

Propriocezione

PROPRIOCEZIONE: DEFINIZIONE

La **propriocezione** è la capacità di percepire e riconoscere la posizione del proprio corpo nello spazio e lo stato di contrazione dei propri muscoli.

La propriocezione si distingue dalla **esterocezione**, con cui noi percepiamo il mondo esterno, e dalla **enterocezione (o interocezione)**, con cui noi percepiamo il dolore, la fame, ecc, e il movimento degli organi interni.

La **propriocezione** è spesso indicata anche con il termine **cinestesia**, che pone una maggiore enfasi sul movimento.

Alcuni autori differenziano il senso cinestetico dalla propriocezione, escludendo il senso di equilibrio dalla cinestesia.

La propriocezione è resa possibile dalla presenza di specifici recettori, sensibili alle variazioni delle posture del corpo e dei segmenti corporei, che inviano i propri segnali ad alcune particolari aree encefaliche.

TIPI DI RECETTORI PROPRIOCETTIVI

I recettori propriocettivi sono posizionati in posizioni specifiche a seconda della funzione che rivestono. Si distinguono i seguenti tipi di recettori propriocettivi:

- **Fuso neuromuscolare:** è situato nella muscolatura volontaria e misura la variazione di lunghezza di un muscolo nel tempo (in pratica la velocità con cui un muscolo si allunga e si accorcia durante la contrazione). Per far il fuso percorre in parallelo tutta la fascia muscolare ed è dotato dell'abilità di contrarsi esso stesso. Il fuso ha infatti ha entrambe le componenti: sensoriali e motorie (Fig. 1).
La componente sensoriale ha un andamento spiraliforme e funziona grazie a canali ionici assonici sensibili allo stiramento.
La funzione della componente motoria non è quello di integrare la forza della contrazione muscolare fornita dalle fibre extrafusali, ma di modificare la sensibilità della componente sensoriale. Infatti, una attivazione della componente motoria determina una apertura dei canali ionici (sensibili allo stiramento) della componente sensoriale. Ciò porta a un flusso di ioni di sodio all'interno della cellula. Questo, a sua volta, aumenta il potenziale di riposo della componente sensoriale, aumentando così la probabilità di firing del potenziale d'azione, e aumentando così la sensibilità della componente sensoriale stessa.

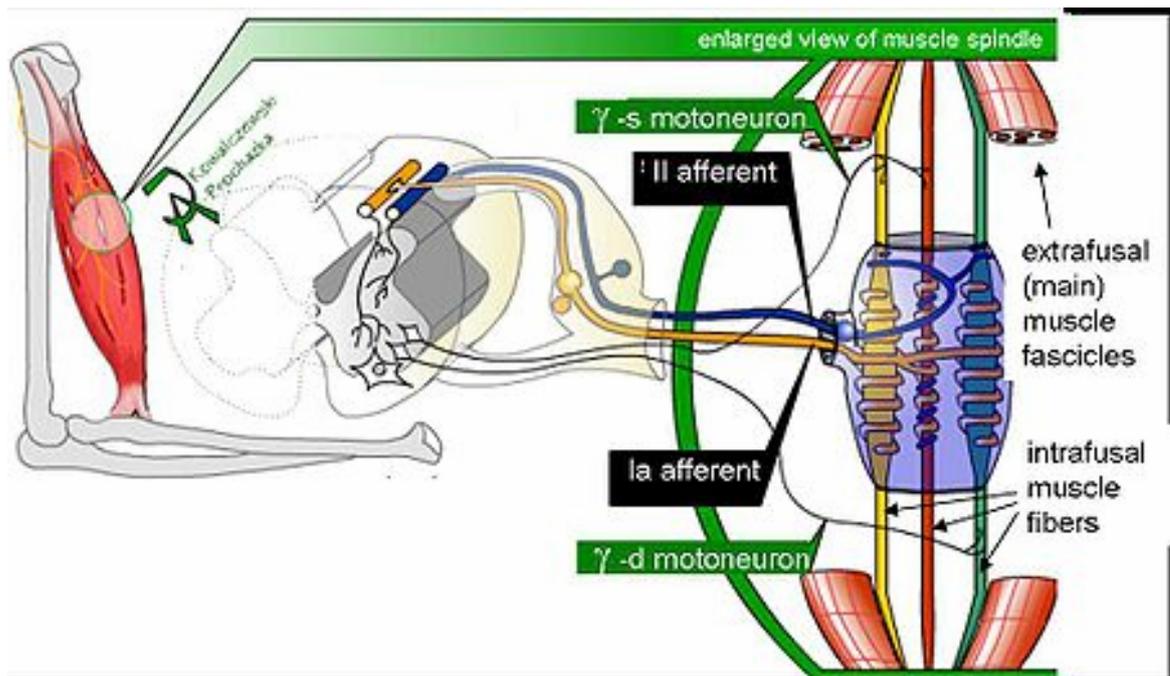


Fig. 1. Schema di fuso neuromuscolare di mammifero. Lo schema mostra la posizione tipica in un muscolo (a sinistra), le connessioni neuronali del midollo spinale (al centro) e la struttura interna espansa del fuso (a destra). Il fuso è un recettore con una propria componente motoria, costituita da più fibre muscolari intrafusalari. Le terminazioni sensoriali si avvolgono a spirale attorno alle porzioni centrali non contrattili delle fibre intrafusalari. Motoneurone attiva le fibre muscolari intrafusalari per modificare il firing rate a riposo e la sensibilità del fuso.

- L'organo muscolo-tendineo del Golgi:** è un secondo tipo di propriocettore muscolare. E' localizzato a livello della giunzione tra i tendini e le fibre muscolari. Gli organi muscolo-tendinei del Golgi hanno due funzioni. In primo luogo, essi sono sensibili allo stato di tensione sviluppato dai muscoli sui tendini. In secondo luogo agiscono come meccanismo "di emergenza", mediante il cosiddetto riflesso miotatico inverso: quando i muscoli sono contratti isometricamente, gli organi del Golgi rilevano il grado di tensione sviluppato dai muscoli sui tendini, innescando un riflesso che porta al rilasciamento muscolare in caso di carico eccessivo. Così facendo, proteggono le fibre tendinee da eventuali danni. Gli organi muscolo-tendinei del Golgi sono localizzati in corrispondenza della regione di trapasso tra fibre muscolari striate e fibre tendinee. A questo livello, si dispongono in serie agli elementi contrattili, sottoforma di strutture fusate, lunghe qualche millimetro, formate da stringhe fibrose, che si inseriscono con un capo nel tendine e con l'altro nella regione muscolare prossima al confine muscolo-tendineo. L'intera struttura è avvolta da una capsula di tessuto connettivo rigido. L'innervazione sensoriale degli organi tendinei del Golgi è costituita da un fascetto di fibre nervose che si distribuiscono attorno alle stringhe fibrose. Queste terminazioni sono riccamente mielinizzate (perdono tale rivestimento entrando nell'organo tendineo e sono quindi dotate di grande velocità di conduzione. A differenza dei fusi neuromuscolari, gli organi del Golgi sono privi di innervazione motoria. Il principio di funzionamento può essere semplificato nel modo seguente. La contrazione muscolare sottopone i tendini ad un certo grado di stiramento, che viene trasmesso agli organi muscolo-tendinei del Golgi. Si ritiene che tale trazione provochi l'avvicinamento delle stringhe fibrose, aumentando la pressione sulle terminazioni sensoriali ed inducendole alla scarica di potenziali d'azione inviati al midollo spinale.

Nel caso di riflesso miotatico inverso, questa successione di impulsi eccita degli interneuroni inibenti che sopprimono i motoneuroni deputati all'innervazione dello stesso muscolo dal quale è partito il segnale. Di conseguenza, la contrazione muscolare rallenta o cessa in risposta agli stimoli provenienti dagli organi muscolo-tendinei del Golgi. Tale riflesso ha una duplice funzione: come già detto, da un lato esso risulta utile per evitare le lesioni tendinee causate da una contrazione troppo violenta del muscolo e dall'altro preserva i muscoli dai danni associati al brusco decremento del carico applicato.

Il riflesso miotatico inverso, innescato dagli organi muscolo-tendinei del Golgi, si oppone quindi ad eccessivi accorciamenti muscolari, al contrario del normale riflesso miotatico, innescato dai fusi muscolari, che si oppone ad eccessivi stiramenti del muscolo.

- **Sensore capsula articolare:** consente di percepire lo spostamento, o più specificatamente la posizione di uno o più segmenti ossei rispetto ad un altro. Es. le ossa dell'avambraccio rispetto all'omero (con recettore nella capsula articolare delle articolazioni del gomito).
- **Recettori vestibolari:** sono gli organi del senso dell'equilibrio e sono situati nell'orecchio interno. Il sistema vestibolare invia al cervello informazioni riguardanti le accelerazioni lineari e angolari della testa, e quindi anche l'orientazione rispetto al vettore accelerazione di gravità e le rotazioni di essa.

A tale scopo, il sistema vestibolare utilizza i seguenti cinque organi recettoriali (Fig. 2):

- due organi detti otolitici (sacculo e utricolo), che misurano le accelerazioni lineari;
- tre canali semicircolari (canale posteriore, orizzontale e superiore), che misurano le accelerazioni angolari.

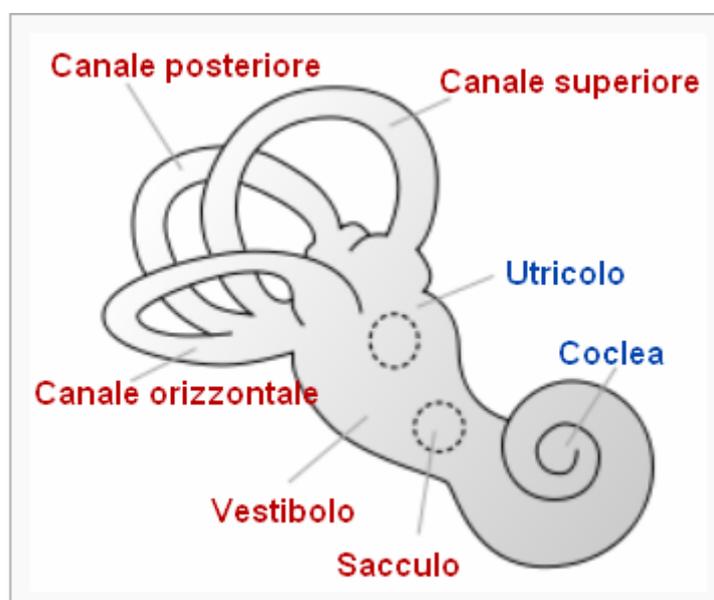


Fig. 2. Rappresentazione schematica della struttura dell'orecchio interno.

Gli organi otolitici hanno una forma di sacco allungata. Sulle loro pareti ospitano le cellule vestibolari ciliate (meccanorecettori ciliati). Esse sono coperte da una cupola gelatinosa (membrana otolitica) su cui poggiano gli otoliti, minuscoli cristalli di carbonato di calcio che alterano la densità della cupola stessa rispetto ad un'endolinfa circostante. Quando il capo è sottoposto ad un'accelerazione lineare, l'inerzia della membrana otolitica flette le cilia delle cellule vestibolari, alterando quindi la polarizzazione della loro membrana cellulare ed innescando un processo di trasduzione mecano-elettrica. Ciò permette la rilevazione di

forze inerziali tangenti alla superficiale dei recettori vestibolari. In posizione eretta, l'utricolo rileva accelerazioni orizzontali, mentre il sacco quelle verticali (come l'accelerazione di gravità).

I canali semicircolari recepiscono le accelerazioni angolari, grazie alla forza inerziale che l'endolinfa esercita su una cupola gelatinosa (diaframma) presente al loro interno. Ciò mette in movimento le ciglia di cellule vestibolari ciliate (meccanorecettori ciliati) presenti all'interno dei canali, in modo analogo agli organi otolitici. I tre canali semicircolari sono quasi perpendicolari tra loro ma non sono disposti sui tre assi anatomici principali del capo.

LA PROPRIOCEZIONE E IL CONTROLLO DEI MOVIMENTI

Essendo la propriocezione l'insieme dei sensi che forniscono informazioni al sistema nervoso centrale sulla posizione del corpo nello spazio e sullo stato di contrazione dei muscoli, evidentemente la propriocezione assume un'importanza fondamentale nel complesso meccanismo di controllo dei movimenti.

Alcuni aspetti della complessa relazione tra propriocezione e controllo del movimento sono brevemente trattati nella dispensa qui allegata.

Il "Sesto senso"

1.1 Apparati neuro-cerebrali deputati al controllo del movimento

Il midollo spinale ed il bulbo sono le sedi di numerosi programmi motori come ad esempio camminare, correre, grattarsi.

Il cervelletto (figura 1) ha un ruolo importante nel controllo dei movimenti, anche di quelli acquisiti e la sua capacità di elaborare le informazioni è paragonabile a quella della corteccia cerebrale.

Per un certo periodo di tempo si pensava che il ruolo del cervelletto fosse solamente quello di migliorare la coordinazione dei muscoli e di mantenere l'equilibrio; in realtà si è visto che questa struttura contribuisce alla generazione e alla programmazione dei movimenti.

I soggetti con lesioni cerebellari hanno difficoltà a compiere sequenze di movimenti rapidi che richiedono una mira ed una sincronizzazione accurata.

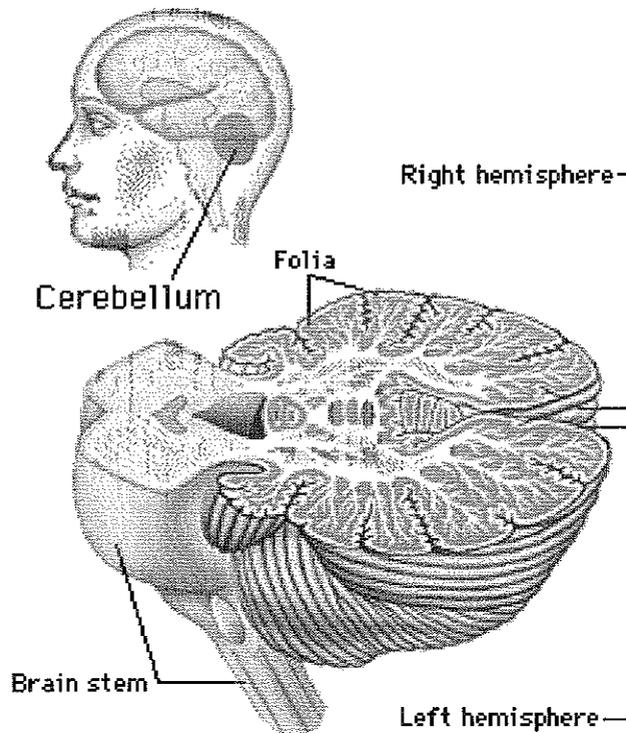


Figura 1: Cervelletto.

Struttura del cervelletto:

L'intera superficie del cervelletto, percorsa da numerosi solchi e circonvoluzioni, è ricoperta da un sottile strato di sostanza grigia, lo strato corticale o corteccia cerebellare. La sua costante sostanza bianca, relativamente più abbondante, ha il massimo sviluppo negli emisferi e forma con le sue sottili lamelle midollari, il substrato delle lamelle. La corteccia cerebellare presenta sostanzialmente in tutti i vertebrati in tutte le varie parti del cervelletto, la medesima struttura.

Macroscopicamente si distinguono, tre strati procedendo dall'esterno verso l'interno (vedi figura 2):

1. Lo strato molecolare.
2. Lo strato delle cellule del Purkinje o strato granulare.
3. Lo strato di granuli o strato granuloso.

Lo strato molecolare consta soprattutto di fibre amieliniche e contiene i dendriti riccamente ramificati delle cellule del Purkinje; vi sono presenti nelle zone superficiali piccole e grandi cellule stellate, le cui diramazioni minori sono collegate ai dendriti o ad i pericari (corpi) delle cellule del Purkinje. Inoltre, nelle zone profonde hanno serie le cellule dei canestri, in cui neuriti decorrono parallelamente alla superficie in direzione perpendicolare alla lunghezza delle lamelle; nel loro tragitto gli assoni forniscono numerose collaterali, le quali abbracciano i corpi delle cellule del Purkinje formando intorno a loro una rete di filamenti a forma di canestri.

Lo strato delle cellule del Purkinje è costituito da voluminosi neuroni, piriformi, disposti in un'unica fila, un pò discosti l'uno dall'altro e localizzati sul margine esterno dello strato di granuli. I loro dendriti, relativamente grossi e riccamente ramificati irradiano verticalmente nello strato molecolare, raggiungendo con le più fini diramazioni la superficie della corteccia. La loro arborizzazione è orientata in un piano perpendicolare alla lunghezza delle lamelle. L'assone, che parte dalla base del corpo cellulare, attraversa lo strato di granuli e si prolunga in seguito in una lamella midollare; durante il passaggio nello strato granuloso emette qualche collaterale a tragitto ricorrente. Alcune cellule del Purkinje direttamente o indirettamente, con il tramite delle altre cellule corticali, affluiscono eccitamenti che arrivano al cervelletto per le vie più varie.

Lo strato di granuli molto evidenti, è costituito da densi strati di piccole cellule (dette granuli), con interposte isole di parenchima prive di cellule. Le isole parenchimali sono chiamate glomeruli cerebellari e risultano di un intreccio di filamenti, formati dai sottili rami dei dendriti dei granuli e dai rami terminali di fibre nervose, dette muscoidi, che provengono dalla sostanza bianca; fra gli uni e gli altri si realizzano sinapsi di tipo axodendritico terminale.

I granuli sono tra le più piccole cellule nervose; hanno citoplasma molto scarso per questo ricordano i linfociti. Rappresentano l'elemento principale di questo strato; i loro assoni amielinici salgono con andamento perpendicolare alla superficie nello strato molecolare, dove si dividono a T. Esistono anche granuli grossi, molto meno numerosi, i quali possiedono neuriti ora corti ed ora lunghi. Gli assoni lunghi entrano nel corpo midollare e probabilmente stabiliscono connessioni tra le varie zone della corteccia cerebellare. Subito sotto lo strato delle cellule del Purkinje si trovano le cellule orizzontali con prolungamenti relativamente lunghi che decorrono parallelamente alla superficie.

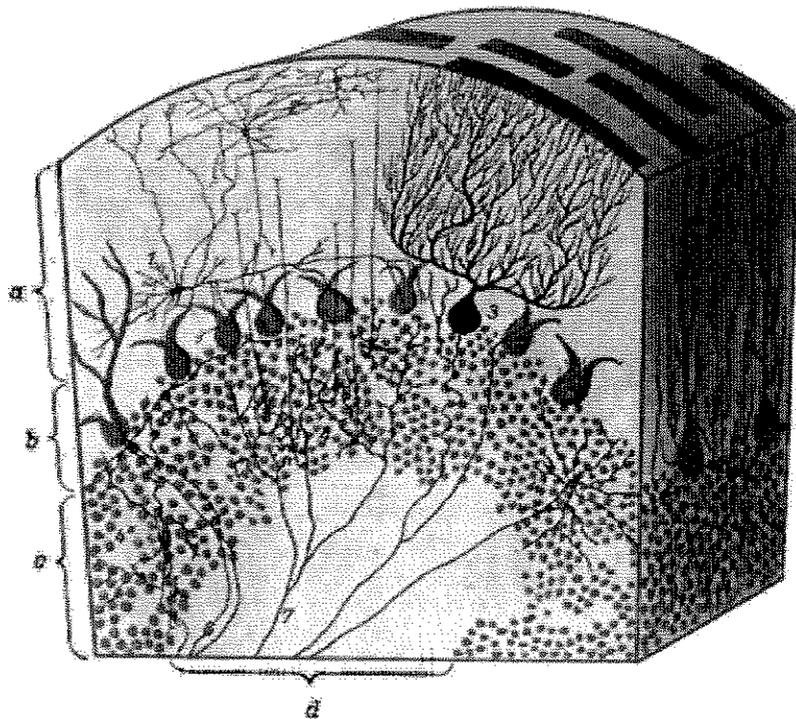


Figura 2: Architettura fortemente modulare del cervelletto.

A questo punto il modello interno d'apprendimento del movimento è comprensibile se consideriamo gli ormai noti meccanismi cellulari del cervelletto.

Il cervelletto ha una struttura compartimentale che è costituita da numerose, piccole unità funzionali (figura 3), ciascuna delle quali contiene una rete neuronali composta di Purkinje e altri neuroni. Ciascuna di queste unità può cambiare la sua relazione ingresso - uscita attraverso l'apprendimento, che è guidato dal

segnale d'errore convogliato alle cellule Purkinje da un'unica struttura d'ingresso costituita dalle cellule delle fibre rampicanti afferenti.

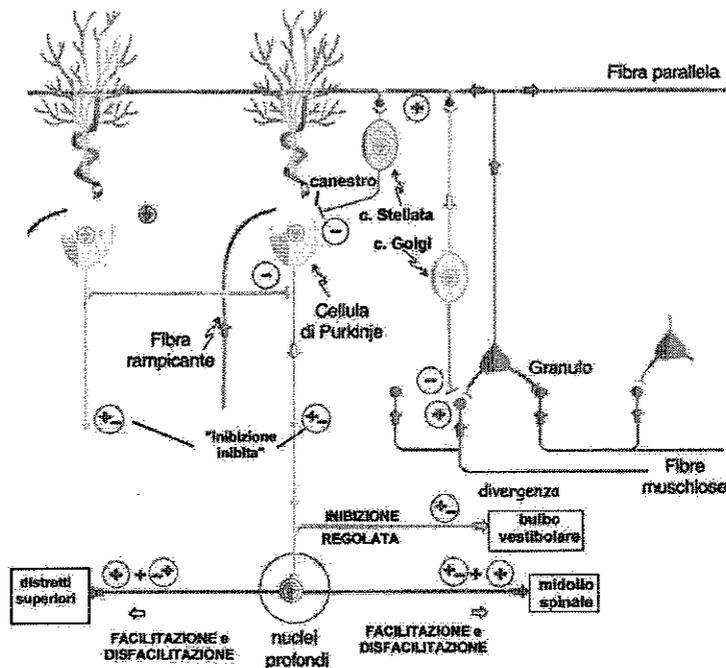


Figura 3: Micromodulo.

Questo elemento computazionale fondamentale del cervelletto è replicato circa 30 milioni di volte all'interno della corteccia cerebellare.

Vie afferenti ed efferenti del cervelletto:

Le fibre afferenti della corteccia cerebellare che risalgono dalla sostanza bianca sono rappresentate da due tipi:

1. Dalle cosiddette fibre muscolari, destinate allo strato di granuli, nella quale terminano ramificandosi.
2. Alle fibre rampicanti, le quali attraversano lo strato dei granuli senza fornire collaterali e, giunte nello strato molecolare, si avvolgono intorno ai dendriti delle cellule del Purkinje.

Ognuna delle fibre rampicanti, che si ritiene che provengono dal nucleo olivare, sembra essere destinata ad una sola cellula del Purkinje, ogni singola fibra muscolare, si pone in contatto sinaptico con centinaia di cellule dei granuli.

Le cellule recettrici vere e proprie di tutti gli incitamenti che affluiscono al cervelletto sono in definitiva, le cellule del Purkinje. Qui gli incitamenti sono integrati e trasformati in impulsi efferenti, che, per mezzo degli assoni delle stesse cellule, sono trasmessi ai nuclei cerebellari oppure, mediante rami collaterali ricorrenti dei medesimi assoni, si scaricano su altre cellule del Purkinje. La corteccia cerebellare riceve impulsi tramite due canali afferenti rappresentati dalle fibre rampicanti e dalle fibre muscolari; essa possiede un unico canale efferenti rappresentato dai neuriti delle cellule del Purkinje.

I due canali afferenti hanno azione eccitatoria ed anche i granuli sono eccitatori. Le altre cellule della corteccia (cellule di Purkinje, cellule dei canestri, cellule stellate e cellule del Golgi) hanno tutte effetti inibitori. Le cellule di Purkinje, le sole con neuriti che escono dalla corteccia, esplicano la loro azione inibitoria sui nuclei intracerebellari e vestibolari.

In armonia con la suddivisione del cervelletto in paleocerebello ed in neocerebello si devono distinguere vie afferenti, filogeneticamente antiche, rappresentate dai sistemi di fibre vestibolari e spinocerebellari e vie filogeneticamente recenti costituite dai sistemi di fibre pronicerebellari e olivocerebellari.

Uno dei più importanti sistemi afferenti del paleocerebello è rappresentato dalle fibre vestibolari. È opportuno a questo punto rilevare che l'apparato vestibolare, che è deputato all'orientamento spaziale, alla statica e alla regolazione dell'equilibrio, ha strettissimi rapporti funzionali con il cervelletto.

Altri sistemi di fibre afferenti del paleocerebello sono le vie cerebellari del cordone laterale, le quali conducono eccitamenti provenienti dagli apparati della motilità attiva e passiva.

Inoltre sono trasmessi al cervelletto impulsi ottici ed acustici da parte delle vie afferenti provenienti da tetto del mesencefalo.

Il sistema di fibre afferenti del paleocerebello tengono sotto il controllo del cervelletto la muscolatura del tronco degli arti.

Le più importanti vie afferenti del neocerebello originano dalle aree motrici e sensitive di emisferi cerebrali; oltre a collegamenti indiretti esiste anche un collegamento diretto tra la corteccia cerebrale e cervelletto, il tratto corticocerebellare.

Ruolo dei gangli della base:

I gangli della base (nucleo caudato, putamen, globo pallido, sostanza nigra, nucleo subtalamico) sono un gruppo di strutture subcorticali che controllano la direzione e l'ampiezza dei movimenti, in particolar modo di quelli posturali.

Ruolo della corteccia cerebrale:

La corteccia motoria non ha connessioni dirette con i muscoli; essa invia assoni che raggiungono il bulbo ed il midollo spinale, i quali a loro volta, inviano assoni ai muscoli.

La corteccia è quindi deputata alla programmazione complessiva dei movimenti e non alla contrazione dei singoli muscoli.

E' particolarmente importante per il controllo di movimenti ed azioni complesse.

La principale fonte d'efferenze dirette al midollo spinale è la corteccia motoria primaria, circondata da altre aree che contribuiscono al controllo motorio:

- Corteccia prefrontale – segnali sensoriali che inducono un movimento.
- Corteccia premotoria – attiva durante le fasi preparatorie di un movimento.
- Corteccia motoria supplementare – attiva durante le fasi preparatorie di una rapida serie di movimenti.

Vie nervose dal cervello al midollo spinale:

Il sistema piramidale è costituito da un raggruppamento di neuroni situati soprattutto nella corteccia motrice primaria e nelle aree ad essa adiacenti, i cui assoni raggiungono senza interruzione il bulbo ed il midollo spinale. Questo sistema controlla i movimenti fini, specialmente quelli delle estremità.

Il sistema extrapiramidale comprende neuroni corticali ed altri neuroni che inviano informazioni al nucleo rosso, alla formazione reticolare e ad altre strutture situate nel mesencefalo.

Queste strutture a loro volta inviano i loro segnali al bulbo e al midollo spinale e controllano i movimenti meno precisi rispetto al sistema piramidale. Questo sistema è importante per i movimenti posturali.

Gli assoni piramidali ed extrapiramidali che controllano i muscoli distali (es. quelli delle mani) s'incrociano e raggiungono il lato controlaterale del midollo spinale mentre gli assoni che controllano i muscoli del tronco sono in parte ipsilaterali ed in parte controlaterali.

1.2 La percezione

Il cervello non è né un computer né assomiglia ad alcun dispositivo d'intelligenza artificiale. E' una struttura biologica, frutto del lento lavoro dell'evoluzione.

Nessuna funzione celebrale è localizzata in una sola struttura, ma tutte derivano dalla cooperazione di strutture specifiche che costituiscono vie in cui l'attività cerebrale circola in maniera sequenziale o ciclica al fine di svolgere le operazioni specifiche di ogni zona. Grandi circuiti funzionali interagiscono tra loro a vari livelli, influenzandosi in maniera molteplice. Catene neurali specifiche si occupano di mantenere queste interconnessioni. In altre parole, è assolutamente falso pensare che, nel cervello, tutto sia connesso a tutto.

Questi sottoinsiemi, che definiscono un repertorio di comportamenti sensori-motori, sono suscettibili di variabilità e sostituzione, garantendo al cervello la possibilità di scegliere la strategia più adatta alla situazione corrente. La flessibilità funzionale, ormai attribuita alla corteccia cerebrale, permette di scegliere soluzioni diverse allo stesso problema.

Sensi somatici:

Sono detti generalmente sensi somatici tutte le sensazioni che si riferiscono al corpo. Le sensazioni più importanti sono quelle che si riferiscono al senso del tatto anche se, già rispetto al "senso della pelle" si possono distinguere il senso di pressione, del tatto, delle vibrazioni, del caldo e del freddo. Altri due sensi che appartengono a questa categoria sono "il senso della posizione" e il "senso della forza", riferiti ai

propriocezioni. I propriocezioni sono recettori (speciali cellule nervose che ricevono gli stimoli) all'interno del corpo umano. Sono attaccati ai muscoli, ai tendini, alle giunture. Essi misurano l'attività dei muscoli, lo stress dei tendini, e l'angolo di posizione delle giunture. Questo senso della propriocezione è chiamato cinestesia e le sensazioni ad esso riferite sono dette cinestetiche. In generale, la cinestesia è definita come la percezione che permette ad un soggetto di percepire i movimenti del proprio corpo. È proprio questo il motivo per cui gli organi di senso, che sono situati nelle articolazioni e nei muscoli, inviano segnali al cervello indicando: l'angolo delle giunture, l'attività dei muscoli, i movimenti della testa, la posizione della pelle, relativa alla superficie toccabile, i movimenti della persona all'interno dell'ambiente.

La percezione è un'azione simulata:

La percezione non è solamente un'interpretazione di messaggi sensoriali: essa è condizionata dall'azione, è una simulazione interna, è giudizio, scelta, è anticipazione delle conseguenze dell'azione.

Il cervello non si accontenta di misurare parametri fisici che stimolano i nostri apparati sensoriali.

L'ipotesi di McKay (1970-80) prevede che nei sistemi senso-motori le operazioni siano effettuate da due grandi sistemi (figura 4).

Il primo tratta le informazioni sensoriali derivanti dai recettori, indirizzandole ad un comparatore, il quale le vaglia, in conformità a certi criteri, per esempio quello della posizione desiderata. Da tale sistema di comparazione esce un segnale d'errore che va a controllare una correzione del movimento (circuiti di Bernstein). Questa prima parte, che ha origine evolucionistica più antica, tende a mantenere le variabili contenute entro prefissati limiti definiti dalle azioni. Funziona utilizzando circuiti chiusi che accoppiano i recettori sensoriali con i comandi motori attraverso i riflessi o utilizzando un repertorio di schemi prefissati calibrati in precedenza. Si basa su strutture anatomiche prefissate e altamente specifiche (gangli della base, corteccia motoria e premotoria, cervelletto). Il suo funzionamento è paragonabile ad un controllore, ed i suoi errori sono grandezze meccaniche come velocità, forza, ecc...

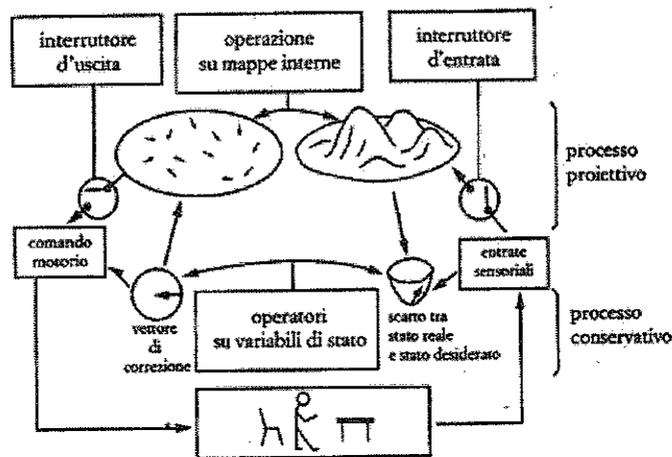


Figura 4: Doppia modalità di funzionamento del cervello.

L'altro grande sistema d'elaborazione provvede invece alla categorizzazione dei segnali derivanti dai sensi. Infatti, i dati prelevati dal sistema sensoriale dei recettori, non sono utilizzati al fine di ricavarne variabili fisiche come forze, velocità, volumi, ecc... Queste informazioni sono inviate ad un operatore che organizza, decide e realizza un feedforward proiettivo, effettuando una ricognizione degli indizi di categoria pertinenti allo scopo e valuta il contesto sensoriale al fine di anticipare il movimento. Questo sistema ha origini evolutive più recenti e basa il suo funzionamento su mappe neuronali (collicolo) che contengono una collezione ordinata delle proprietà del mondo esterno. Se si tagliano gli "interruttori" d'entrata ed uscita, ossia le informazioni sensoriali e l'esecuzione motoria, questa modalità può ancora funzionare come simulatore (come nel sogno).

Queste due modalità di funzionamento funzionano in parallelo e permettono la predizione e selezione sensoriale, ma non contemplano la concezione che il cervello operi anche in base ad un repertorio di schemi senso-motori prima ancora che gli stimoli sensoriali siano tratti, come molte esperienze hanno ormai dimostrato.

Ritorno di sforzo e funzioni visomotorie:

La cooperazione della vista con altri sensi può estendersi ad altre funzioni propriocezioni, come per esempio, al senso dello sforzo.

Il seguente esempio spiega come questa collaborazione multisensoriale può funzionare. Supponiamo che voglia seguire con il dito un piano inclinato per posizionare un tassello in un buco. Il mio cervello può adottare tre strategie.

Primo, non tener conto delle forze, ed effettuare un semplice inseguimento visivo del contorno del piano.

Secondo, applicare una forza continua sul piano finché il dito non perde il contatto per la presenza del buco. Per mantenere il contatto con il piano, basta controllare l'intensità della forza percepita attraverso il tatto. Il contatto sarà mantenuto fino all'identificazione del foro.

Infine, il cervello può adottare una terza strategia: ricostruisce un modello interno dell'oggetto da seguire (in questo caso il piano inclinato), e non impone forze ai muscoli che controllano il dito. Li mantiene poco contratti e flessibili così che una variazione importante della posizione del dito indicherà che mi sono allontanato dal piano.

Nelle tre strategie, la vista gioca un ruolo sempre diverso. Nella prima è decisiva ed indispensabile; nella seconda non interviene affatto mentre nella terza, collabora al fine di anticipare la conseguenza del movimento e per creare un modello interno dell'oggetto.

Di conseguenza la vista ed il senso aptico cooperano in un compito d'inseguimento di profilo, al fine di ottenere un modello interno.

Cervello: geometria e dinamica del moto.

I modelli d'interazione multisensoriale sono interessanti poiché permettono di fare delle predizioni sul modo in cui sono combinati i segnali dei recettori sensoriali ma non ci permettono di capire come si costruisce l'unità della percezione.

Nella coordinazione di un movimento, il cervello deve risolvere il problema di trasformare le informazioni sensoriali, codificate in coordinate covarianti (le coordinate reali del moto sono proiettate sul sistema di riferimento del senso in questione), in comandi motori espressi nei sistemi di coordinate dei muscoli e dei loro piani d'azione.

Per esempio, un bersaglio può essere rappresentato in termini sensoriali dalle coordinate planari della vista, mentre in termini motori dagli angoli dei segmenti costituenti il braccio. Le rappresentazioni dei punti non hanno un riferimento assoluto, ma sono tutte misure relative al nostro corpo. La rappresentazione della retina è relativa all'occhio, mentre la rappresentazione del movimento del braccio è relativa alla spalla. Quindi il cervello deve risolvere il problema del remapping, senza utilizzare una mappa statica dei sensori rispetto alle coordinate del moto, ma adottando una mappa che dipende dai parametri stessi dei sensori come l'accomodamento ottico, il moto della testa, ecc...

Nel tentativo di prendere un oggetto i differenti ritardi indotti dalle differenti velocità dei nervi, recettori ed elaborazioni, l'inerzia del braccio e il movimento del bersaglio, obbligano il cervello non solo a valutare e calcolare la traiettoria giusta, ma soprattutto a prevederla e permettere al braccio di intercettare l'oggetto.

Questo sistema di controllo ha bisogno quindi di una memoria a breve termine (per avere a disposizione i parametri della situazione corrente, per esempio la massa e inerzia dell'oggetto che stiamo attualmente maneggiando), e una memoria a lungo termine per garantire una capacità di predizione rapida ed adeguata.

I segnali provenienti dai recettori sono spesso disturbati e presentano numerose fluttuazioni aleatorie non in rapporto con la grandezza misurata. Questi disturbi sono causati dalle proprietà chimiche, meccaniche della trasduzione, ma anche da disturbi neuronali introdotti dalla trasmissione centrale.

Per finire questa lista di problematiche relative al sistema di coordinazione motoria, bisogna ricordare che il cervello, anche durante il controllo del più piccolo movimento, deve tener conto della postura del corpo stesso, garantendogli un'adeguata stabilità.

È evidente che il problema della percezione non è solo un problema geometrico o dinamico. Esso presuppone dei meccanismi centrali attivi che si occupano della rimozione delle ambiguità, il recupero o l'anticipazione dei ritardi differenziali dei vari recettori, l'unificazione dei riferimenti spaziali (forze, frequenze) delle informazioni che non prevedano solamente i cambi di coordinate. Resta da costruire una teoria globale della coerenza.

La teoria del controllo biologico ha avuto il maggior contributo da parte di Wiener (1948), il quale si era basato su i suoi precedenti studi d'estrapolazione, interpolazione e smoothing di serie temporali stazionarie. Questi studi erano motivati da problematiche militari, relative a sistemi antiaerei. Per risolvere il problema che la percezione sensoriale dell'aereo era disturbata, si provvedeva all'interpolazione statistica, con il tentativo di minimizzare l'errore della curva d'interpolazione con i dati sensoriali. Poi si provvedeva all'estrapolazione dei punti futuri della traiettoria attraverso i dati passati.

Se ignorassimo tutti i problemi della misura degli errori, estrapolazione ecc..., risolveremmo il problema con i metodi classici del calcolo numerico.

Supponendo di avere la funzione $f:R \rightarrow R$ di interpolazione del moto definita continua insieme alle sue $n+1$ derivate, in un intervallo (a, h) , possiamo applicare il teorema di Taylor con resto.

$$f(a+h) = f(a) + hf'(a) + \frac{h^2}{2!} f''(a) + \dots + \frac{h^n}{n!} f^{(n)}(a) + R_n$$

dove il resto

$$R_n = \frac{h^{n+1}}{(n+1)!} f^{(n+1)}(a+\theta h)$$

per qualche $0 < \theta < 1$. Chiaramente, se $|f^{(n+1)}(x)| < M$, nell'intervallo $(a-\delta, a+\delta)$, abbiamo

$$|R_n| \leq \frac{|h|^{n+1}}{(n+1)!} M$$

fin quando $|h| < \delta$. Perciò la serie troncata di Taylor

$$f(a) + hf'(a) + \frac{h^2}{2!} f''(a) + \dots + \frac{h^n}{n!} f^{(n)}(a) \quad (1)$$

è una buona approssimazione di $f(a+h)$ se M non è troppo grande. In concussione se f e n hanno la proprietà che N può essere così scelta:

$$|h|^{n+1} M / (n+1)! < \varepsilon \quad (2)$$

La formula 1 stimerà $f(a+h)$ per ogni $|h| < N$ con un errore al massimo di ε .

Ovviamente se avessimo una formula esplicita per $f(x)$ non avremmo bisogno di una formula per fare la predizione. D'altro canto se non conosciamo f come facciamo a verificare che la condizione 2 sia verificata? Se F_n è una famiglia di funzioni per le quali vale la 2 allora tutti i polinomi in x di grado minore di $n+1$ appartengono sicuramente a F_n .

Se consideriamo un sistema neurale al tempo t che sta eseguendo la trasformazione di un ingresso u in un'uscita v , questo non calcolerà

$$v(t) = f(u(t)) \quad \text{ma bensì,}$$

$$v(t+d) = f(u(t+d)), \quad (3)$$

dato che esistono dei delay d relativi al ingresso sensoriale e alla risposta motoria.

Pellionisz e Llinas hanno adottato il metodo di previsione di Taylor per la 3 ed hanno sostenuto che alcune parti del cervello sono precisamente trasformatrici di coordinate sensoriali in coordinate motorie. Hanno avuto l'idea che il cervello potrebbe funzionare come un tensore. La formula che questi utilizzano per la forma multi-dimensionale della 1, è inoltre complicata dalla teoria tensoriale, che non analizzerò.

Negli studi condotti da Llinas Precht e Clarke (1971) sulla risposta di cellule cerebrali Purkinje, è stato mostrato come queste avevano derivate nulle, di primo e di secondo ordine, della velocità di stimolo. Questa è la ragione per cui questi studiosi proposero l'ipotesi che il cervello eseguisse una previsione senso-motoria utilizzando un'opportuna combinazione lineare di cellule Purkinje che con le loro sequenze di spikes rappresentano la derivata zero, di primo e di secondo ordine di f rispetto ad u .

In realtà queste ipotesi non vennero mai pienamente dimostrate sperimentalmente, e non è mai stato valutato se il resto R_n sarebbe sufficientemente piccolo per garantire alla predizione una certa accuratezza. Inoltre le "derivate" eseguite dalle cellule Purkinje, sono molto rumorose, ed anche questo, pur tenendo conto della ridondanza presente nel sistema neurale, va a discapito dell'ipotesi.

A prescindere dalla necessità di studiare ulteriormente il problema, il metodo di previsione di Taylor ha alcuni svantaggi intrinseci:

- Usa la differenziazione, che è un operatore molto rumoroso e amplifica i disturbi.
- Assume la presenza di un segnale privo di rumore.
- Dipendenza istantanea e univoca tra u e v (le derivate sono usate solo per il processo di previsione).

La tecnica classica di Wiener-Hopf elimina i problemi intrinseci del metodo di previsione di Taylor ed offre una tecnica che provvede alla stima di *last mean square* per tutta la traiettoria di v , applicando un

KERNEL ai dati di u . La tecnica di Wiener-Hopf assume che il segnale $u(t)$ ha una certa proprietà di stazionarietà stocastica S sulla media, invece di assumere l'appartenenza a F_n .

Kawato ha proposto un modello robotico che mantiene la linea predittiva del moto da parte del cervello. Mettendo in sequenza una traiettoria desiderata, un modello inverso e un modello interno, si ottiene una traiettoria virtuale simulata, sulla quale sono possibili delle correzioni senza che sia eseguito il movimento. La creazione del modello inverso prevede che il movimento tenga conto dei parametri fisici (inerzia, elasticità, attriti) dell'arto da muovere.

Piano di traiettoria -> comando motorio -> modello inverso -> comando motorio modificato -> modello dell'oggetto -> traiettoria virtuale -> confronto con la traiettoria pianificata -> errore -> correzione interna dell'errore -> comando motorio modificato -> traiettoria ideale.

I vantaggi che il cervello ha nel lavorare su dei modelli interni, è dato dalla proprietà dei neuroni; tempo di calcolo è dell'ordine di 30ms, dunque molto meno di un sistema retroattivo che utilizzi la visione o la propiocozione (da 100ms a 200ms). Il meccanismo neurale ha anche la capacità di adattarsi e imparare. Possono così essere condotte correzioni sui modelli interni, anche in base ai segnali derivanti dalle informazioni provenienti dall'apparato sensoriale.

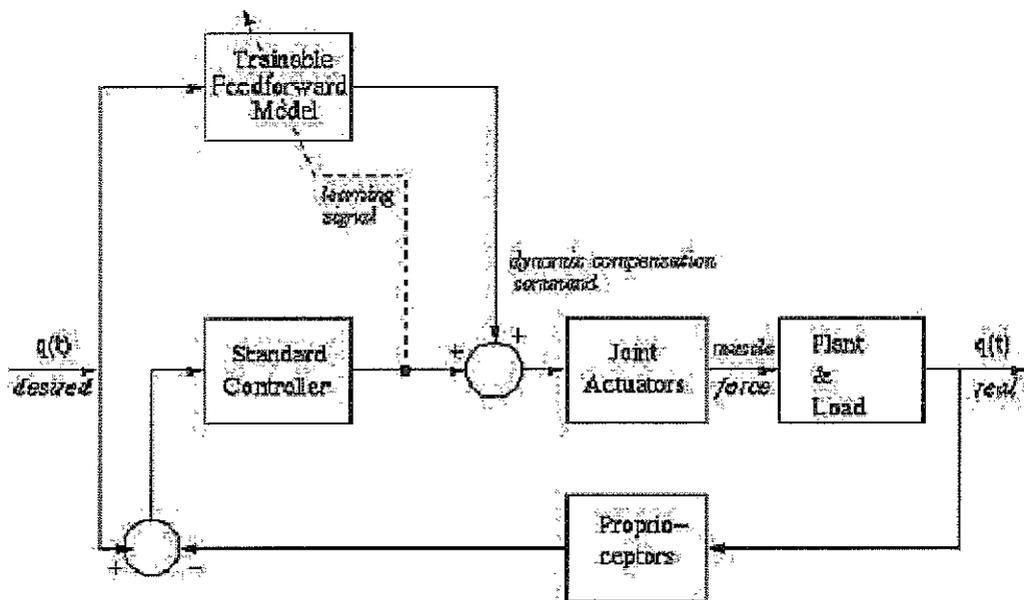


Figura 5: Apprendimento del modello interno mediante SELF SUPERVISED LEARNING "Feedback Error Learning" di M. Kawato.

La maggior parte degli studi di neuroimmagini ha scoperto che il flusso sanguigno nel cervelletto aumenta significativamente all'inizio dell'apprendimento di un nuovo compito motorio o cognitivo e diminuisce man mano che il processo d'apprendimento avanza. Questi risultati sono generalmente interpretati come significato che il cervelletto è coinvolto solo nella prima fase dell'apprendimento e non è un sito di memoria, ovvero, non immagazzina dei modelli interni.

Ora s'interpreta diversamente questi risultati teorici e sperimentali.

Le precedenti teorie dell'apprendimento non erano in grado di portare a termine predizioni sull'attività dei modelli interni. Kawato e i suoi collaboratori hanno presunto l'esistenza di modelli interni multipli, i quali competono nell'apprendimento. Durante la fase d'apprendimento, questi modelli interni multipli ricevono una copia del segnale d'errore e solo uno di questi o un gruppo impara la nuova trasformazione, permettendo così la riduzione del segnale d'errore e localizzando la nuova attività in una regione ben distinta del cervelletto.

Le due tipologie d'attività cerebellare, rappresentanti segnali d'errore e il modello interno avranno dei pattern spazio-temporali ben previsti.

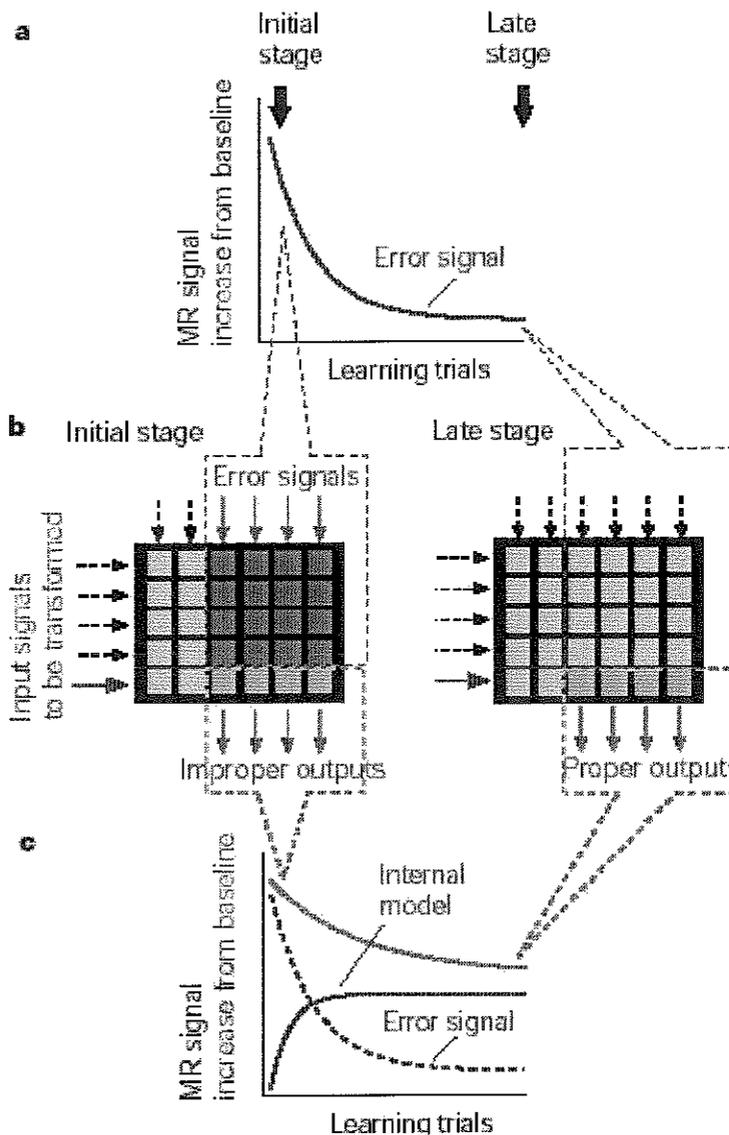


Figura 8: Cambiamenti nell'attività celebrale predetti dalla teoria di apprendimento di modelli interni. *a*, Cambiamento dell'intensità del segnale causata da un segnale di errore (curva rossa). *b*, Mappa di attività dei primi e degli ultimi momenti dell'apprendimento. Ciascun piccolo quadrato rappresenta un'unità di molteplici modelli interni. I quadrati arancioni indicano dove il modello interno è stato appreso. *c*, L'intensità del segnale cambia nelle regioni in cui il modello è stato acquisito. La curva arancione indica l'attività nei quadrati arancioni. La somma delle attività che riflette i segnali d'errore è in rosso e la somma che riflette l'acquisizione del modello interno è in ciano.

Nella figura 8 si possono vedere come i segnali d'errore siano convogliati in ampie regioni a tutti i possibili modelli interni candidati per la fase iniziale d'apprendimento (rosso e arancione in figura 8b). Dato che le prestazioni del soggetto migliorano e il segnale d'errore diminuisce con l'apprendimento, questa predizione risulta in linea con tutti gli studi su immagini cerebellari attualmente realizzati.

Tuttavia, i segnali che rappresentano l'acquisizione del modello (curve di color ciano nella figura 8), possono aumentare e rimanere negli ultimi stadi dell'apprendimento solo in una regione limitata (in arancione di figura 8b).

Questa regione contiene il gruppo di cellule che rappresentano più accuratamente il modello. Anche in questa regione, si aspetta la diminuzione dell'attività complessiva (curva arancione di figura 8c) poiché l'attività osservata è la somma di un segnale d'errore (curva rossa tratteggiata) e il modello interno (curva di color ciano). Tuttavia, può rimanere un'attività rilevante anche dopo la fase d'apprendimento. Nell'interpretazione data da Kawato, l'attività che riflette l'apprendimento del modello, è coperta dall'intensa attività dovuta al segnale d'errore e, perciò, non è stata individuata nei precedenti studi

d'Imaging. Nello studio di Kawato, hanno trovato l'attività del modello interno pareggiando l'errore presente alle condizioni di base con quello presente nelle condizioni di test.

Inoltre, lo sviluppo temporale dell'attività del modello interno (curva in ciano della figura 8c) è stato stimato sottraendo il segnale dell'attività relativa all'errore (in rosso) dalla attività totale (in arancio).

Il compito del soggetto era manipolare un mouse di un computer in modo da seguire un target mobile sullo schermo. Sette soggetti sono stati analizzati in undici sessioni d'addestramento. È stata utilizzata una risonanza magnetica funzionale per analizzare l'attività del cervelletto. Nelle prime sessioni grosse regioni del cervelletto erano significativamente coinvolte durante i periodi di gas rispetto alle condizioni base. Nelle ultime sessioni solo ristrette sub-regioni erano attivate.