verifica prima dei movimenti oculari (Duhamel, Colby & Goldberg, 1992), un processo che non si attiva durante l'attenzione covert senza movimento.

In conclusione, la revisione di Smith e Schenk (2012) argomenta che la Teoria Premotoria, nella sua forma più forte, dovrebbe essere rifiutata, suggerendo che una versione più limitata, in cui solo

l'attenzione esogena dipende dalla preparazione motoria, potrebbe essere ancora valida. Propongono che l'attività nel sistema motorio possa contribuire a una "competizione polarizzata" tra diverse rappresentazioni sensoriali, dove l'elemento vincente diventa quello a cui si presta attenzione.

Alla luce di queste critiche, l'Ipotesi dei Motoneuroni Gamma offre un meccanismo alternativo e più generale che può spiegare l'ampiezza e la flessibilità dell'attenzione. Mentre l'ipotesi premotoria si concentra principalmente sull'attenzione spaziale visiva e la programmazione di movimenti palesi o inibiti (es. saccadi) per selezionare lo spazio, la nostra ipotesi approfondisce ulteriormente questa integrazione, suggerendo che l'attenzione, in tutte le sue forme, sia mediata da una fine modulazione della propriocezione corporea. Questo meccanismo "presintonizza" il sistema sensoriale per rilevare anche i più sottili segnali legati all'intenzione o al tono muscolare, rendendo il corpo stesso uno strumento attivo per la focalizzazione sensoriale. Le due prospettive, quindi, non sono necessariamente in competizione, ma l'ipotesi dei γ MNs propone un meccanismo più profondo e pervasivo che estende il concetto di attenzione incarnata a un livello sensorimotorio fondamentale, operando anche quando le previsioni della Teoria Premotoria più forte risultano non supportate.

Conclusioni e prospettive future

L'ipotesi che i γ MNs svolgano un ruolo attivo nella focalizzazione attenzionale, sia interna che esterna e in diverse modalità sensoriali, rappresenta un ampliamento significativo e rivoluzionario della loro funzione tradizionale. Essi non sarebbero solo semplici regolatori del feedback propriocettivo, ma attori chiave in un meccanismo top-down di "aggancio" e "amplificazione" sensoriale, che permette al cervello di "sintonizzarsi" sul proprio corpo e sull'ambiente circostante attraverso un filtro propriocettivo finemente modulato, anche in assenza di movimento macroscopico, affidandosi al tono muscolare basale, alle micro-oscillazioni o all'intento motorio. Questa prospettiva offre un'alternativa o un complemento cruciale alle teorie esistenti, in particolare alla Teoria Premotoria dell'Attenzione, le cui previsioni più forti sono state messe in discussione da evidenze recenti che indicano dissociazioni funzionali tra attenzione e preparazione motoria (Smith & Schenk, 2012).

Questa prospettiva offre un meccanismo neurofisiologico concreto per spiegare come la nostra attenzione possa modulare attivamente la percezione, rendendo il corpo uno strumento attivo di indagine e focalizzazione sensoriale. La capacità di "rendere cosciente" una parte del corpo o di "agganciare" un oggetto esterno attraverso un sistema che amplifica selettivamente l'input sensoriale a livello del recettore è una dimostrazione elegante dell'integrazione fluida tra percezione e azione, e un pilastro per una teoria unificata dell'attenzione come processo profondamente incarnato.

Prospettive future di ricerca dovrebbero mirare a testare questa ipotesi, pur riconoscendo le sfide metodologiche nel misurare l'attività dei singoli γ MNs in vivo nell'uomo. Tuttavia, studi che combinino tecniche di neuroimaging avanzate (fMRI ad alta risoluzione, EEG/MEG) durante compiti di attenzione multimodale con misurazioni indirette della modulazione propriocettiva (ad esempio, attraverso test di discriminazione somatosensoriale o uditiva modulati dall'attenzione, risposte riflesse o stimolazione del nervo con blocchi selettivi) potrebbero fornire evidenze a supporto. L'uso di modelli computazionali e di studi su sistemi animali, dove è possibile un controllo sperimentale più diretto, potrebbero altresì offrire intuizioni preziose. Un'indagine più approfondita sul ruolo dei γ MNs non solo arricchirebbe la nostra comprensione del sistema motorio, ma offrirebbe anche nuove intuizioni sui complessi meccanismi della consapevolezza e dell'attenzione umana, spingendoci a considerare la propriocezione non solo come un input, ma come un potente meccanismo efferente per il controllo cognitivo e l'esistenza incarnata.

Bibliografia

- Barsalou, L. W. (2008). Grounded cognition. *Annual Review of Psychology*, 59(1), 617-645.
- Corbetta, M., & Shulman, G. L. (2002). Control of goal-directed and stimulus-driven attention in the brain. *Nature Reviews Neuroscience*, 3(3), 201-215.
- Craig, A. D. (2002). How do you feel? Interoception: The sense of the physiological condition of the body. *Nature Reviews Neuroscience*, 3(8), 655-666.
- Ditchburn, R. W., & Ginsborg, B. L. (1952). Vision with a stabilized image. *Nature*, 170(4314), 36-37.
- Duhamel, J. R., Colby, C. L., & Goldberg, M. E. (1992). The updating of the representation of visual space in parietal cortex by intended eye movements. *Science*, 255(5040), 90-92.
- Jonikaitis, D., & Deubel, H. (2011). Independent allocation of attention to eye and targets in coordinated eye-hand movements. *Psychological science*, 22(3), 339-347.
- Khan, A. Z., Song, J. H., & McPeck, R. M. (2011). The eye dominates in guiding attention during simultaneous eye and hand movements. *Journal of Vision January*, 11 (1), 1-14.
- Kowler, E., Anderson, E., Doshier, B., & Blaser, E. (1995). The role of attention in the programming of saccades. *Vision Research*, 35(13), 1897-1906.
- Matthews, P. B. C. (1974). Mammalian muscle receptors and their central actions. *American Journal of Physical Medicine 7 Rehabilitation*, 53(3), 143-144.
- Miller, E. K., & Cohen, J. D. (2001). An integrative theory of prefrontal cortex function. *Annual Review of Neuroscience*, 24(1), 167-202.
- Montagnini, A., & Castet, E. (2007). Spatiotemporal dynamics of visual attention during saccade preparation: Independence and coupling between attention and movement planning. *Journal of Vision*, 7(14), 1-16.
- Rizzolatti, G., & Craighero, L. (2004). The mirror-neuron system. *Annual Review of Neuroscience*, 27(1), 169-192.
- Rizzolatti, G., Riggio, L., Dascola, I., & Umiltà, C. (1987). Reorienting attention across the horizontal and vertical meridians: evidence in favor of a premotor theory of attention. *Neuropsychologia*, 25(11), 31-40.
- Sherrington, C. S. (1906). *The Integrative Action of the Nervous System*. New Haven, CT: Yale Univ. Press.
- Smith, D. T., & Schenk, T. (2012). The Premotor Theory of Attention: Time to move on? *Neuropsychologia*, 50 (6), 1104-1114.
- Thompson, K. G., Bichot, N. P., & Schall, J. D. (1997). Dissociation of visual discrimination from saccade programming in macaque frontal eye field. *Journal of Neurophysiology*, 77(2), 1046-1051.
- Wolpert, D. M., & Ghahramani, Z. (2000). Computational principles of movement neuroscience. *Nature Neuroscience*, 3(11), 1212-1217.

Dichiarazione sull'impiego di tecnologie di intelligenza artificiale generativa e assistita nel processo di scrittura

L'autore ha utilizzato Gemini (Google, <https://gemini.google.com/>) per la revisione, l'editing e la riorganizzazione della bozza dell'articolo, e per la formattazione del testo secondo istruzioni specifiche. Tutti i contenuti generati dall'IA sono stati accuratamente rivisti e modificati dall'autore, che si assume la piena responsabilità per l'accuratezza, la coerenza e il contenuto finale dell'articolo pubblicato.