

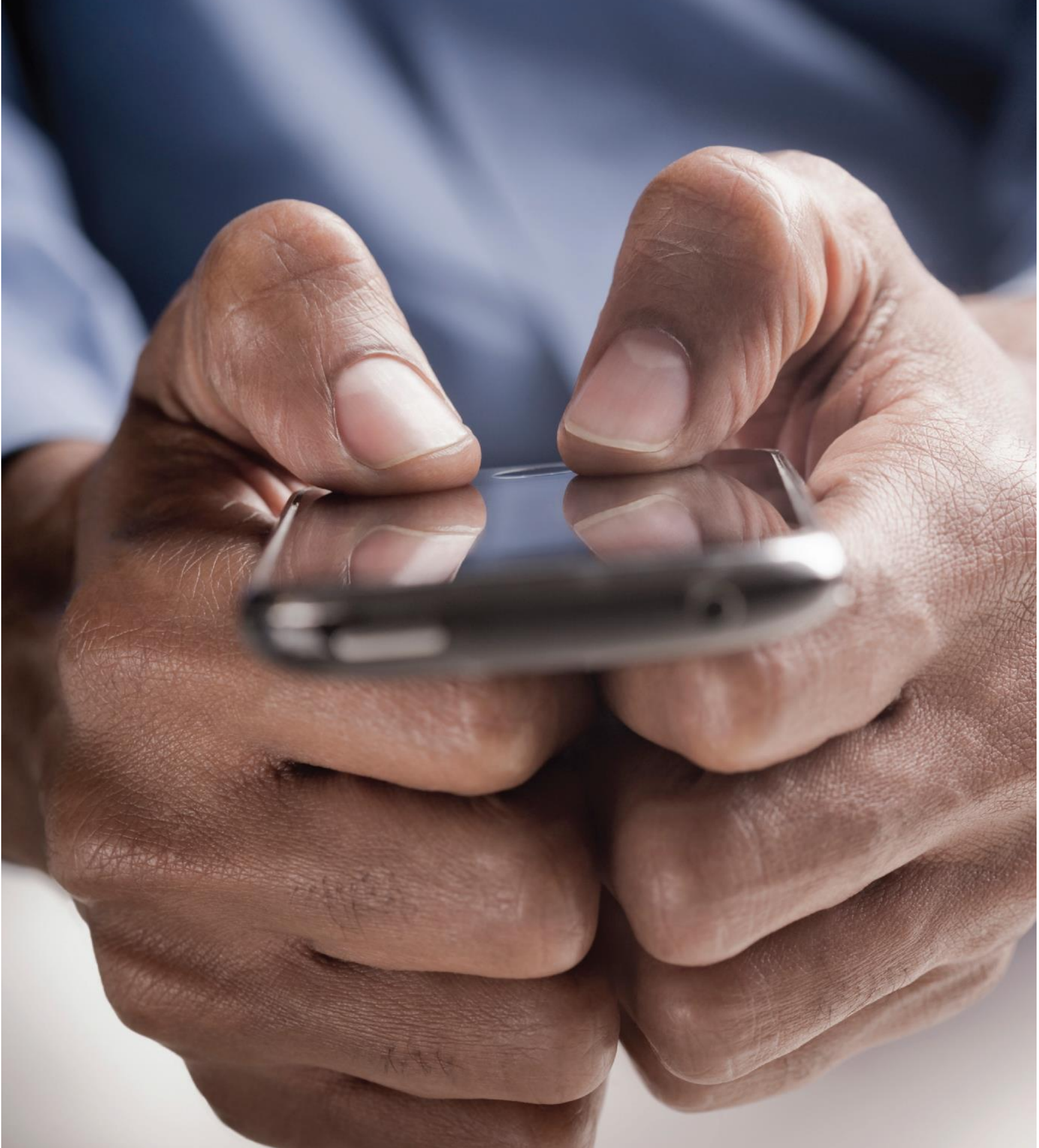
NONA EDIZIONE

SENSAZIONE

e

PERCEZIONE

E. Bruce Goldstein



I Sensi Cutanei

CHAPTER CONTENTS

Overview of the Cutaneous System

The Skin
 Mechanoreceptors
 Pathways From Skin to Cortex
 The Somatosensory Cortex
 The Plasticity of Cortical Body Maps

Perceiving Details

Receptor Mechanisms for Tactile Acuity
 Cortical Mechanisms for Tactile Acuity

Perceiving Vibration

Perceiving Texture

Perceiving Objects

Identifying Objects by Haptic Exploration
 The Physiology of Tactile Object Perception

Pain

Questioning the Direct Pathway Model of Pain
 The Gate Control Model
 Cognition and Pain
 The Brain and Pain

SOMETHING TO CONSIDER: The Effect of Observing Touch and Pain in Others

Think About It

◀ When we touch something or are touched, receptors in the skin provide information about what is happening to the skin and about the object contacting the skin. These fingers are sensing the cell phone's shape and the quality of its surface. As the person enters a number, texts, or searches the Internet, receptors in the skin provide information that helps the person apply the right amount of pressure. In this chapter, we describe perceptions associated with stimulation of the skin, focusing on various qualities of touch, and also consider pain, which involves stimulation of the skin and other processes as well.

VL The Virtual Lab icons direct you to specific animations and videos designed to help you visualize what you are reading about. Virtual Labs are listed at the end of the chapter, keyed to the page on which they appear, and can be accessed through Psychology CourseMate.

Some Questions We Will Consider:

- Are there specialized receptors in the skin for sensing different tactile qualities? (p. 338)
- What is the most sensitive part of the body? (p. 343)
- Is it possible to reduce pain with your thoughts? (p. 355)

Alcune persone, quando viene chiesto loro quale senso preferirebbero perdere tra la vista, l'udito, o il tatto, scelgono il tatto. Questa scelta è comprensibilmente dato dall'elevato valore che diamo al vedere e al sentire, ma prendere la decisione di perdere il senso del tatto sarebbe un grave problema. Sebbene le persone che sono cieche o sorde riescano a cavarsela abbastanza bene, le persone incapaci di sentire attraverso la pelle spesso soffrono di lividi costanti, bruciate, ed ossa rotte dovute all'assenza dei segnali d'allerta forniti dal tocco e dal dolore (Melzack & Wall, 1988; Rollman, 1991; Wall & Melzack, 1994). Ma perdere il senso del tatto incrementa di molto le probabilità di lesioni. Rende anche più difficile interagire con l'ambiente a causa della perdita della risposta al tocco che è coinvolta in molte azioni. Anche mentre digito questo testo, schiaccio i tasti del mio computer con la giusta quantità di forza, perché posso percepire la pressione quando le mie dita li premono. Senza questa risposta, digitare e altre azioni diventerebbero molto più difficili. Gli esperimenti nei quali i soggetti avevano le loro mani temporaneamente anestetizzate, hanno dimostrato che la risultante perdita del tatto li fa applicare molta più forza del necessario quanto devono svolgere i loro compiti con le loro dita e le loro mani (Avenanti et al., 2005; Monzee et al., 2003). Un caso particolarmente drammatico che implica la perdita dell'abilità di sentire attraverso la pelle, così come la correlata abilità di percepire il movimento e la posizione

degli arti, è quello di Ian Waterman, un apprendista macellaio di 17 anni che nel maggio 1971 contrasse quello che a prima vista sembrò essere un caso di influenza di routine (Cole, 1995; Robles-De-La-Torre, 2006). Egli tornò in anticipo a lavoro dopo il ricovero; tuttavia, invece di migliorare, le sue condizioni peggiorarono, con una iniziale sensazione di formicolio agli arti che diventò una perdita totale dell'abilità del tatto al di sotto del mento. Il dottore di Ian, che fu inizialmente sconcertato dalla sua condizione, concluse che una reazione autoimmune aveva distrutto la quasi totalità dei neuroni che trasmettevano segnali dalla sua pelle, articolazioni, tendini e muscoli al suo cervello. La perdita dell'abilità di sentire le sensazioni sulla pelle significava che Ian non avrebbe più potuto sentire il suo corpo mentre riposava nel letto, il quale risultava in una agghiacciante sensazione di galleggiamento. Spesso inoltre era solito applicare una forza inappropriata quando doveva raccogliere oggetti – delle volte stringendo troppo forte, e delle volte facendo cadere gli oggetti a causa di una stretta troppo debole.

Se la perdita della capacità di sentire le sensazioni sulla pelle rese la vita di Ian difficile, la distruzione dei nervi dai suoi muscoli, tendini e articolazioni ha causato un problema ancora più serio. La distruzione di questi nervi cancellò l'abilità di Ian di percepire la posizione delle sue braccia, delle gambe e del corpo. Questa abilità è qualcosa che diamo per scontato. Quando chiudi i tuoi occhi, puoi dire dove si trovano le tue mani e le tue braccia in relazione a loro e al tuo corpo. Ma Ian perse questa abilità, quindi, nonostante fosse ancora capace di muoversi dato che i nervi conduttori di segnali tra il suo cervello e i suoi muscoli non furono danneggiati, evitava i movimenti perché il fatto di non sapere dove i suoi arti si trovavano li rendeva difficili da controllare. Col tempo, dopo molti anni di pratica, Ian divenne capace di sedersi, alzarsi e pure portare a termine movimenti e compiti come scrivere. Ian divenne capace di fare queste cose non perché i suoi nervi sensoriali si ristabilirono (rimasero irreversibilmente danneggiati) ma perché imparò a usare il suo senso della vista per monitorare costantemente la posizione dei suoi arti e del suo corpo. Immagina, per un momento, come sarebbe guardare costantemente alle tue mani, braccia, gambe e corpo, così da sapere dove si trovano e fare gli aggiustamenti muscolari necessari per mantenere la tua postura e compiere azioni.

Ian disse che lo sforzo estremo e costante necessario per fare questo rese la sua vita come “correre una maratona giornaliera” (Cole, 1995).

I problemi di Ian furono causati da un collasso del suo sistema somatosensoriale, il quale include: (1) i sensi cutanei, i quali sono responsabili della percezione come il tocco ed il dolore che sono causati solitamente dalla stimolazione della pelle; (2) la propriocezione, l'abilità di percepire la posizione del corpo e degli arti; e (3) la chiestasi, l'abilità di sentire il movimento del corpo e degli arti. In questo capitolo ci concentreremo sui sensi cutanei, i quali sono importanti non solo per le attività come prendere in mano oggetti e proteggersi dal pericolo ma anche per motivare l'attività sessuale.

Quando capiamo che le percezioni che sperimentiamo attraverso la nostra pelle sono fondamentali per compiere le nostre attività giornaliere, come proteggerci dal pericolo e motivare l'attività sessuale, possiamo osservare che queste

percezioni sono cruciali per la nostra sopravvivenza e quella della nostra specie. Infatti, potremmo cogliere l'opportunità per dire che le percezioni percepite attraverso la nostra pelle e quelle che ci permettono di sentire la posizione e i movimenti dei nostri arti sono più importanti per la sopravvivenza rispetto a quelle prodotte dalla visione e dall'udito. Cominceremo la nostra trattazione sui sensi cutanei a partire dalla pelle.

Panoramica sul sistema cutaneo

In questa sezione descriveremo alcuni fatti base riguardo l'anatomia e il funzionamento delle varie parti del sistema cutaneo.

La pelle

Comel (1953) chiamò la pelle “la monumentale facciata del corpo umano” per buone ragioni. È l'organo più pesante nel corpo umano, e se non il più esteso (la superficie del tratto gastrointestinale e quella degli alveoli dei polmoni superano l'estensione complessiva della pelle) è certamente il più evidente, specialmente negli umani, nei quali la pelle non è coperta da pelliccia o da grandi quantità di peli (Montagna & Parakkal, 1974). Oltre alla sua funzione di allarme, la pelle previene la fuoriuscita dei liquidi dal corpo e allo stesso tempo ci protegge tenendo batteri, agenti chimici e sporco fuori dal nostro corpo. La pelle permette l'integrità di quello che c'è dentro e ci protegge da quello che c'è fuori, ma anche ci fornisce informazioni riguardo i vari stimoli con cui entra in contatto. I raggi del sole scaldano la nostra pelle, e noi sentiamo caldo; una puntura di uno spillo è dolorosa; e quando qualcuno ci tocca, sperimentiamo la pressione o altre sensazioni. La nostra esperienza principale con la pelle avviene attraverso la sua superficie visibile, che è in realtà uno strato di cellule di pelle morta. (Prova ad attaccare un pezzo di nastro di cellophane sul palmo della mano e tiralo via. Il materiale che si attacca al nastro è costituito da cellule morte della pelle.) Questo strato di cellule morte è parte dello strato più esterno della pelle chiamato **epidermide**. Sotto l'epidermide si trova un altro strato chiamato **derma (figura 14.1)**. Dentro la pelle si trovano i **meccanorecettori**, recettori che rispondono alla stimolazione meccanica come la pressione, l'allungamento e la vibrazione.

Meccanorecettori

Gran parte delle percezioni tattili che percepiamo dalla stimolazione della pelle possono essere causate da uno dei quattro tipi di meccano-recettori che sono localizzati nell'epidermide e nel derma. Possiamo distinguerli tra loro sulla base delle loro strutture distintive e da come le fibre associate ai recettori rispondono alla stimolazione. I **recettori a lento**

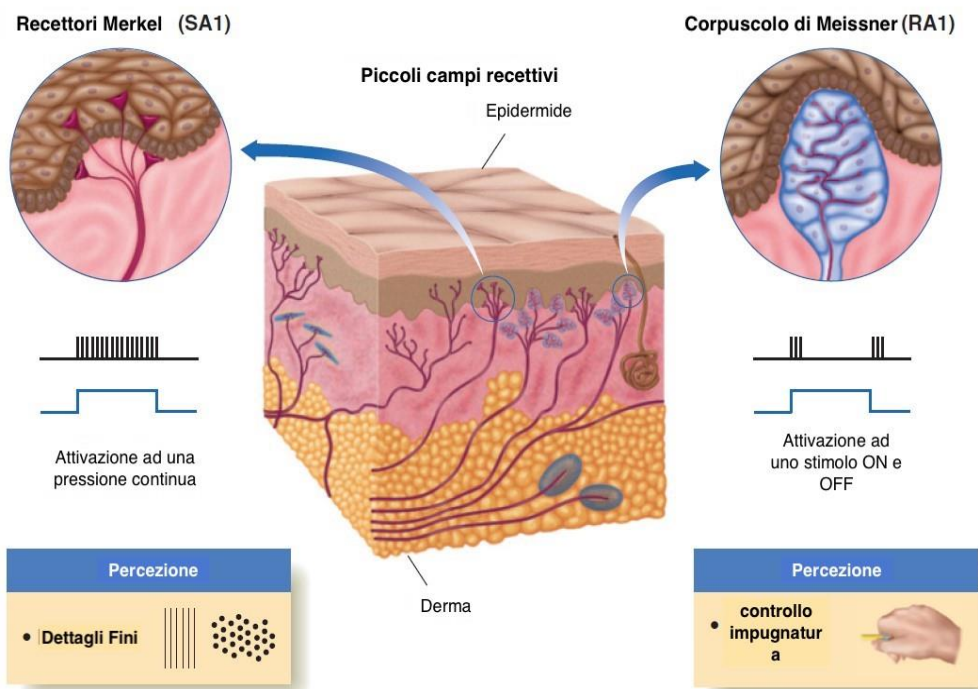


Figura 14.1 Una sezione trasversale di pelle glabra (senza peli o sporgenze), che mostra gli strati della pelle e la sua struttura, le proprietà focali e le percezioni associate al recettore di Merkel (SA1) e al corpuscolo di Meissner (RA1) - due meccanocettori vicino alla superficie della pelle. © Cengage Learning

adattamento (SA) reagiscono alla pressione continua con una stimolazione prolungata. I **recettori a adattamento rapido (RA)** reagiscono con picchi di attivazione solo all'inizio e alla fine dello stimolo della pressione. Due meccanocettori, il **recettore di Merkel (SA1)** e il **corpuscolo di Meissner (RA1)** sono localizzati molto vicino alla superficie della pelle, vicino all'epidermide. A causa di questa vicinanza alla superficie questi recettori hanno piccoli campi percettivi; un campo recettivo cutaneo è l'area della pelle che, quanto stimolata, influenza la stimolazione del neurone. La figura 14.1 mostra la struttura e l'impulso di questi recettori in risposta allo stimolo della pressione che viene presentato e poi rimosso (la linea blu). La fibra nervosa associata con il recettore a lento adattamento di Merkel è sollecitata costantemente, fino a quando lo stimolo è attivo; la fibra nervosa associata al corpuscolo a rapido adattamento di Meissner scarica solo quando lo stimolo è inizialmente applicato e poi rimosso. Il tipo di percezione associata al recettore di Merkel è la percezione dei dettagli fini, e con il corpuscolo di Meissner, permette il controllo dell'impugnatura. Gli altri due meccanocettori, il **cilindro di Ruffini (SA2)** e il **corpuscolo di Pacinian (RA2 o PC)** sono localizzati più in profondità nella pelle (**figura 14.2**), quindi hanno campi recettivi più ampi. Il cilindro di Ruffini risponde continuamente alla stimolazione, e il corpuscolo di Pacinian risponde quando la stimolazione è applicata e poi rimossa. Il cilindro di Ruffini è associato con la percezione dell'allungamento della pelle, il corpuscolo di Pacinian con la percezione delle vibrazioni rapide e delle texture dettagliate.

Il percorso dalla pelle alla corteccia

I recettori per gli altri sensi si concentrano in un luogo specifico - l'occhio (la visione), l'orecchio (l'udito), il naso (l'olfatto), e la bocca (il gusto) - ma i recettori dei sensi cutanei della pelle sono distribuiti sull'intero corpo. Questa distribuzione così ampia, aggiunta al fatto che i segnali devono raggiungere il cervello dopo la stimolazione della pelle, crea una situazione di viaggio che possiamo chiamare "il viaggio degli impulsi nervosi a lunga distanza", in particolare per i segnali che devono viaggiare dalla punta delle dita delle mani o dei piedi al cervello. I segnali da tutto il corpo sono condotti dalla pelle al cordone spinale, che consiste di 31 segmenti, ognuno dei quali riceve segnali attraverso un fascio chiamato radice dorsale (**figura 14.3**). Dopo che il segnale è entrato nel cordone spinale, le fibre nervose lo trasmettono al cervello attraverso due vie principali: il **percorso mediale lemniscale** e il **percorso spinotalamico**. Il percorso mediale lemniscale ha larghe fibre che trasportano segnali legati alla sensazione della percezione degli arti (propriocezione) e alla percezione del tatto. Queste fibre larghe trasmettono segnali ad alta velocità, i quali sono importanti per il controllo del movimento e per la reazione al tocco. Il percorso spinotalamico consiste di fibre nervose più piccole che trasmettono segnali legati alla temperatura e al dolore. Il caso di Ian Waterman illustra questa separazione in funzione, perché sebbene egli perse l'abilità di sentire il tocco e di sentire la posizione dei suoi arti (percorso mediale lemniscale), fu ancora in grado di sentire il colore e la

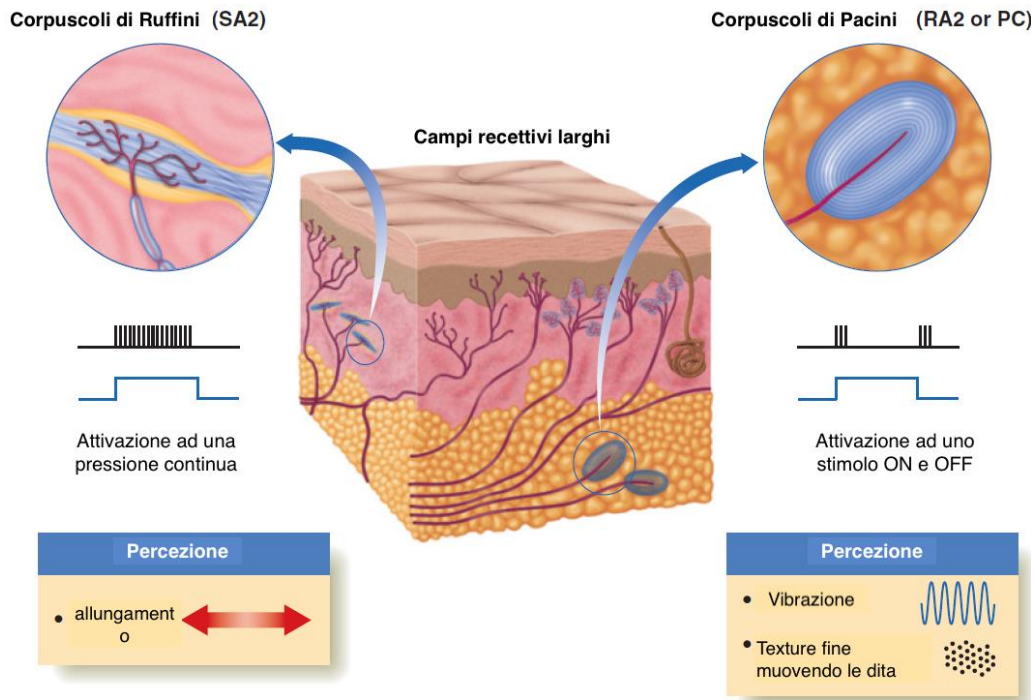


Figura 14.2 Una sezione trasversale di pelle glabra che mostra la struttura, le proprietà focali e le percezioni associate al cilindro Ruffini (SA2) e al corpuscolo di Pacinian (RA2 o PC), due meccanocettori che sono più profondi nella pelle. © Cengage Learning

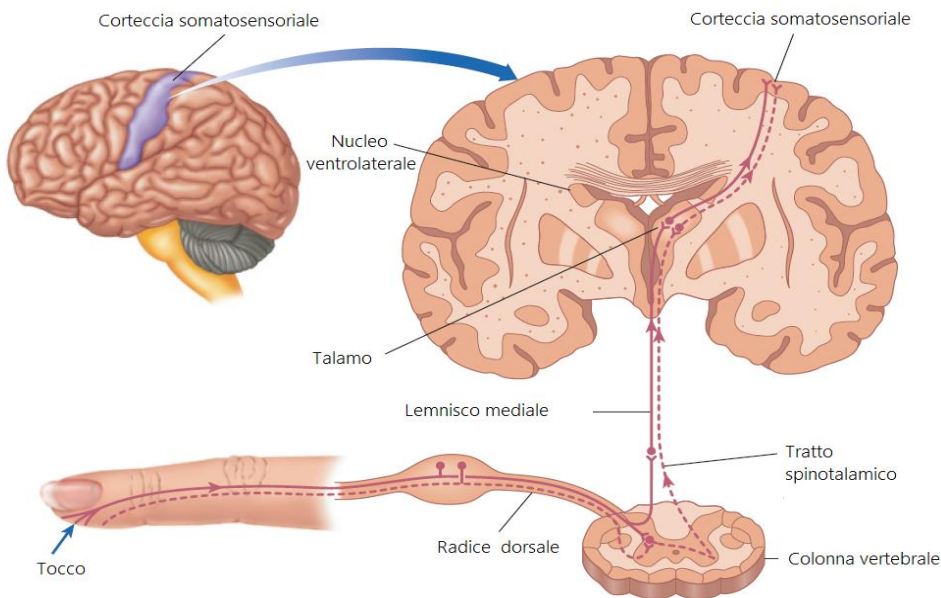


Figura 14.3

Il percorso dai recettori nella pelle all'area di ricezione somatosensoriale della corteccia. La fibra che porta i segnali da un recettore nel dito entra nel midollo spinale attraverso la radice dorsale. I segnali poi viaggiano attraverso il midollo spinale lungo due percorsi: il lemnisco mediale e il tratto spinotalamico. Questi percorsi si sintetizzano nel nucleo ventrale del talamo e quindi inviano segnali alla corteccia somatosensoriale nel lobo parietale. © Cengage Learning

temperatura (percorso spinotalamico). Le fibre di entrambi i percorsi attraversano l'altra parte del corpo durante il loro viaggio verso il talamo. La maggior parte di queste fibre creano sinapsi nel **nucleo ventrolaterale** del talamo, ma alcune creano sinapsi in altri nuclei talamici. (Ricorda che le fibre della retina e della coclea anche creano sinapsi nel talamo, rispettivamente nel

nucleo genicolato laterale per la visione e il nucleo genicolato mediale per l'udito). Dato che i segnali nel cordone spinale sono passati sul lato opposto del corpo, i segnali originati dalla parte sinistra del corpo raggiungono il talamo nell'emisfero destro del cervello, e i segnali dalla parte destra del corpo raggiungono l'emisfero sinistro.

La corteccia somato-sensoriale

Dal Talamo, i segnali viaggiano verso l'**area ricettiva somato-sensoriale (S1)** nel lobo parietale della corteccia e, se possibile, anche verso la **corteccia somato-sensoriale secondaria (S2)** (Rowe et al., 1996; Turman et al., 1998; **figura 14.4a**). I segnali viaggiano anche tra S1 e S2 e, inoltre, da S1 e S2 verso aree somato-sensoriali aggiuntive.

Un'importante caratteristica della corteccia somato-sensoriale è quella di essere organizzata in mappe che corrispondono a determinate zone del corpo. L'esistenza di una mappa del corpo in S1 fu determinata in una classica serie di ricerche effettuate dal neurochirurgo Wilder Penfield, mentre operava su pazienti svegli, nel corso di interventi chirurgici al cervello aventi lo scopo di alleviare i sintomi legati all'epilessia (Penfield e Rasmussen, 1950). Mentre Penfield stimolava i punti in S1 chiedeva ai pazienti di riportare quello che avvertivano ed essi riferivano di sensazioni come formicolii e pressioni in diverse aree del loro corpo. Penfield scoprì che la stimolazione della zona ventrale di S1 (sotto al lobo parietale) provoca sensazioni nelle labbra e nel viso, mentre la stimolazione della zona superiore a S1 provoca sensazioni alle mani e alle dita, infine la stimolazione della zona dorsale di S1 causa sensazioni alle gambe ed ai piedi.

La mappa del corpo risultante, mostrata nella **figura 14.4b**, è chiamata **homunculus**, dal latino "piccolo uomo".

L'homunculus mostra come adiacenti aree della pelle siano proiettate in adiacenti aree del cervello, e che alcune aree della pelle siano rappresentate da aree sproporzionatamente grandi nel cervello. L'area deputata al pollice, ad esempio, è grande tanto quanto l'area deputata all'intero avambraccio. Questo risultato è analogo al fattore di ingrandimento nella vista (vedi pagina 78), in cui i ricettori della fovea, responsabile della percezione dei dettagli visuali, sono distribuiti in una area sproporzionata della corteccia visiva. In modo analogo, parti del corpo come le dita, deputate al rilevamento dei dettagli attraverso il senso del tatto, sono distribuite in una area sproporzionata della corteccia sensorimotoria (Duncan e Boynton, 2007). Una simile mappa del corpo è presente nella corteccia somato-sensoriale secondaria (S2).

Questa descrizione, sulla base di S1 e S2 è accurata ma semplificata. Recenti ricerche hanno dimostrato che l'area S1 è divisa in 4 zone interconnesse, ognuna con funzioni differenti. Per esempio, la zona di S1 coinvolta nella percezione tattile è connessa ad un'altra zona coinvolta nella percezione aptica (esplorazione manuale degli oggetti). In aggiunta, ci sono alcuni homuncoli contenuti sia in S1 che S2 (Keyzers et al., 2010). Infine, ci sono altre aree che esporremo nel capitolo quando parleremo del dolore.

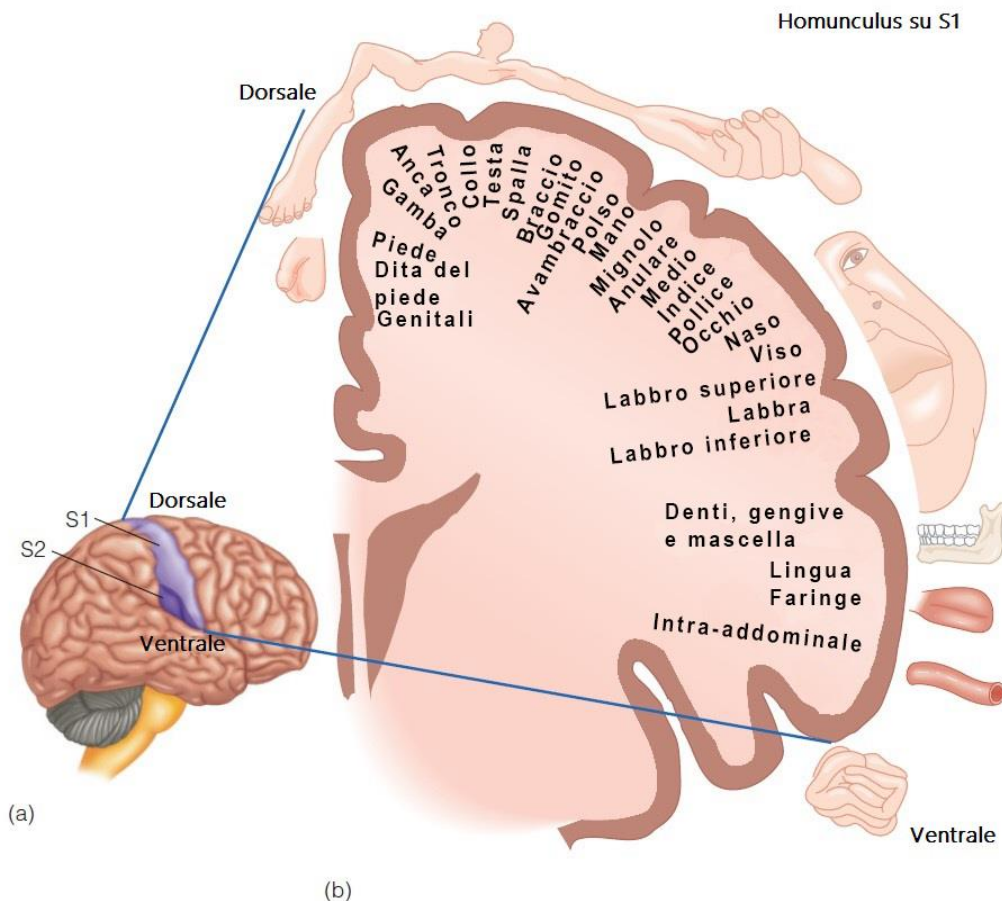


Figura 14.4 (a) La corteccia somato-sensoriale nel lobo parietale. L'area somato-sensoriale primaria, S1 (viola chiaro), riceve gli input dal nucleo ventrolaterale del talamo. L'area somato-sensoriale secondaria, S2 (viola scuro), è parzialmente nascosta dietro il lobo temporale. (b) homunculus sensorio nella corteccia somato-sensoriale. Le parti del corpo con una maggiore acutezza tattile sono rappresentate da una zona più grande della corteccia, rispetto alle altre parti.

La plasticità delle mappe corticali del corpo

Uno dei principi base dell'organizzazione corticale è che la rappresentazione in questa zona di una specifica funzione può ingrandirsi se la funzione è frequente. Abbiamo introdotto questo principio, chiamato *plasticità esperienza-dipendente*, quando abbiamo descritto come l'allevare gattini in ambienti verticali comporti il miglioramento della risposta neuronale della corteccia visiva agli orientamenti verticali (vedi pagina 68) e come l'addestrare persone al riconoscere forme chiamate Greebles comporti l'aumento dell'intensità della risposta, a stimoli Greeble, dell'area fusiforme facciale della corteccia (vedi pagina 92).

La maggior parte dei primi esperimenti che dimostrarono la plasticità esperienza-dipendente vennero effettuati nel sistema somato-sensoriale. In uno di questi primi esperimenti, William Jenkins e Michael Merzenich (1987) misurarono le aree corticali deputate ad ognuna delle dita di una scimmia, e la addestrarono a compiere task che prevedevano un uso intensivo di una particolare posizione su un polpastrello. Quando compararono la mappa corticale prima dell'addestramento e dopo tre mesi di esso, trovarono che l'area connessa alla stimolazione del polpastrello si era notevolmente espansa dopo l'addestramento. Pertanto, l'area corticale connessa al polpastrello, che inizialmente è grande, diventa ancora più grande man mano che l'area riceve un ammontare maggiore di stimolazione.

Nella maggior parte degli esperimenti animali, come quello appena descritto, l'effetto della plasticità è determinato misurando come specifici addestramenti influenzino il cervello. Un esperimento che ha misurato questo effetto sugli umani, ha determinato come l'addestramento influenzi il cervello dei musicisti. Consideriamo, per esempio, i musicisti di strumenti a corda; un violinista destrorso usa l'arco con la mano destra e le dita della mano sinistra vengono usate per premere le corde. Una delle conseguenze di questa esperienza tattile è che questi musicisti hanno una rappresentazione corticale delle dita della mano sinistra più grande del normale (Elbert et al., 1995). Come per le scimmie, la plasticità ha permesso la formazione di nuove aree corticali per le parti del corpo più usate. Questo comporta il

fatto che noi possiamo definire l'area generica che rappresenta una particolare parte del corpo nella corteccia, ma l'esatta dimensione di quell'area non è totalmente fissa (Pascual-Leone et al., 2005).

I recettori della pelle ci permettono di percepire differenti qualità come piccoli dettagli, vibrazioni, tipologia della superficie, la forma di oggetti tridimensionali e stimoli potenzialmente dannosi. Descriveremo ora come le informazioni sui dettagli, sulla vibrazione, sulle superfici, sulla forma degli oggetti sono processati dalla pelle, e considereremo inoltre il dolore, che non è determinato solo dalla stimolazione cutanea ma anche da altri fattori.

Percepire dettagli

Uno dei più impressionanti esempi di percezione dei dettagli tramite la pelle ci è fornito dal Braille, il sistema di punti in rilievo che permette alle persone non vedenti di leggere con i polpastrelli. Un carattere di Braille consiste in una cella di punti che vanno da 1 a 6. Differenti disposizioni dei punti in rilievo e degli spazi vuoti rappresentano le lettere dell'alfabeto, come mostrato nella **figura 14.5**; i caratteri aggiuntivi rappresentano i numeri, la punteggiatura e suoni e parole di uso comune.

I lettori del sistema Braille con più esperienza possono leggere fino a 100 parole per minuto, più lentamente della lettura visiva che arriva alle 250-300 parole per minuto ma non di meno impressionante se consideriamo che trasformano una combinazione di punti in rilievo in informazioni che vanno ben oltre alla semplice stimolazione della pelle.

La capacità dei lettori Braille di identificare pattern di piccoli punti in rilievo basandosi sul tatto dipende dalla percezione tattile dei dettagli. Il primo passo nel descrivere la ricerca sulla percezione tattile dei dettagli è considerare come i ricercatori hanno misurato la nostra capacità di rilevare i dettagli degli stimoli presentati alla pelle.

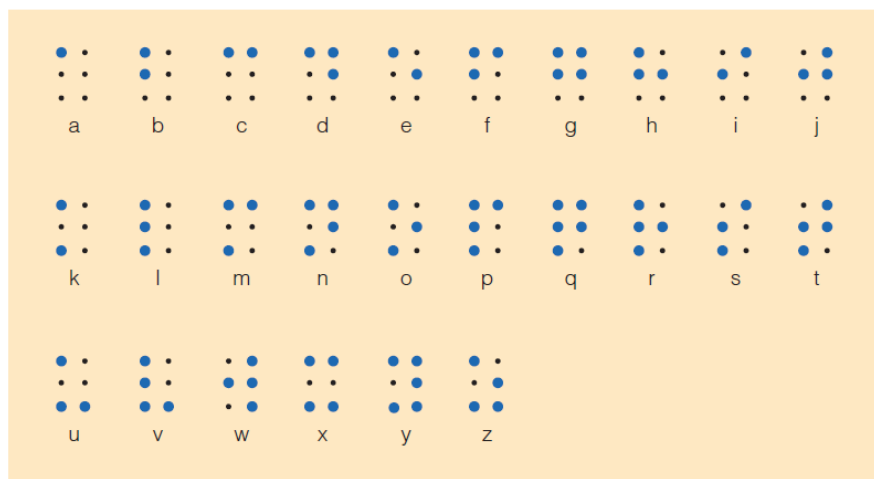


Figura 14.5 L'alfabeto Braille consiste in una serie di punti in rilievo in una matrice 2x3. I punti in grassetto blu rappresentano la posizione dei punti in rilievo per ogni lettera. Le persone non vedenti leggono questi punti passandoci sopra con i polpastrelli della mano.

METHOD

Measuring Tactile Acuity

Just as there are a number of different kinds of eye charts for determining a person's visual acuity, there are a number of ways to measure a person's **tactile acuity**—the ability to detect details on the skin. The classic method of measuring tactile acuity is the **two-point threshold**, the minimum separation between two points on the skin that when stimulated is perceived as two points (Figure 14.6a).

The two-point threshold is measured by gently touching the skin with two points, such as the points of a drawing compass, and having the person indicate whether he or she feels one point or two.

The two-point threshold was the main measure of acuity in most of the early research on touch. Recently, however, other methods have been introduced. **Grating acuity** is measured by pressing a grooved stimulus like the one in Figure 14.6b onto the skin and asking the person to indicate the orientation of the grating. Acuity is measured by determining the narrowest spacing for which orientation can be accurately judged. Finally, acuity can also be measured by pushing raised patterns such as letters onto the skin and determining the smallest sized pattern or letter that can be identified (Cholewaik & Collins, 2003; Craig & Lyle, 2001, 2002).

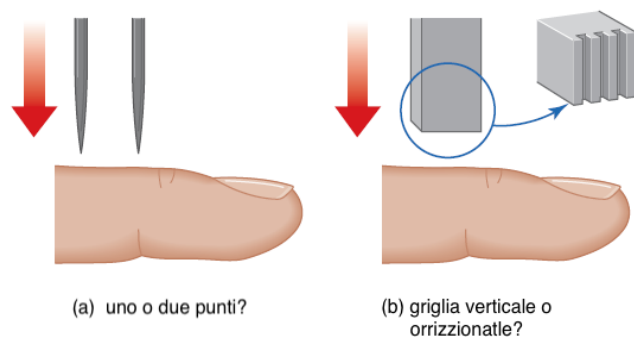
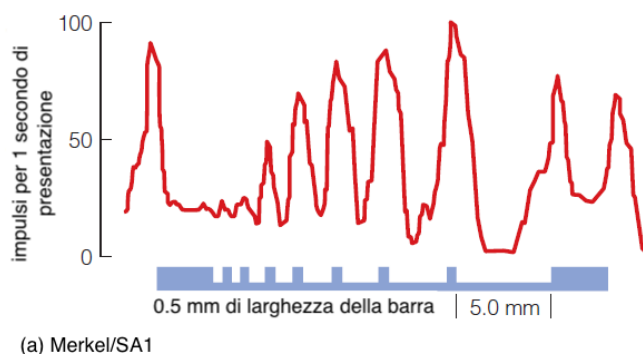


Figura 14.6 metodi per determinare l'acuità tattile: (a) soglia differenziale dei due punti; (b) acuità alle griglie.



(a) Merkel/SA1

Meccanismi dei recettori per l'acuità tattile

Le proprietà dei recettori sono una di quelle caratteristiche che determinano cosa proviamo quando la pelle è stimolata.

Illustreremo questo aspetto, concentrandoci inizialmente, sulla connessione fra i recettori Merkel con le fibre associate e l'acuità tattile.

Abbiamo indicato come il recettore Merkel sia sensibile ai dettagli. La **figura 14.7a** mostra come le fibre associate con un recettore Merkel si attivino in risposta ad uno stimolo scanalato premuto nella pelle. Si noti che l'attivazione delle fibre rispecchi il pattern dello stimolo scanalato. Questo indica che l'attivazione delle fibre dei recettori Merkel indica i dettagli (Johnson, 2002; Phillips e Johnson, 1981). Per confronto, la **figura 14.7b** mostra l'attivazione delle fibre associate al corpuscolo di Pacini. La mancanza di corrispondenza tra il pattern della scanalatura e l'attivazione indica che questo recettore non è sensibile ai dettagli dei pattern scanalati premuti nella pelle.

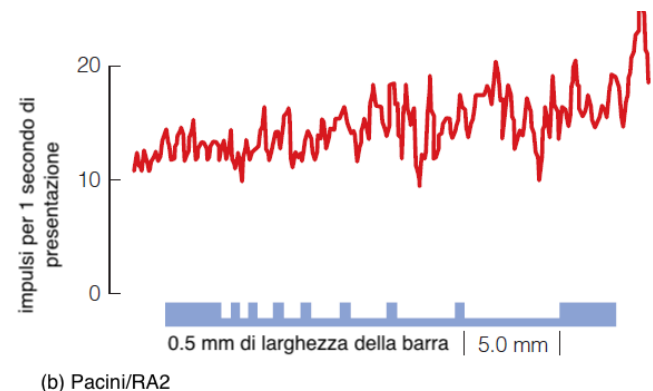
Non è sorprendente il fatto che ci sia un'alta densità di recettori Merkel nei polpastrelli, in quanto essi sono la parte del corpo maggiormente sensibile ai dettagli (Vallbo e Johansson, 1978). La relazione tra la posizione nel corpo e la sensibilità ai dettagli è stata studiata psicofisicamente misurando la soglia differenziale dei due punti nelle diverse parti del corpo. Provate voi stessi questo concetto facendo la seguente dimostrazione.

Un confronto fra acuità alle griglie in differenti zone della mano mostra come una migliore acutezza sia correlata a una

DEMONSTRATION

Comparing Two-Point Thresholds

To measure two-point thresholds on different parts of the body, hold two pencils side by side (or better yet, use a drawing compass) so that their points are about 12 mm (0.5 in.) apart; then touch both points simultaneously to the tip of your thumb and determine whether you feel two points. If you feel only one, increase the distance between the pencil points until you feel two; then note the distance between the points. Now move the pencil



(b) Pacini/RA2

Figura 14.7 l'attivazione allo stimolo scanalato delle (a) fibre a recettori Merkel e delle (b) fibre associate ai recettori del corpuscolo di Pacini. La risposta ad ogni larghezza delle scanalature è stata registrata durante una somministrazione di un secondo per ogni larghezza; questi grafici, quindi, rappresentano i risultati per alcune somministrazioni. Adapted from Phillips, J. R., & Johnson, K. O. (1981). Tactile spatial resolution: II. Neural representation of bars, edges, and gratings in monkey primary afferent. *Journal of Neurophysiology*, 46, 1177–1191

points to the underside of your forearm. With the points about 12 mm apart (or at the smallest separation you felt as two points on your thumb), touch them to your forearm and note whether you feel one point or two. If you feel only one, how much must you increase the separation before you feel two?

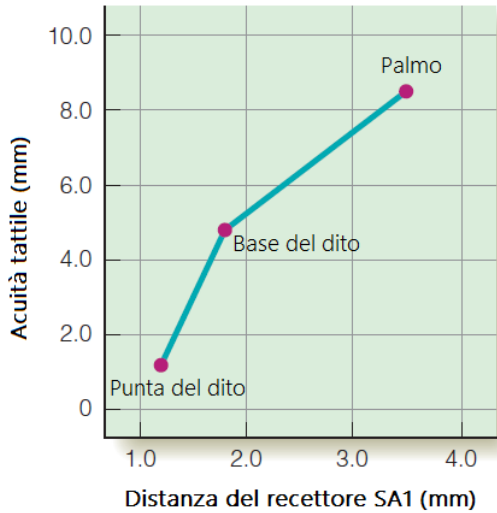


Figura 14.8 Correlazione fra densità dei recettori Merkel e acuità tattile.

minor distanza fra i recettori Merkel (**figura 14.8**). Ma lo spazio fra i recettori non può essere l'unico fattore determinante, in quanto, sebbene l'acutezza sia migliore nella punta dell'indice rispetto a quella del mignolo, la distanza fra i recettori Merkel è la stessa nelle due dita. Questo significa che la distanza fra i recettori è una parte della spiegazione, in quanto la corteccia gioca anch'essa un ruolo fondamentale nella determinazione dell'acuità tattile (Duncan e Boynton, 2007).

Meccanismi Corticali per l'Acuità Tattile

Così come c'è un parallelismo tra acuità tattile e densità dei recettori, c'è anche un parallelismo fra acuità tattile e rappresentazione nel cervello del corpo. La **figura 14.9** indica la soglia differenziale dei due punti misurata in diverse parti del corpo maschile. Confrontando questi livelli soglia con le differenti rappresentazioni del corpo nel cervello (**figura 14.4a**), possiamo notare come le regioni caratterizzate da alti livelli di acuità tattile, come le dita e le labbra, siano rappresentate da più ampie regioni della corteccia. Come menzionato in precedenza, quando abbiamo descritto l'homunculus, l'ingrandimento delle rappresentazioni nel cervello delle varie aree del corpo, come le dita, è simile al fattore di ingrandimento visivo (pagina 78). La mappa del corpo nel cervello si ingrandisce per provvedere all'aumento dell'attività neurale, che ci permetterà di percepire

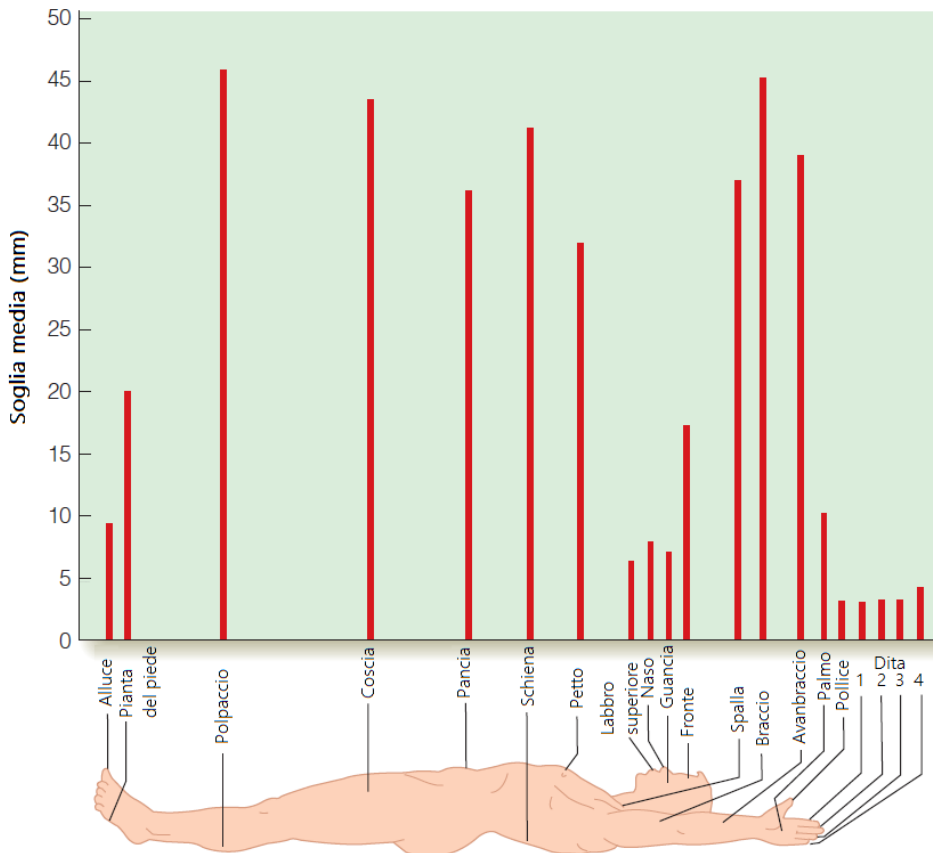


Figura 14.9 soglia differenziale per i maschi. La soglia differenziale per le femmine segue lo stesso pattern. From Weinstein, S., Intensive and extensive aspects of tactile sensitivity as a function of body part, sex, and laterality. In D. R. Kenshalo (Ed.), *The skin senses*, pp. 206, 207. Copyright © 1968 by Charles C Thomas. Courtesy of Charles C Thomas, Publishers, Springfield, IL.

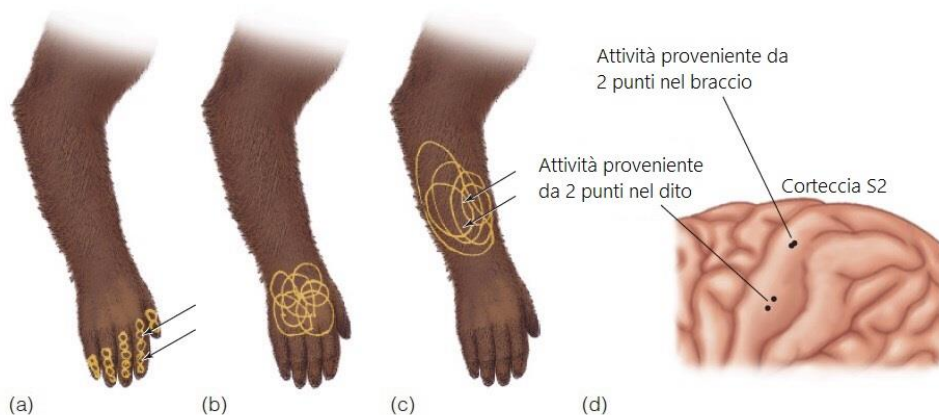


Figura 14.10 I campi percettivi dei neuroni corticali delle scimmie che si attivano quando (a) le dita sono stimolate; (b) quando la mano è stimolata; (c) quando il braccio è stimolato (Kandel e Jessel, 1991). (d) la stimolazione di due punti vicini nel dito causa un'attivazione separata della zona corticale riservata al dito, mentre la stimolazione di due punti vicini nel braccio causa la sovrapposizione dell'attivazione della zona riservata al braccio nella corteccia. From Kandel, E. R., & Jessell, T. M., Touch. In E. R. Kandel, J. H. Schwartz, & T. M. Jessell (Eds.), Principles of neural science, 3rd ed., figure 26-8a. Copyright © 1991 Appleton & Lange, Norwalk, CT. Reprinted with permission of McGraw-Hill Companies, Inc.

accuratamente dettagli fini con le dita e le altre parti del nostro corpo.

Un'altra strada per dimostrare la connessione fra meccanismi corticali e acuità è quella di determinare il campo percettivo dei neuroni in diverse parti dell'homunculus corticale.

Dalla **figura 14.10**, che mostra la dimensione dei campi recettoriali dei neuroni corticali che ricevono il segnale dalle dita, dalle braccia e dalle mani delle scimmie, possiamo notare come i neuroni corticali rappresentanti le zone del corpo con maggiore acuità, come le dita, hanno un campo recettoriale minore. Questo significa che due punti vicini tra loro sulle dita potrebbero cadere su campi ricettivi che non si sovrappongono (come indicato dalle due frecce nella figura 14.10a) facendo, quindi, attivare separate aree neuronali nella corteccia (**figura 14.10d**). Tuttavia, due punti con la stessa separazione quando applicati al braccio rischiano di cadere su campi ricettivi che si sovrappongono (vedere le frecce nella figura 14.10c), potendo causare l'attivazione di aree neuronali non divise nella corteccia (figura 14.10d). Pertanto, i piccoli campi recettivi dei neuroni che ricevono i segnali dalle dita si traducono in una maggiore separazione sulla corteccia, che migliora la capacità di percepire due punti ravvicinati sulla pelle come due punti separati.

Percezione delle vibrazioni

La pelle è in grado di percepire non solo i dettagli spaziali degli oggetti ma anche le altre qualità. Quando posizioni le tue mani su dispositivi meccanici che producono vibrazioni, come una macchina, un falcia erba o uno spazzolino elettrico, le tue mani e le tue dita sono in grado di percepirne le vibrazioni. Il meccanorecettore principale nella percezione delle vibrazioni è il corpuscolo Paciniano. Un'evidenza a supporto di ciò è le fibre nervose ad esso associate sono bassamente attivate quando sono sottoposte a lente e costante pressione mentre rispondono a vibrazioni ad alta frequenza.

Perché il corpuscolo Paciniano risponde alle vibrazioni ad altra frequenza? La risposta a questa domanda sta nella locazione dei corpuscoli intorno alla fibra nervosa, essi selezionano quali stimoli di pressione raggiungono la fibra. Il corpuscolo,

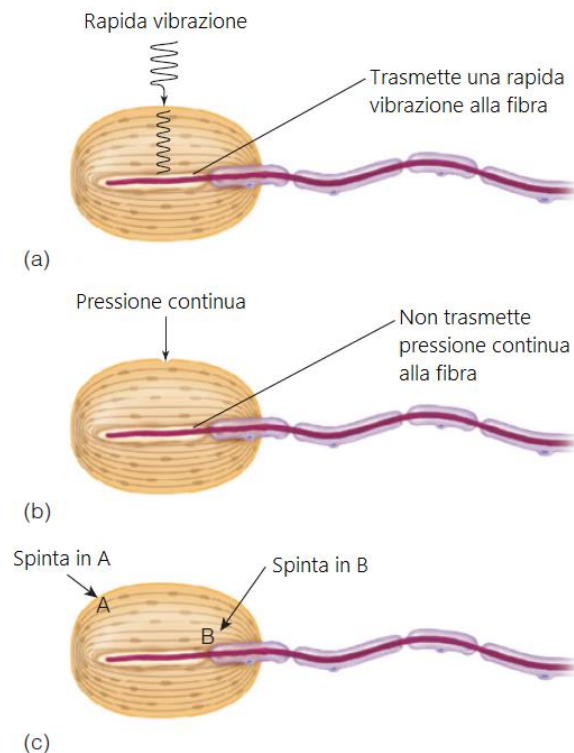


Figura 14.11 (a) quando una vibrazione è applicata al corpuscolo Paciniano, esso lo trasmette alla fibra nervosa. (b) quando il corpuscolo Paciniano è sottoposto a una pressione continua esso non lo trasmette alla fibra nervosa. (c) Lowenstein determinò come la fibra nervosa si eccitava in seguito alla stimolazione: del corpuscolo Paciniano (pressione su A) e della fibra nervosa (pressione su B). Adapted from Lowenstein, W. R. (1960). Biological transducers. *Scientific American*, 203, p. 103.

organizzato in strati (come una cipolla) fra i quali è presente un fluido, trasmette la pressione rapidamente ripetuta applicata (vibrazione) alla fibra nervosa come mostrato in **figura 14.11a** ma non trasmette pressione continua, come mostrato in **figura 14.11b**. Perciò il corpuscolo Paciniano modula la sensibilità della fibra nervosa eccitandola solo durante rapidi cambi di pressione e non a pressione costante.

Siccome il corpuscolo Paciniano non trasmette stimoli di pressione continua alla fibra nervosa presentando una pressione continua questa non causerà alcuna risposta alla fibra nervosa. Questo fenomeno è stato osservato da Werner Lowenstein (1960) in un esperimento classico, nel quale dimostrò che una pressione applicata sul corpuscolo (pressione su A **figura 14.11c**) è recepita solo nella fase di applicazione e rimozione e non nella fase intermedia di pressione. Tuttavia, quando Lowenstein rimosse il corpuscolo e applicò una pressione diretta alla fibra nervosa (pressione su B **figura 14.11c**) questa rispondeva costantemente allo stimolo. Lowenstein da questi risultati concluse che le proprietà del corpuscolo fanno in modo che la fibra nervosa risponda bassamente alla stimolazione continua, come una pressione sostenuta, ma allo stesso tempo bene nei cambiamenti di pressione che accadono all'inizio e alla fine della stimolazione o in condizioni di rapido cambiamento di stimolo come nelle vibrazioni.

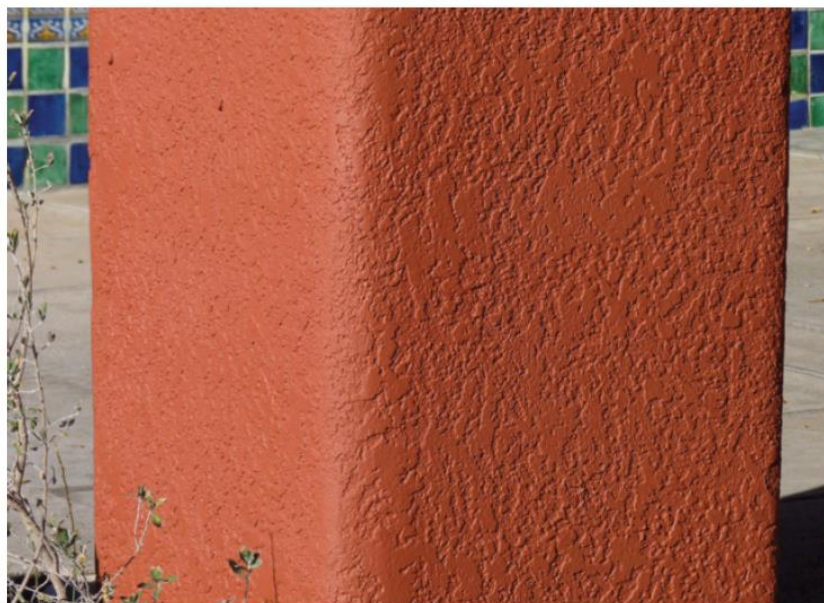
Percezione delle superfici

La scabrezza delle superfici è la discontinuità fisica di una superficie causata da dossi e solchi. Come si può notare in **figura 14.12** la vista non è un buon mezzo per determinare la grana di una superficie in quanto la percezione visiva delle texture è basata sulla distribuzione dei punti di luce e di ombra determinati dalla modulazione della luce. Perciò, sebbene la percezione visiva della superficie dei due lati della colonna rappresentata in **figura 14.12** è differente, toccando le due superfici con le dita si nota che la grana è la medesima. Il tatto, che necessita il contatto diretto, permette una stima più accurata della scabrezza di una superficie rispetto alla vista. Ciò non significa che il tatto sia sempre affidabile e che permetta una fedele indicazione della grana di una superficie. Come vedremo in seguito, la percezione delle superfici dipende dal modo in cui è esaminata e da quali meccanorecettori sono attivati.

Le ricerche sulla percezione delle superfici, che si estendono dal 1925 ad oggi, illustrano come la psicofisica sia in grado di spiegare i meccanismi percettivi. Nel 1925, David Katz ipotizzò che la percezione delle texture dipendesse sia dalle informazioni spaziali sia dalle informazioni temporali. Le **informazioni spaziali** sono fornite da elementi relativamente ampi come protuberanze e solchi che possono essere percepite sia quanto la pelle scorre sopra questi elementi sia quando è pressata. Queste informazioni risultano nella percezione delle differenti forme, dimensioni e texture della superficie degli oggetti. Un esempio di informazione spaziale è la percezione delle protuberanze di un testo in braille o quando si tocca un dente di



(a)



(b)

Bruce Goldstein

Figura 14.12 la colonna in **figura (a)** è illuminata da sinistra. L'ingrandimento in **figura (b)** mostra come la percezione delle superfici sia influenzata dall'illuminazione. Sebbene la superficie sul lato destro della colonna appare più ruvida della superficie della parte sinistra della colonna, le due superfici sono identiche.

un pettine. Le **informazioni temporali** sono percepibili quando la pelle scorre su una superficie come la cartavetrata fine. Questo tipo di informazione fornisce informazioni derivanti dalle vibrazioni percepite dallo scorrimento della pelle sulla superficie. Le informazioni temporali sono responsabili della percezione delle superfici a basso indice di scabrezza le quali non sono percepibili se non scorrendo le dita sulla superficie.

Sebbene Katz propose che la percezione delle texture fosse determinata sia dalle informazioni temporali sia dalle informazioni spaziali le ricerche recenti si sono focalizzate sulle informazioni spaziali. Un esperimento di Mark Hollins e colleghi (2000, 2001, 2002) dimostra tuttavia che le informazioni temporali sono responsabili della percezione delle superfici a basso indice di scabrezza. Hollins denominò la teoria di Katz (presenza di due tipi di recettori nella percezione delle superfici) **teoria della duplice percezione delle superfici**.

Hollins e Ryan Risner (2000) attestarono le evidenze per quanto concerne il ruolo delle informazioni temporali dimostrando che quando i partecipanti toccavano delle superfici senza scorrere le dita giudicando la scabrezza con il metodo della stima della magnitudine (guarda capitolo 1, pagina 15), percepirono poca differenza fra due superfici a grana sottile (dimensione particelle di 10 µm e 100 µm). Quando ai partecipanti era permesso di scorrere le dita sulla superficie erano in grado di recepire la differenza di ruvidità. Perciò il movimento, generando vibrazione al passaggio del dito, rende percepibili le differenze di scabrezza.

Ulteriori evidenze riguardo il ruolo della vibrazione nella percezione delle superfici a basso indice di scabrezza è fornito dall'utilizzo della procedura di adattamento selettivo descritta nel capitolo 3 (guarda pagina 66). Questa procedura consiste nella presentazione di uno stimolo che adatta un particolare tipo di recettore che viene in seguito testato per osservare come l'inattivazione del recettore influisce sulla percezione. Hollins e colleghi (2001) usarono questa procedura presentando due condizioni sperimentali di adattamento. La prima condizione consisteva in un adattamento a 10 Hz (10 vibrazioni al secondo)

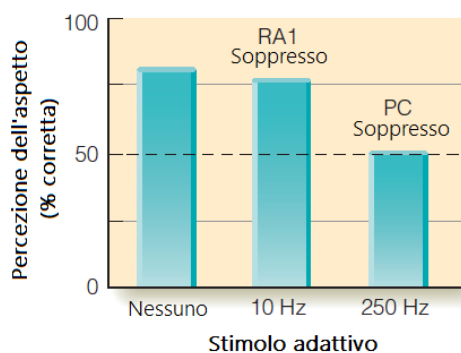


Figura 14.13 Eliminando l'azione delle fibre nervose associate al corpuscolo di Meissner con adattamento a 10-Hz non si riscontra alcun effetto riguardo la percezione delle superfici a basso indice di scabrezza. Eliminando, per adattamento a 250-Hz, l'azione del corpuscolo Paciniano la percezione delle superfici a grana fine ne è **altamente alterata**. Data from Hollins, M., Bensmaia, S. J., & Washburn, S. (2001). Vibrotactile adaptation impairs discrimination of fine, but not coarse, textures. *Somatosensory & Motor Research*, 18, 253–262.

durante la quale la pelle veniva sottoposta a vibrazione di 10 Hz per 6 minuti. Tale frequenza di adattamento adatta il corpuscolo di Meissner, che risponde a basse frequenze. Nella seconda condizione il valore d'adattamento era 250 Hz. Questa frequenza fu scelta per adattare il corpuscolo Paciniano che risponde ad alte frequenze.

Seguendo ogni tipo di adattamento, i partecipanti scorrevano le dita sopra due superfici a bassa scabrezza: una superficie standard e una superficie test. Il compito dei partecipanti era quello di partecipare quale superficie era più fine. Dal momento che le superfici erano due la probabilità di finire in una condizione o l'altra era del 50%, come indicato in **figura 13**.

Perciò, adattando il recettore del corpuscolo Paciniano, che è responsabile della percezione delle vibrazioni, si elimina l'abilità di sentire superfici a basso indice di scabrezza. Questi risultati e i risultati degli altri esperimenti (Hollins et al. 2002) supportano la teoria della duplice percezione e dimostrano che la percezione delle superfici ruvide è determinato da informazioni spaziali mentre la percezione delle superfici fini da informazioni temporali.

Ulteriori evidenze per il ruolo delle informazioni temporali nella percezione delle texture sono esplicate in una ricerca che dimostra che le vibrazioni sono importanti nella percezione delle superfici non solo quando le persone tastano la superficie direttamente con le dita ma anche attraverso il contatto indiretto attraverso l'utilizzo di strumenti. Puoi provare ciò provando la seguente dimostrazione.

DEMONSTRATION

Perceiving Texture With a Pen

Turn your pen over (or cap it) so you can use it as a "probe" (without writing on things). Hold the pen at one end and move the other end over something smooth, such as this page. As you do this, notice that you can sense the smoothness of the page, even though you are not directly touching it. Then, try the same thing on a rougher surface, such as a rug, fabric, or concrete.

La tua abilità di identificare la superficie scorrendo una penna (o un qualsivoglia oggetto come un tubetto di colla) su una superficie è determinato dalla trasmissione di vibrazioni dalla penna alla tua pelle (Klatzky et al., 2003). La cosa più importante sulla percezione di una superficie tramite un altro oggetto è che le vibrazioni che percepisci non sono le vibrazioni della superficie anche se indirettamente sei in grado di sentire la grana della superficie.

Percepire Gli Oggetti

Immagina che tu e un tuo amico stiate sulla riva del mare. Il tuo amico ha una certa conoscenza riguardo le conchiglie grazie alla piccola collezione che ha accumulato negli anni, quindi decidi di fare un esperimento per determinare la sua bravura nell'identificare differenti tipi di conchiglie utilizzando solo il tatto. Quando lo bendi e gli porgi una conchiglia di lumaca di mare e una conchiglia di granchio, non ha difficoltà a identificarle. Quando però gli porgi delle conchiglie di differenti tipi di lumache tra loro molto simili, gli risulta molto più difficile identificare i diversi tipi di lumache.

Geerat Vermeji, diventato cieco all'età di quattro anni a causa di una malattia oculare ed ora Distinto Professore di Ecologia Marina e Paleocologia all'Università della California di Davis, ha descritto la sua esperienza nel confrontarsi con un compito simile. Ciò avvenne durante un colloquio con Edgar Boell, il quale stava considerando la domanda di Vermeji per gli studi di laurea nel dipartimento di biologia a Yale. Boell portò Vermeji nel museo, lo presentò al direttore, e gli porse una conchiglia. Ecco cosa successe poi, come racconta Vermeji (1997):

“Ora ti do una cosa. Sai cos'è?” mi chiese Boell porgendomi un campione.

Le mie dita e la mia mente accelerarono. Costole ampiamente separate parallele al labbro esterno; una grande apertura; una spina bassa; lucida; le costole si riflettevano all'indietro. “E' una Harpa”, risposi momentaneamente. “Dev'essere una Harpa maggiore” subito dopo.

“E che mi dici di questa?” chiese Boell mentre un'altra sottile conchiglia cambiava mani. Liscia, elegante, sutura incanalata, apertura stretta; potrebbe essere una oliva qualsiasi. “E' una oliva. Sono abbastanza sicuro si tratti di una Oliva sayana, la più comune dalla Florida, ma sono comunque tutte simili.”

Entrambi gli uomini rimasero momentaneamente senza parole. Avevano pianificato quel piccolo esercizio tutto il tempo per cogliermi in fallo. Ora che lo avevo passato, Boell aveva attraversato una istantanea metamorfosi. Raggiante di entusiasmo e calorosità, mi promise il suo pieno supporto.
(pp. 79-80)

Vermeji ricevette il suo PhD da Yale e ora è un esperto di molluschi marini rinomato in tutto il mondo. La sua abilità a identificare gli oggetti e le loro caratteristiche attraverso il tatto è un esempio di **tocco attivo** - tocco nel quale una persona esplora

DEMONSTRATION Identifying Objects

Ask another person to select five or six small objects for you to identify. Close your eyes and have the person place an object in your hand. Your job is to identify the object by touch alone, by

moving your fingers and hand over the object. As you do this, be aware of what you are experiencing: your finger and hand movements, the sensations you are feeling, and what you are thinking. Do this for three objects. Then hold out your hand, keeping it still, with fingers outstretched, and let the person move each of the remaining objects around on your hand, moving their surfaces and contours across your skin. Your task is the same as before: to identify the object and to pay attention to what you are experiencing as the object is moved across your hand.

attivamente un oggetto, di solito con dita e mani. Al contrario, il **tocco passivo** avviene quando stimoli tattili sono applicati alla pelle, come quando due punti sono spinti sulla pelle per determinare la soglia percettiva che li riguarda. La dimostrazione che segue confronta la abilità di identificare oggetti con il tocco attivo e il tocco passivo.

Identificare Oggetti tramite Percezione Tattile

La percezione tattile fornisce un esempio particolarmente buono di una situazione nella quale un certo numero di diversi sistemi stanno interagendo tra loro. Mentre manipolavi gli oggetti nella prima parte della dimostrazione di cui sopra, stavi usando tre differenti sistemi per raggiungere il tuo obiettivo di identificare gli oggetti: (1) il *sistema sensoriale*, che era coinvolto nel rilevare sensazioni cutanee quali il tocco, la temperatura, la consistenza e i movimenti e le posizioni delle tue dita e mani; (2) il *sistema motore*, che era coinvolto nel movimento delle tue dita e mani; e (3) il *sistema cognitivo*, coinvolto nel pensare alle informazioni veicolate dai sistemi sensoriale e motore.

La percezione tattile è un processo estremamente complesso poiché i sistemi sensoriale, motore e cognitivo devono lavorare tutti insieme. Ad esempio, il controllo dei movimenti delle dita e della mano da parte del sistema motore è guidato dalle sensazioni cutanee sulle dita e mani, e dai processi di pensiero che determinano quale informazione serve riguardo l'oggetto per identificarlo.

Questi processi lavorando insieme creano una esperienza di tocco attivo che è diversa dall'esperienza del tocco passivo. J.J. Gibson (1962), che sostenne l'importanza del movimento nella percezione (vedi Capitolo 7, pagina 154, e Capitolo 8, pagina 182), confronto le esperienze di tocco passivo e attivo constatando che tendiamo a collegare il tocco passivo alla sensazione provata sulla pelle, mentre colleghiamo il tocco attivo all'oggetto che viene toccato. Ad esempio, se qualcuno spinge un oggetto appuntito sulla tua pelle, potresti dire, “sento un pizzicore sulla pelle”; tuttavia, se spingi sulla punta dell'oggetto da solo, potresti dire, “sento un oggetto appuntito” (Kruger, 1970). Quindi, con il tocco passivo si prova un'esperienza di stimolazione della pelle, e con quello attivo si fa esperienza dell'oggetto che si tocca.

La ricerca psicofisica ha dimostrato che le persone possono identificare accuratamente oggetti comuni entro uno o due secondi (Klatzky et al., 1985). Quando Susan Lederman e

Roberta Klatzky (1987,1990) osservarono i movimenti delle mani dei partecipanti mentre compivano tali identificazioni, scoprirono che le persone usano un numero di movimenti distintivi, che i ricercatori chiamarono **procedure di esplorazione (EPs)**, e che i tipi di EPs utilizzate dipende dalle qualità dell'oggetto che i partecipanti sono chiamati a giudicare.

La Fisiologia della Percezione Tattile degli Oggetti

Cosa succede fisiologicamente mentre esploriamo un oggetto con dita e mani? I ricercatori hanno provato a rispondere a questa domanda registrando attività dalle fibre dei meccanorecettori sulla pelle, dai neuroni nella corteccia somatosensoriale, e da neuroni nei lobi frontale e parietale.

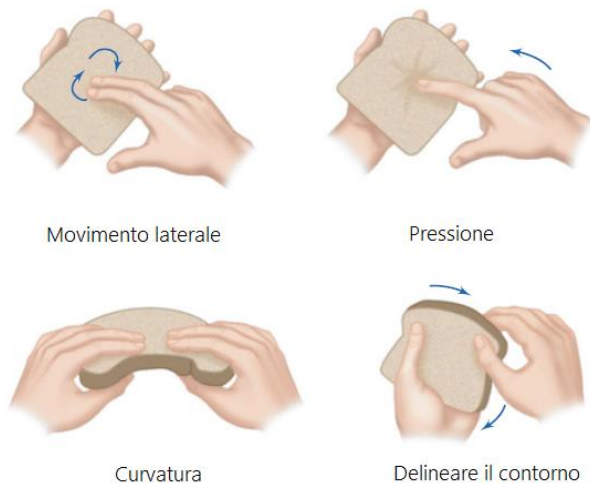
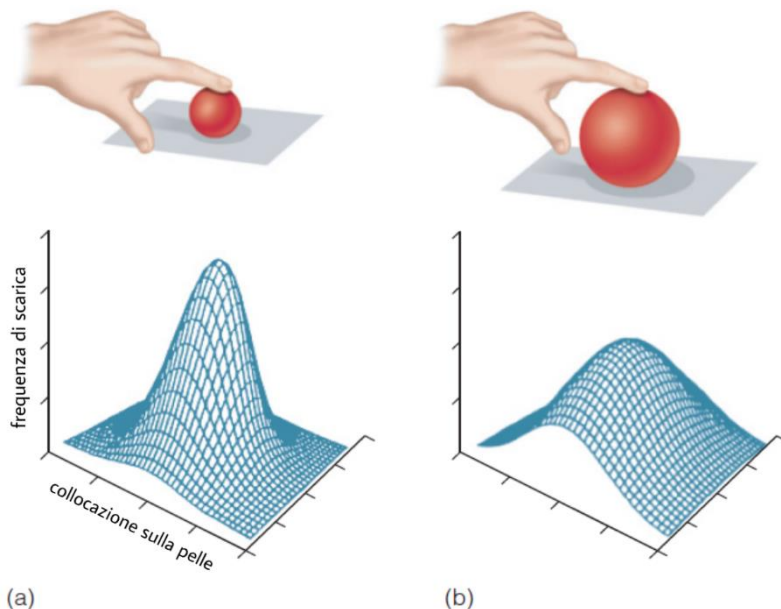


Figura 14.14 Alcune delle procedure esplorative (EPs) osservate da Lederman e Klatzky mentre i partecipanti identificavano gli oggetti. From Lederman, S. J., & Klatzky, R. L. (1987). Hand movements: A window into haptic object recognition. *Cognitive Psychology*, 19, 342–368. Reproduced by permission.



Perché il cervello possa controllare le attività giornaliere, come avvitare un coperchio su una bottiglia, ha bisogno di avere accesso alle informazioni riguardo la forma e il contorno del tappo, e la quantità di forza necessaria per impugnarlo. Tali informazioni sono garantite dai recettori all'interno del corpo che indicano la posizione delle giunzioni e dei meccanorecettori sulla pelle che riportano la consistenza e i contorni del tappo.

L'informazione per indicare il contorno è segnalata dallo schema di sparo di un grande numero di meccanorecettori. Ciò è illustrato nei profili di risposta nella **figura 14.15**, che indica come le fibre nelle punte delle dita rispondano al contatto tra due differenti sfere, una con un'alta curvatura in relazione alla punta del dito (**figura 14.15a**) e una che ha una curvatura più gentile (**figura 14.15b**). In entrambi i casi, i recettori esattamente nel punto dove le dita entrano in contatto con la sfera rispondono maggiormente, quelli più lontani meno, ma lo *schema* di risposta è diverso nei due casi. E' questo modello generale che procura informazioni al cervello riguardo la curvatura della sfera (Goodwin, 1998). Ritornando alle procedure di esplorazione, possiamo riconoscere che le informazioni sulle punte delle dita corrispondono alla EP di pressione. Inoltre, altre EPs, come il chiudere la forma nella mano, contribuiscono alla nostra percezione della forma degli oggetti tridimensionali.

Spostandoci dalle fibre meccanorecettoriali verso il cervello, vediamo che i neuroni diventano a mano a mano più specializzati. Questo è simile a cosa accade nel sistema visivo. I neuroni nel nucleo ventrale posteriore, che è l'area tattile del talamo, hanno dei campi recettoriali centro-esterno simili ai campi percettivi nel nucleo genicolato laterale, che è l'area visiva del talamo (Mountcastle & Powell, 1959; **figura 14.16**). Nella corteccia troviamo alcuni neuroni con campi recettoriali centro-esterno e altri che rispondono a stimoli della pelle più specifici. La **figura 14.17** mostra degli stimoli che causano una scarica nei neuroni della corteccia somatosensoriale della scimmia. Ci sono dei neuroni che rispondono a specifiche orientazioni (**figura 14.17a**) e neuroni che rispondono a movimenti sulla pelle in una direzione specifica (**figura 14.17b**; Hyvarinen & Poranen, 1978;

Figura 14.15 (a) Risposta delle fibre nelle punte delle dita al tocco di uno stimolo con una curvatura elevata. L'altezza del profilo indica l'entità della risposta su differenti zone della punta del dito. (b) Il profilo di risposta al tocco di uno stimolo con una curvatura minore. From Goodwin, A. W. (1998). Extracting the shape of an object from the responses of peripheral nerve fibers. In J. W. Morley (Ed.), *Neural aspects of tactile sensation* (pp. 55–87). New York: Elsevier Science. By permission of Elsevier.

vedi anche Bensmaia et al., 2008; Pei et al., 2011; Yau et al., 2009).

Nella corteccia somatosensoriale della scimmia ci sono inoltre dei neuroni che rispondono quando la scimmia impugna un oggetto specifico (Sakata & Iwamura, 1978). Ad esempio, la **figura 14.18** mostra la risposta di uno di questi neuroni. Questo neurone risponde quando la scimmia afferra il righello ma non risponde quando la scimmia afferra un cilindro o una sfera (vedi anche Iwamura, 1998).

I neuroni corticali non sono influenzati solamente dalle proprietà dell'oggetto, ma anche dal fatto che l'individuo che percepisce stia prestando attenzione o meno. Steven Hsiao e i

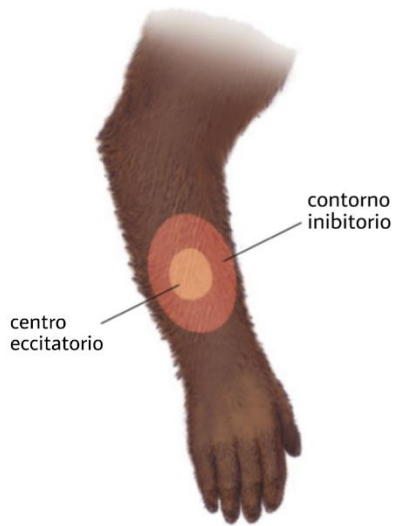


Figura 14.16 Un campo recettivo centro-on, esterno-off di un neurone in un talamo di scimmia. © Cengage Learning

sui collaboratori (1993, 1996) registrarono le risposte dei neuroni nelle aree S1 e S2 a delle lettere maiuscole che erano scannerizzate attraverso il dito di una scimmia, la scimmia doveva compiere un compito che richiedeva che essa prestasse

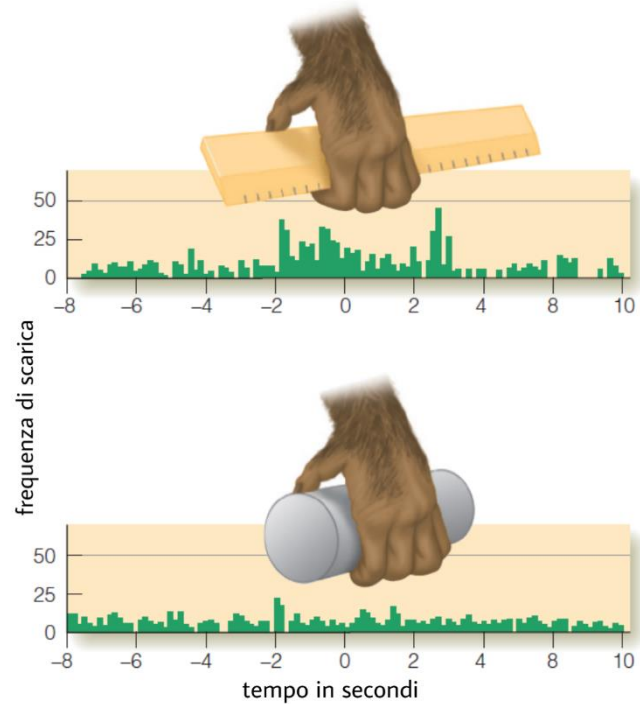


Figura 14.18 La risposta di un neurone nella corteccia parietale di una scimmia che scarica quando la scimmia prende in mano un righello ma che non scarica quando la scimmia afferra un cilindro. La scimmia impugna l'oggetto nell'attimo = 0. From Sakata, H., & Iwamura, Y. (1978). Cortical processing of tactile information in the first somatosensory and parietal association areas in the monkey. In G. Gordon (Ed.), *Active touch* (pp. 55–72). Elmsford, NY: Pergamon Press. Reproduced by permission.

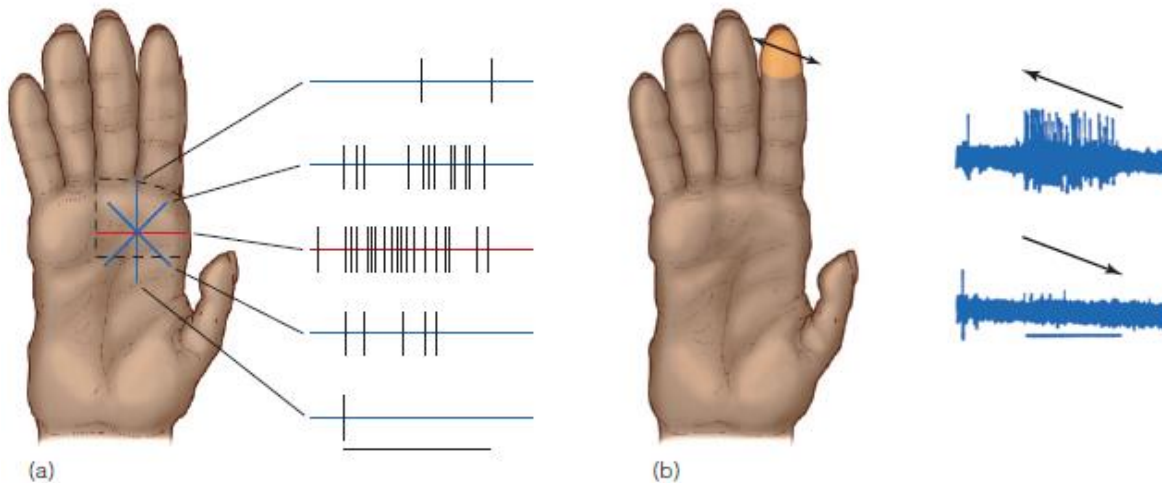


Figura 14.17 Campi recettivi di neuroni nella corteccia somatosensoriale di una scimmia. (a) Le registrazioni sulla destra della mano mostrano le scariche dei nervi per la stimolazione della mano con le orientazioni mostrate sulla mano. Questo neurone risponde al meglio quando viene presentato un oggetto con un bordo orientato orizzontalmente sulla mano della scimmia. (b) Le registrazioni sulla destra indicano la scarica dei nervi per il movimento di uno stimolo sulla punta del dito da sinistra verso destra (in alto) e da destra verso sinistra (in basso). Questo neurone risponde meglio quando uno stimolo si muove sulla punta del dito da destra verso sinistra. From Hyvärinen, J., & Poranen, A. (1978). Movement-sensitive and direction and orientation-selective cutaneous receptive fields in the hand area of the postcentral gyrus in monkeys. *Journal of Physiology*, 283, 523–537. Copyright © 1978 by The Physiological Society, UK. Reproduced by permission.



Figura 14.19 Velocità di risposta di un neurone nell'area S1 della corteccia cerebrale di una scimmia in relazione a una lettera proiettata attraverso le punte delle dita. Il neurone risponde solo quando la scimmia presta attenzione allo stimolo tattile. From Hsiao, S. S., O'Shaughnessy, D. M., & Johnson, K. O. (1993). Effects of selective attention on spatial form processing in monkey primary and secondary somatosensory cortex. *Journal of Neurophysiology*, 70, 444-447. Copyright © 1993 by The American Physiological Society. Reproduced by permission.

attenzione alle lettere presentate sulle proprie dita. Nella condizione di attenzione visiva, la scimmia doveva focalizzarsi su uno stimolo visivo estraneo. I risultati, mostrati nella **figura 14.19**, riportano che nonostante la scimmia stia ricevendo esattamente la stessa stimolazione sulle sue punte delle dita in entrambe le condizioni, la risposta è maggiore nella condizione di attenzione tattile. Quindi, la stimolazione dei recettori potrebbe innescare una risposta, ma la intensità di questa può essere influenzata da processi quali l'attenzione, il pensiero e altre azioni dell'individuo che percepisce.

Se l'idea che altri eventi oltre alla stimolazione dei recettori possono influenzare la percezione vi suona familiare, è perché accadono cose simili nell'ambito visivo (vedi pagine 134, 166) e in quello uditivo (pagina 310). La partecipazione attiva di una persona fa differenza nella percezione, non solo influenzando quali stimoli eccitano i recettori ma agendo anche sul processamento che avviene una volta che i recettori sono stimolati. Ciò è forse più chiaramente dimostrato nell'esperienza del dolore, che è fortemente influenzata da processi in aggiunta alla stimolazione dei recettori.

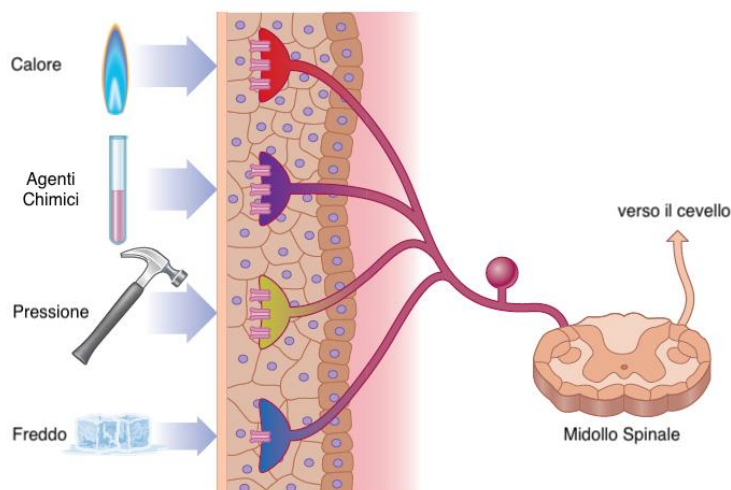


Figura 14.20 Il dolore nocicettivo è creato dalla attivazione dei nocicettori sulla pelle che rispondono a diversi tipi di stimolazioni. Segnali dai nocicettori sono trasmessi alla colonna vertebrale e da lì risalgono per dei sentieri che conducono al cervello. © Cengage Learning

Il Dolore

Come menzionato all'inizio di questo capitolo, il dolore occorre per avvisarci di situazioni potenzialmente dannose e quindi ci aiuta ad evitare o trattare tagli, scottature ed ossa rotte. Le persone che nascono prive della funzione di sentire dolore possono accorgersi di essersi appoggiate su un fornello caldo solo nel momento in cui sentono l'odore della carne bruciata, possono essere ignare di ossa rotte, infezioni, lesioni interne - una situazione che può facilmente diventare fatale (Watkins & Maier, 2003). La funzione segnalante del dolore è spiegata nella definizione seguente, dalla International Association for the Study of Pain: "il dolore è una sensazione ed esperienza emozionale spiacevole, associata con effettivo o potenziale danno dei tessuti, o descritta nei termini di tale danno" (Merskey, 1991). Joachim Scholz e Clifford Woolf (2002) distinguono tre tipi differenti di dolore. Il dolore infiammatorio è causato da danni ai tessuti, da infiammazione delle articolazioni o da cellule tumorali. Il dolore neuropatico è causato da lesioni o altri danni al sistema nervoso. Esempi di dolore neuropatico possono essere la sindrome del tunnel carpale, che è causata da compiti ripetitivi quali digitare alla tastiera, lesioni alla spina dorsale e danni cerebrali dovuti ad infarti. Il dolore nocicettivo è causato dall'attivazione di recettori nella pelle chiamati nocicettori, i quali sono specializzati nel rispondere ai danni a tessuti o potenziali danni (Perl, 2007). Un numero di differenti tipi di nocicettori risponde a differenti stimoli - calore, chimica, forte pressione e freddo (**Figura 14.20**). Ci concentreremo sul dolore nocicettivo. La nostra discussione non includerà soltanto il dolore causato dalla stimolazione dei nocicettori nella pelle, ma anche i meccanismi che affliggono la percezione del dolore nocicettivo e alcuni esempi di dolore che compare quando la pelle non è stimolata.

Mettere in dubbio il modello del percorso diretto del dolore

Iniziamo la nostra discussione sul dolore considerando ciò che i primi ricercatori pensavano a riguardo e come queste prime idee cambiarono negli anni '60. Durante gli anni '50 e i primi anni '60 il dolore era spiegato attraverso il modello di percorso diretto del dolore. Secondo questo modello, il dolore arriva quando i recettori nocicettivi nella pelle sono stimolati e mandano i loro segnali direttamente dalla pelle al cervello (Melzack & Wall, 1965). Ma negli anni '60 alcuni studiosi iniziarono a notare delle situazioni in cui il dolore era modulato da altri fattori oltre alla stimolazione della pelle. Un esempio può essere la relazione di Beecher (1959) secondo cui la maggioranza dei soldati americani feriti nello sbarco di Anzio durante la Seconda guerra mondiale "negavano completamente il dolore delle loro gravi ferite o ne provavano talmente poco da non volere alcuna medicazione per alleviarlo" (p. 165). Una spiegazione a questo era che le ferite dei soldati avevano aspetti positivi: permettevano loro di scappare dal pericolo del campo di battaglia verso l'ospedale, luogo sicuro lontano dalla prima linea. Un altro esempio di dolore che sussiste senza alcuna trasmissione dai recettori al cervello è il fenomeno degli arti fantasma, nel quale le persone a cui è stato amputato un arto continuano a sentirlo (**Figura 14.21**). Questa percezione è talmente convincente che notoriamente alcuni amputati hanno cercato di scendere dal letto sulla gamba fantasma o hanno tentato di sollevare una tazza con una mano fantasma. Per molti, l'arto si muove con il corpo, dondolando mentre si cammina. Ma, fatto forse più interessante di tutti, non è raro che gli amputati provino dolore nell'arto fantasma (Jensen & Nikolajsen, 1999; Katz & Gagliese, 1999; Melzack, 1992; Ramachandran & Hirstein, 1998).



Figura 14.21 La parte luminosa del braccio destro rappresenta l'arto fantasma - un'estremità la quale non è fisicamente presente, ma che la persona percepisce come esistente. © Cengage Learning

Un'idea riguardo ciò che può causare dolore nell'arto fantasma è che i segnali sono inviati dal moncone che rimane dopo l'amputazione o dalla parte rimanente dell'arto. Tuttavia, i ricercatori hanno notato che tagliando i nervi che una volta trasmettevano il segnale dall'arto al cervello non si elimina il dolore, e hanno concluso che il dolore non ha origine nella pelle, bensì nel cervello. Esempi come il non percepire dolore da ferite gravi o il percepire dolore quando non ci sono segnali inviati al cervello non possono essere spiegati dal modello del percorso diretto. Questo portò Ronald Melzack e Patrick Wall (1965) a proporre la teoria del cancello.

La teoria del cancello (Gate Control)

La teoria del cancello parte dall'idea che i segnali di dolore entrano nella spina dorsale dal corpo e sono poi trasmessi dalla spina dorsale al cervello. In aggiunta, il modello ipotizza che ci siano dei canali aggiuntivi che influenzano i segnali mandati dalla spina dorsale al cervello. L'idea centrale alla base della teoria è che i segnali provenienti da questi canali aggiuntivi possono agire per aprire o chiudere un cancello, localizzato nella spina dorsale, il quale determina la forza del segnale che parte dalla spina dorsale.

La **figura 14.22** mostra il circuito proposto da Melzack e Wall (1965). Il sistema di controllo del cancello consiste di cellule nel corno dorsale del midollo spinale (**Figura 14.22a**). Tali cellule nel corno dorsale sono rappresentate dai cerchi rossi e verdi nel circuito di controllo del cancello nella **figura 14.22b**. Possiamo capire come funziona questo circuito considerando come l'input al sistema di controllo del cancello avvenga su tre canali:

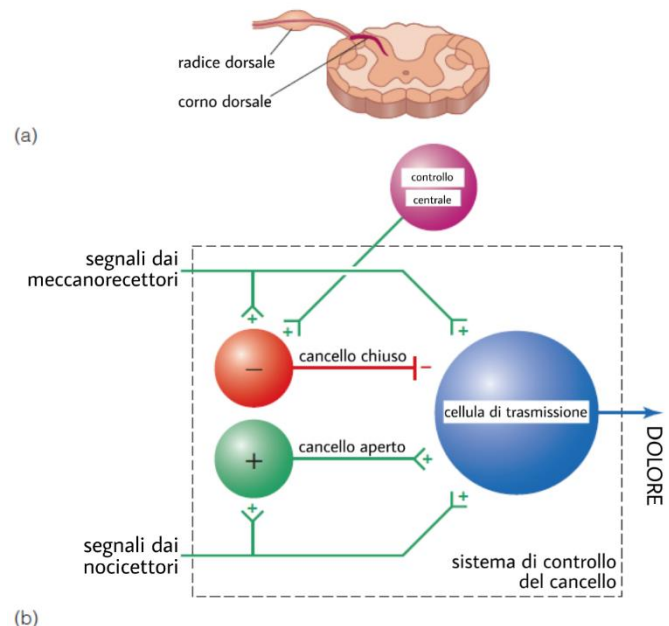


Figura 14.22 (a) Spaccato della spina dorsale che mostra le fibre che entrano attraverso il pavimento dorsale. (b) Il circuito proposto da Melzack e Wall (1965, 1988) per la loro percezione della teoria del cancello. Leggere il testo per maggiori dettagli. © Cengage Learning

- **Nocicettori.** Le fibre dai nocicettori attivano un circuito che consta interamente di sinapsi eccitatorie ed inviano quindi segnali eccitatori alle cellule di trasmissione. I segnali eccitatori dai neuroni (+) nel corno dorsale "aprono il cancello" ed incrementano l'invio delle cellule di trasmissione. L'incremento di attività nelle cellule di trasmissione risulta in un aumento di dolore.
- **Meccanorecettori.** Le fibre dai meccanorecettori trasportano l'informazione riguardante la stimolazione tattile non dolorosa. Un esempio per questo tipo di stimolo sono i segnali inviati nel momento in cui si strofina la pelle. Quando l'attività nei meccanorecettori raggiunge i neuroni (-) nel corno dorsale, i segnali inibitori inviati alle cellule di trasmissione "chiudono il cancello" e diminuiscono l'invio delle cellule di trasmissione. Questa diminuzione risulta in un abbassamento dell'intensità del dolore.
- **Controllo Centrale.** Queste fibre, che contengono informazioni relative a funzioni cognitive quali attesa, attenzione e distrazione, trasportano i segnali dalla corteccia. Come per i meccanorecettori, l'attività che arriva dal cervello "chiude il cancello", diminuisce l'attività delle cellule di trasmissione e diminuisce il dolore.

Dall'introduzione della teoria del cancello nel 1965, i ricercatori hanno definito che i circuiti neurali che controllano il dolore sono molto più complessi di com'erano stati presentati nel primo modello (Perl & Kruger, 1996; Sufka & Price, 2002). Cionondimeno, l'idea proposta dal modello - secondo la quale la percezione del dolore è determinata da un equilibrio tra l'input dai nocicettori nella pelle e attività non nocicettiva dalla pelle e dal cervello - incitò la ricerca che portò una notevole quantità di prove aggiuntive per quanto riguardava l'idea che la percezione del dolore fosse influenzata da qualcosa di più della sola stimolazione della pelle (Fields & Basbaum, 1999; Sufka & Price, 2002; Turk & Flor, 1999; Weissberg, 1999). Ora considereremo alcuni esempi di come la cognizione possa influenzare la percezione del dolore.

Cognizione e dolore

Ricerche moderne hanno dimostrato che il dolore può essere influenzato da ciò che la persona si aspetta, dove la persona indirizza la propria attenzione, il genere di stimoli di distrazione presenti e ipotesi formulate sotto ipnosi (Rainville et al., 1999; Wiech et al., 2008).

Aspettativa È stato condotto uno studio, in un ospedale, nel quale ai pazienti chirurgici veniva detto cosa aspettarsi e veniva data loro l'istruzione di rilassarsi per alleviare il dolore; questi pazienti hanno richiesto meno antidolorifici e sono stati mandati a casa 2.7 giorni prima rispetto ai pazienti a cui non venivano date queste informazioni (Egbert et al., 1964). Degli studi hanno anche dimostrato che una proporzione significativa di pazienti con dolori patologici ricevono sollievo nel prendere un placebo, una pillola che loro pensano contenga dei gli antidolorifici, ma che in realtà non ha alcun principio attivo (Finiss & Benedetti, 2005;

Weisenberg, 1977). Questa diminuzione di dolore da una sostanza che non ha effetto farmacologico è chiamata effetto placebo. La chiave nell'effetto placebo sta nel fatto che il paziente crede che la sostanza sia un'effettiva terapia. Questa convinzione porta il paziente ad aspettarsi una riduzione del dolore e questa riduzione arriva per davvero. Nonostante siano stati proposti diversi meccanismi per spiegare l'effetto placebo, l'aspettativa è una delle determinanti più forti (Colloca & Benedetti, 2005).

Questo effetto dell'aspettativa è stato dimostrato in un altro modo constatando che le droghe hanno un maggiore effetto quando il paziente sa che gli stanno venendo somministrate piuttosto che ne sia ignaro. Martina Amanzio e i collaboratori (2001) hanno dimostrato ciò determinando l'efficacia di quattro antidolorifici ampiamente utilizzati sui pazienti che erano appena stati operati. Il gruppo "aperto" di pazienti ha ricevuto la medicina da un dottore che la preparava accanto al loro letto e che diceva loro che la medicina era un potente analgesico che dovrebbe causare un'immediata diminuzione del dolore. Il gruppo "nascosto" di pazienti riceveva un'iniezione della stessa medicina da una macchina che iniettava automaticamente, senza alcun dottore o infermiere nella stanza. Quindi il gruppo aperto sapeva quando veniva somministrata la medicina, mentre il gruppo nascosto ne era ignaro.

Il risultato di tale esperimento era che la dose di medicina necessaria per ridurre il dolore del 50 per cento era molto più alta nella somministrazione nascosta. Per esempio, circa 108mg di tramadol erano sufficienti nella condizione aperta, invece ne servivano 140 nella condizione nascosta. L'efficacia superiore nel trattamento aperto può essere descritta come "effetto placebo senza placebo", perché l'effetto era causato dall'aspettativa, anche se non era somministrato alcun placebo.

Spostamento dell'attenzione La percezione del dolore può aumentare se l'attenzione è incentrata sul dolore e può diminuire se il dolore viene ignorato o se l'attenzione viene distolta da esso. Esempi dell'effetto dell'attenzione sul dolore furono notati negli anni '60 (Melzack & Wall, 1965). Qui di seguito una recente descrizione di questo effetto, come riportato da uno studente della mia classe:

"Ricordo che avevo circa cinque o sei anni, stavo giocando con la Nintendo quando il mio cane arrivò correndo e scollegò il cavo della console. Quando mi alzai per ricollegare il cavo, inciampai e diedi un colpo sulla fronte al termosifone sotto alla finestra del salotto. Mi rialzai e barcollai fino alla Nintendo, ricollegai il controller nella console senza pensare alla mia piccola caduta. Come ricominciai a giocare, all'improvviso, sentii del liquido scorrere giù dalla mia fronte e quando lo toccai scoprii che era sangue. Mi girai e guardai allo specchio sull'anta dell'armadio, e vidi che c'era uno squarcio sulla mia fronte che perdeva sangue copiosamente. Urlai e il dolore mi colpì tutto d'un tratto. Mia madre corse da me e mi portò all'ospedale per farmi medicare." (Ian Kalinowski).

Il messaggio importante di questa descrizione è che il dolore di Ian arrivò non quando si era ferito, ma quando realizzò che si era ferito. Una conclusione che potremmo trarre da questo esempio è che un modo per ridurre il dolore è quello di distogliere l'attenzione della persona dalla fonte di dolore. Questa tecnica è stata utilizzata negli ospedali sfruttando le tecnologie di realtà virtuale come mezzo per distrarre l'attenzione da uno stimolo doloroso. Consideriamo, ad esempio, il caso di James Pokorny, che subì scottature di terzo grado su oltre il 42% del suo corpo quando il serbatoio di benzina della macchina che stava riparando esplose. Mentre gli cambiavano le fasciature al Centro Scottature dell'Università di Washington, indossò un caschetto nero di plastica con all'interno un monitor di computer sul quale vedeva un colorato mondo virtuale in grafica tridimensionale. In questo mondo, lui si trovava in una cucina virtuale che conteneva un ragno virtuale e riusciva a spingere il ragno nel lavandino così che potesse ucciderlo con un tritarifiuti virtuale (Robbins, 2000). L'obiettivo di questo "gioco" era di ridurre il dolore di Pokorny distogliendo la sua attenzione dalle fasciature al mondo della realtà virtuale. Pokorny riferì che "ti concentri su cose diverse anziché sul tuo dolore. Il livello del dolore è sceso considerevolmente". Studi con altri pazienti indicano che i pazienti con scottature che usano questa tecnica di realtà virtuale provano molto meno dolore quando le fasciature vengono cambiate, rispetto ai pazienti in un gruppo di controllo, che dovevano distrarsi giocando ad un videogioco (Hoffman et al., 2000) o che non venivano distratti affatto (Hoffman et al., 2008; vedere anche Buhle et al., 2012).

Contenuto della distrazione emotiva L'esperimento di Minet deWied e Marinis Verbaten (2001) mostra come il contenuto di materiali che distraggono, può influenzare la percezione del dolore. Lo stimolo che hanno usato erano delle immagini precedentemente classificate come positive (immagini di sport e donne attraenti), neutre (oggetti domestici, natura e persone), o negative (vittime di incendi e incidenti). I soggetti maschi guardavano l'immagine mentre una delle mani era immersa in acqua fredda. Gli è stato detto di tenere la mano immersa il più tempo possibile ma di toglierla quando iniziava a far male. I risultati indicavano che i soggetti che stavano guardando le immagini positive hanno tenuto le mani immerse per una media di 120 secondi, ma i soggetti negli altri gruppi hanno tolto la mano più rapidamente (80 secondi per le immagini neutre; 70 secondi per le immagini negative). Grazie alle valutazioni dei soggetti dell'intensità del dolore, fatte immediatamente dopo aver tolto le mani dall'acqua, che erano le stesse per i tre gruppi, deWied e Verbaten conclusero che il contenuto delle immagini influenza il tempo che passa per raggiungere lo stesso livello di dolore nei tre gruppi. In un altro esperimento, Jaimie Rhuddy e collaboratori (2005) trovarono che i soggetti davano valutazioni al dolore, causato da una scossa elettrica, più basse quando stavano guardando un'immagine piacevole, rispetto a quando guardavano immagini spiacevoli. Da questi risultati conclusero che le emozioni positive o negative possono influenzare l'esperienza del dolore.

Suggerzioni ipnotiche Le esperienze di dolore possono essere indotte da suggestioni ipnotiche (Barber and Hahn, 1964; Dudley et al., 1966; Whalley e Oakley, 2003). Stuart Derbyshire e collaboratori (2004) fecero un esperimento nel quale hanno attaccato uno stimolatore termico al polso della mano di un soggetto. Nella condizione di dolore indotto fisicamente (IF), gli impulsi di calore venivano inviati attraverso lo stimolatore. Nella condizione di dolore indotto con l'ipnosi (II), i soggetti ricevevano delle indicazioni che il calore era presentato attraverso lo stimolatore (che era inattivo attualmente durante questa condizione). In un gruppo di controllo, ai soggetti ipnotizzati viene detto che lo stimolatore era stato spento (la quale era un'affermazione corretta) e che avrebbero dovuto immaginare che il calore stava aumentando nello stimolatore. I soggetti in tutte e tre le condizioni valutavano la loro esperienza dolorosa su una scala da 0 (per niente dolore) a 10 (dolore estremo). La media delle valutazioni del dolore era di 5,7 nella condizione di IF e 2,8 nella condizione di II. Alcuni soggetti nella condizione di controllo ("immaginare") hanno riportato una sensazione di calore, ma nessuno ha riportato una sensazione di dolore. Questi risultati confermano le precedenti ricerche che dimostravano che il dolore può essere indotto ipnoticamente. Ma Derbyshire andò oltre il semplice chiedere alle persone di valutare il dolore prodotto fisicamente o ipnoticamente; usando la (RMF) per misurare l'attivazione del cervello dei suoi soggetti mentre stavano facendo le loro stime del dolore. La **figura 14.23** mostra le aree attivate nella condizione di IF (**Figura 14.23a**) e nella condizione II (figura 14.23b e 14.23c). Da notare che c'è una somiglianza sostanziale tra i modelli IF e II, con una corrispondenza nel talamo, corteccia cingolata anteriore, insula, corteccia parietale e corteccia prefrontale. Comparando i due modelli di II mostra che l'attivazione era più estesa per i soggetti che riportavano più dolore (**Figura 14.23b**) dei soggetti che hanno riportato un livello di dolore più basso (**Figura 14.23c**). (Per ulteriori dimostrazioni di come la suggestione ipnotica influenzi la percezione del dolore e l'attività cerebrale, vedi anche Raj et al., 2005, 2009.)

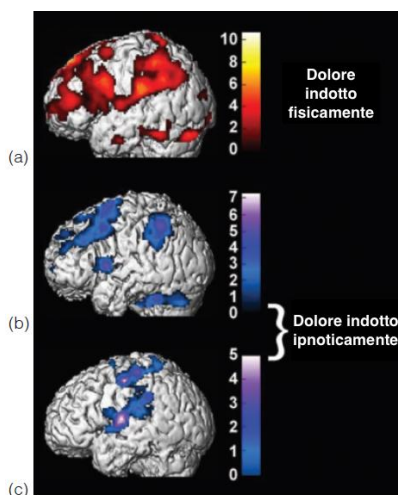


Figura 14.23 Attivazione del cervello per soggetti individuali nell'esperimento di Derbyshire et al (2004). (a)Attivazione del dolore indotto fisicamente. (b)Attivazione per i soggetti che hanno sperimentato il livello più alto di dolore indotto psicologicamente. (c)Attivazione per i soggetti che hanno sperimentato il livello più basso di dolore indotto con l'ipnosi. From Derbyshire, S. W. G., Whalley, M. G., Stenger, V. A. & Oakley, D. A. (2004). Cerebral activation during hypnotically induced and imagined pain. *Neuroimage*, 23, 392–401. Reprinted with permission from Elsevier.

La relazione tra l'attivazione cerebrale e l'esperienza di dolore e la coincidenza tra le condizioni di dolore indotto fisicamente e ipnoticamente, supportano l'idea che il dolore possa presentarsi senza l'attivazione dei recettori della pelle. La dimostrazione di una connessione tra la percezione del dolore e l'attività cerebrale ci guida verso la nostra prossima sezione, nella quale cerchiamo più prove dei collegamenti tra l'attività cerebrale e la percezione.

Il cervello e il dolore

Un gran numero di studi di ricerca supportano l'idea che la percezione del dolore è accompagnata da attività largamente distribuite per tutto il cervello. **Figura 14.24** mostra alcune strutture attivate dal dolore. Loro includono strutture sottocorticali, come l'ipotalamo, l'amigdala, e il talamo e le aree nella corteccia, inclusa la corteccia somatosensoriale (s1), la corteccia cingolata anteriore (cca), la corteccia prefrontale (cpf) e l'insula (un'area della corteccia cerebrale non visibile dalla superficie che è situata tra il lobo frontale e temporale) (chapman 1995; derbyshire et al,1997; prince 2000; rainville,2002). Tutte le regioni del cervello che sono coinvolte nella percezione del dolore, prese insieme, sono state chiamate la matrice del dolore. Anche se il dolore è associato con il modello complessivo dell'accensione nella matrice del dolore, c'è anche una prova che alcune aree nella matrice sono responsabili di componenti specifiche dell'esperienza del dolore.

Rappresentazione delle componenti affettive e sensoriali del dolore La definizione del dolore a pagina 351 attesta che il dolore è "una spiacevole esperienza sensoriale ed emotiva".

Questo riferimento a entrambe le esperienze sensoriale ed emotiva, riflettono la **natura multimodale del dolore**, la quale è illustrata da come le persone descrivono il dolore. Quando le persone descrivono il loro dolore con parole come pulsante, spinoso, caldo o lieve, sono riferite alla **componente sensoriale**

del dolore. Quando usano parole come straziante, noiosa, spaventosa o disgustosa, sono riferite alla **componente affettiva (o emotiva) del dolore** (melzack,1999).

Dimostra che queste due componenti del dolore sono attuate da aree differenti del cervello stabilite da un esperimento di r.k. Hofbauer e collaboratori (2001), nel quale ai partecipanti venivano presentati degli stimoli potenzialmente dolorosi e gli veniva chiesto di valutare (1) l'intensità soggettiva del dolore (la componente sensoriale del dolore) e (2) la non piacevolezza del dolore (la componente affettiva del dolore). Hofbauer e collaboratori misurarono l'attività cerebrale usando la pet, mentre i partecipanti rispondevano al dolore, indotto immergendo le loro mani in acqua calda. Quello che rende questo esperimento particolarmente interessante è che hofbauer e collaboratori non hanno solo chiesto ai loro partecipanti di valutare entrambe le componenti affettiva e sensoriale del loro dolore, ma hanno

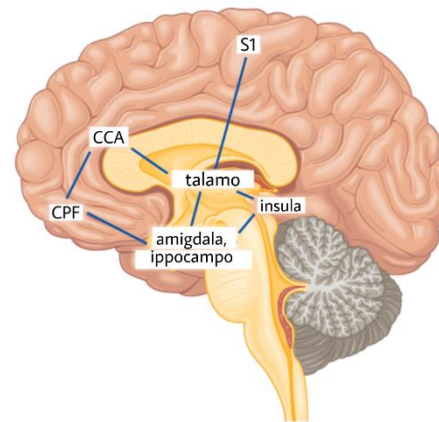


Figura 14.24 La percezione del dolore è accompagnata dall'attivazione di un numero di aree differenti del cervello. Tutte queste aree, prese insieme, sono chiamate la matrice del dolore. Alcune strutture della matrice del dolore sono mostrate qui cca e la corteccia cingolata anteriore; cpf è la corteccia prefrontale; s1 è la corteccia somatosensoriale. Le posizioni delle strutture sono approssimative, con alcune, come l'amigdala, l'ipotalamo e l'insula, localizzate in profondità entro la corteccia e gli altri, come s1 e cpf, localizzati sulla superficie. Le linee indicano le connessioni tra le strutture. © Cengage Learning

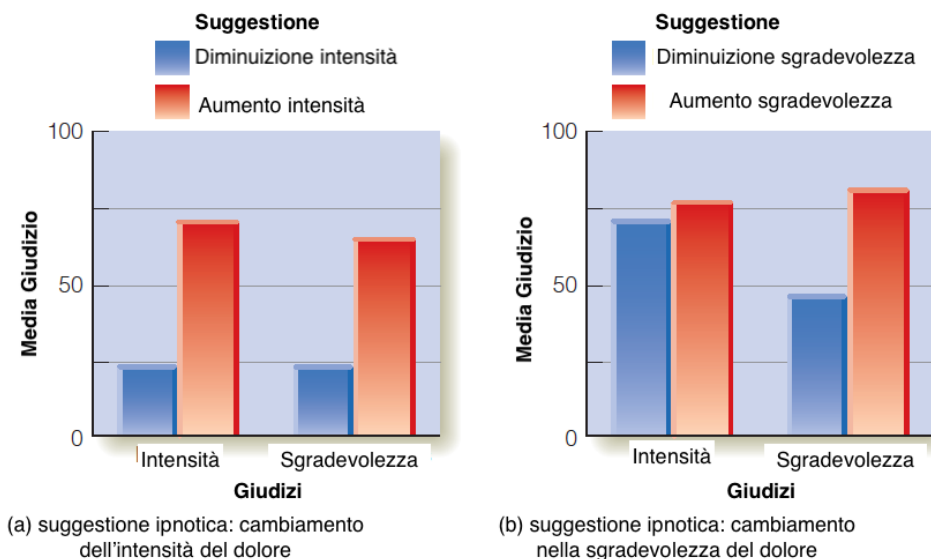


Figura 14.25 I risultati dell'esperimento di hofbauer et al (2001). Valutazioni dei partecipanti dell'intensità e la spiacevolezza del dolore indotto con l'ipnosi. (a) risultati della suggestione ipnotica per aumentare o diminuire l'intensità del dolore. (b) risultati della suggestione per aumentare o diminuire la non piacevolezza del dolore. © Cengage Learning

anche usato suggestioni ipnotiche per diminuire o aumentare ognuna di queste componenti. La **Figura 14.25a** mostra che presentando suggestioni per aumentare o diminuire l'intensità soggettiva (componente sensoriale) cambiano le valutazioni dei partecipanti dell'intensità soggettiva (coppia di colonne a sinistra) e la non piacevolezza (coppia di colonne a destra). Questi cambiamenti sono accompagnati da modifiche nell'attività nell's1, la prima area somatosensoriale recettiva. La **Figura 14.25b** mostra che presentando suggestioni per aumentare o diminuire la non piacevolezza (componente affettiva) del dolore non influenza le valutazioni dell'intensità soggettiva (colonne a sinistra) ma influenza le valutazioni di non piacevolezza (colonne a destra). Questi cambiamenti sono accompagnati da modifiche nell'attività nella corteccia cingolata anteriore (cca) ma non nella s1. Da questi risultati, Hofbauer concluse che la cca è importante per determinare la componente affettiva della non piacevolezza e che essa può cambiare anche se l'intensità del dolore rimane la stessa. Molti altri esperimenti hanno confermato l'importanza della cca nel determinare la componente affettiva del dolore (rainville, 2002).

Sostanze nel cervello Un altro importante sviluppo nella nostra comprensione della relazione tra l'attività del cervello e la percezione è la scoperta di un legame tra sostanze chiamate oppioidi e la percezione del dolore. Questo può essere ritrovato nella ricerca che iniziò nel 1970 sugli **oppiacei**, come oppio ed eroina, i quali venivano usati sin dall'inizio della storia registrata per ridurre il dolore e indurre sensazioni di euforia.

Dal 1970, i ricercatori scoprirono che gli oppiacei agiscono sui recettori del cervello che rispondono a stimolazioni di molecole con strutture specifiche. L'importanza della struttura della molecola per eccitare questi "recettori oppioidi" spiega perché iniettando una droga chiamata naloxone in una persona che è in overdose di eroina può immediatamente far rivivere la vittima. Perché la struttura del **naloxone** è simile a quella dell'eroina, blocca l'azione dell'eroina attaccando sé stesso ai siti dei recettori di solito occupati dall'eroina. (**Figura 14.26a**).

Perché ci sono dei siti recettivi oppiacei nel cervello? Dopo tutto, sicuramente erano presenti da molto prima che le persone iniziassero a prendere eroina. I ricercatori conclusero che ci devono essere sostanze naturali occorrenti nel corpo che funzionano in questi siti, e nel 1975 viene scoperto che i neurotrasmettitori agiscono sugli stessi recettori che vengono attivati dall'oppio e dall'eroina. Un gruppo di questi trasmettitori è chiamato **endorfina**, per endogeno (naturalmente occorrenti) morfina.

Dalla scoperta dell'endorfina, i ricercatori hanno accumulato un gran numero di prove che collegano l'endorfina alla riduzione del dolore. Per esempio, il dolore può essere diminuito dalla stimolazione dei siti nel cervello che rilasciano endorfine (**Figura 14.26b**), e il dolore può essere aumentato iniettando il naloxone, che blocca le endorfine dal raggiungere il proprio sito recettivo (**Figura 14.26c**).

Nella dipendenza per diminuire l'effetto analgesico delle endorfine, il naloxone diminuisce anche l'effetto analgesico del placebo (vedi pagina 353). Questa scoperta, anche con altre prove, porta alla conclusione che l'effetto della riduzione del

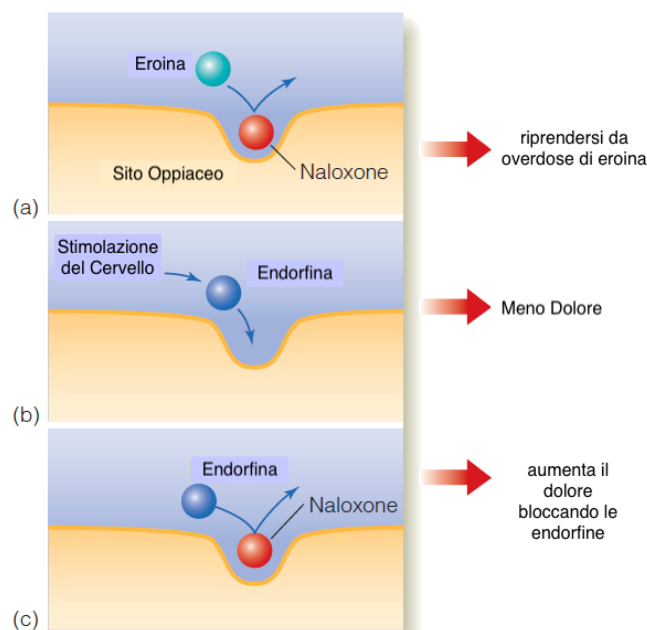


Figura 14.26(a) Naloxone, che ha una struttura simile all'eroina, riduce l'effetto dell'eroina occupando un sito recettivo normalmente stimolato dall'eroina. (b) siti stimolanti nel cervello che causano il rilascio di endorfine può ridurre il dolore stimolando i siti dei recettori oppiacei. (c) il naloxone diminuisce la riduzione del dolore causata dalle endorfine tenendo lontane dal raggiungere i siti recettivi. © Cengage Learning

dolore del placebo accade perché il placebo causa il rilascio di endorfine. Come viene prodotto, ci sono alcune situazioni nelle quali l'effetto del placebo può accadere senza il rilascio di endorfine, ma noi ci focalizzeremo sull'effetto del placebo sull'endorfina considerando la seguente domanda, fatta da benedetti e collaboratori (1999): dove vengono rilasciate le endorfine placebo-relative nel sistema nervoso?

Benedetti temeva che se l'aspettativa causata dal placebo scatenava il rilascio di endorfine attraverso il cervello, perciò creando un effetto placebo per l'intero corpo, o se l'aspettativa causata dal rilascio di endorfine solo in luoghi specifici del corpo. Per rispondere a questa domanda benedetti somministrò ai soggetti la sostanza capsaicina solo sottopelle, in quattro parti del corpo: la mano sinistra, quella destra, il piede sinistro e quello destro. La capsaicina, che è la componente attiva del peperoncino, causa una sensazione di bruciore dove era stata iniettata.

Un gruppo di soggetti valutò il dolore in tutte le parti del corpo ogni minuto per 15 minuti dopo l'iniezione.

Figura 14.27a, la quale mostra le valutazioni iniziali per ciascun luogo, indica che i soggetti in questo gruppo hanno riportato dolore in tutti i luoghi. Un altro gruppo di soggetti ha ricevuto anche l'iniezione, ma prima delle iniezioni, lo sperimentatore slammò una crema su uno o due luoghi e disse ai soggetti che la crema era un potente anestetico locale che avrebbe

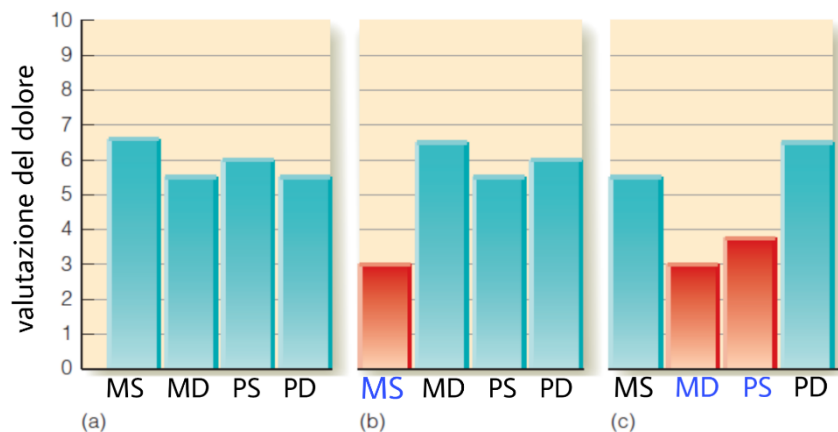


Figura 14.27 I risultati dell'esperimento di benedetti et al (1999). (a) valutazioni del dolore, su una scala da 0 (niente dolore) a 10 (dolore estremo), per il dolore nella mano sinistra (ms), quella destra (md), il piede sinistro (ps) e quello destro (pd). Queste valutazioni sono di quando nessuna crema al placebo veniva applicata. (b) crema al placebo applicata sulla mano sinistra. (c) crema al placebo applicata sulla mano destra e il piede sinistro. © Cengage Learning

attenuato la sensazione di bruciore della capsaicina. La crema era un trattamento al placebo; non ha ingredienti che riducono il dolore.

Figura 14.27b mostra la valutazione iniziale del dolore per un soggetto che ha ricevuto la crema sulla mano sinistra, e la **figura 14.27c** mostra il risultato per un soggetto che ha ricevuto la crema sulla mano destra e il piede sinistro. L'effetto per entrambi questi soggetti è impressionante perché l'effetto placebo si attua solo dove la crema viene applicata. Per dimostrare che questo effetto placebo era associato con le endorfine, benedetti mostrò che l'iniezione di naloxone annullava l'effetto placebo.

Cosa significa questo, in accordo con benedetti, è che quando i soggetti direzionano la loro attenzione verso luoghi specifici dove loro si aspettano che il dolore venga ridotto, le vie sono attivate, le quali rilasciano endorfine in luoghi specifici. Il meccanismo dietro all'analgesia dell'endorfina-relativa è perciò molto più sofisticata di un semplice rilascio di una sostanza nell'apparato circolatorio. La mente, che partecipa, non può solo ridurre il dolore con il rilascio di sostanze, può letteralmente direzionare queste sostanze verso i luoghi dove il dolore potrebbe essere attivato. Ricerche come questa, la quale collega l'effetto placebo alle endorfine, forniscono una base psicologica per quello che è stato descritto precedentemente in termini completamente psicologici.

QUALCOSA DA CONSIDERARE:

L'effetto di osservare il contatto e il dolore negli altri

Come vi sentite quando vedete qualcuno che soffre? Provate un po' di dolore? O qualche altra emozione? Un senso di empatia nei confronti di quella persona? O vi girate dall'altra parte perché vedere qualcuno che sta male può essere doloroso? Possiamo porci una domanda simile vedendo qualcuno che viene toccato. Nonostante il tocco possa essere piacevole, alcune volte può essere minaccioso. Considerate, ad esempio, come potreste sentirvi guardando la scena di un film di James Bond in cui una

tarantola cammina sul suo petto. Una reazione potrebbe essere quella di tremare "come se un ragno camminasse sopra il tuo petto" (Keyzers et al., 2004, p.335). Reagire all'osservazione delle azioni di un'altra persona è qualcosa che abbiamo già considerato nel Capitolo 7, quando abbiamo descritto i neuroni specchio nella corteccia premotoria della scimmia, che si accende sia quando la scimmia vede qualcun altro afferrare un oggetto, come ad esempio il cibo, *sia* quando è la scimmia stessa ad afferrare il cibo.

Una ricerca condotta sul sistema somatosensoriale ha dimostrato l'esistenza di fenomeni simili sia per il contatto che per il dolore. Guardare qualcun altro mentre viene toccato o mentre soffre, attiva delle aree nella corteccia somatosensoriale dell'osservatore che si attiverebbero nella corteccia somatosensoriale della persona che viene effettivamente toccata o che sta male. Per esempio, Christian Keyzers e collaboratori (2004) usarono la Risonanza Magnetica Funzionale (fMRI) per misurare la risposta della corteccia somatosensoriale quando i soggetti venivano toccati sulla gamba e quando i soggetti vedevano dei filmati di altre persone o oggetti che venivano toccati.

Senza alcuna sorpresa, colpire la gamba del soggetto aveva attivato le due maggiori aree sensomotorie: S1 e S2. Il risultato interessante è quello che si verificava quando i soggetti guardavano filmati che mostravano il contatto. La **Figura 14.28a** mostra la risposta nell'area S2 che si manifestava quando il soggetto guardava il filmato di controllo di una sonda che non toccava la gamba di una persona (barra blu sulla destra) e quando il soggetto guardava il filmato sperimentale di una sonda che toccava la gamba (barra rossa sulla destra). In questa condizione la percezione del tocco incrementava l'attività di S2.

La **Figura 14.28b** mostra che lo stesso risultato si verificava quando un oggetto -due raccoglitori bianchi- veniva usato come sostituto della gamba della persona. Di conseguenza, percepire sia che un'altra persona venisse toccata sia che un oggetto venisse toccato aumentava l'attività in S2. Infine, la **Figura 14.28c** mostra che questo risultato non si verificava quando i soggetti vedevano due filmati di un'ala di un aereo, anche se l'ala passava sopra un territorio nella condizione sperimentale. Questo dimostra che è il contatto ad essere importante, non lo schema della simulazione visiva. Keyzers e collaboratori da questo risultato ne concludono che il cervello trasforma lo stimolo visivo del tocco in

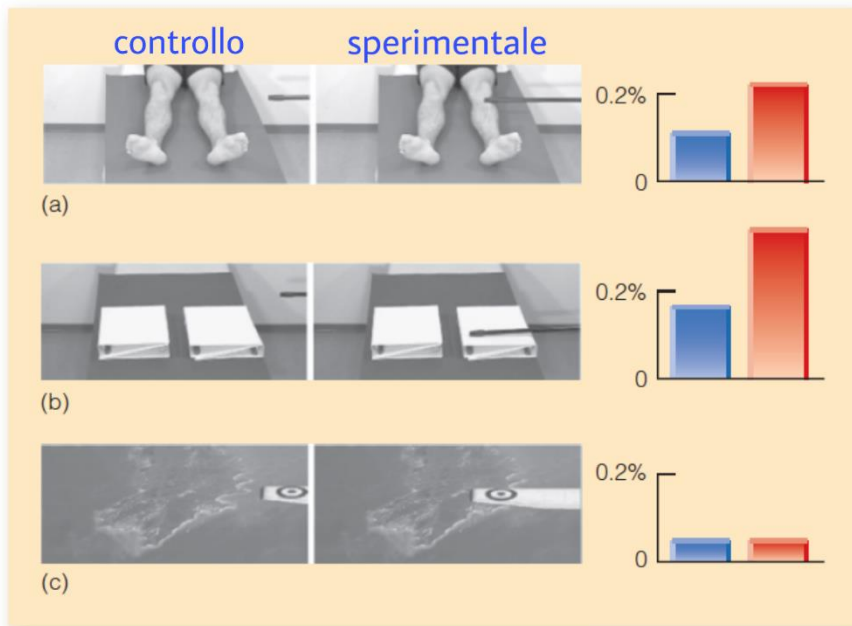


Figura 14.28 Stimoli per l'esperimento di Keysers et al. (2004). Le immagini sono fotogrammi di filmati di controllo e di filmati sperimentali osservati dai soggetti. (a) Non toccare (controllo) e toccare (sperimentale) le gambe; (b) non toccare e toccare l'oggetto; (c) ala dell'aeroplano che attraversa la terra; niente tocco. Le barre blu sono le risposte di S2 ai filmati di controllo. Le barre rosse sono le risposte ai filmati sperimentali. Adapted from Keysers, C., Wicker, B., Gazzola, V., Anton, J.-L., Fogassi, L., & Gallese, V. (2004). A touching sight: SII/PV activation during the observation and experience of touch. *Neuron*, 42, 335–346.

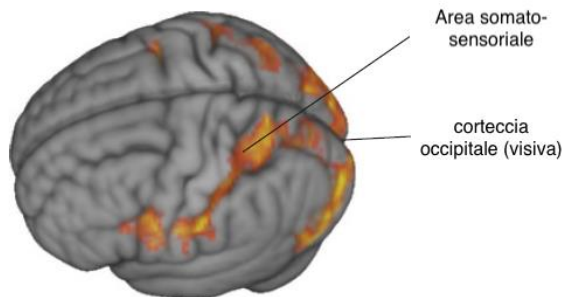


Figura 14.29 Attivazione del cervello misurata da Meyer et al. (2011) causata dall'osservare filmati di mani di una persona che tastano oggetti. Sono attivate sia l'area visiva sia quella somatosensoriale. From Meyer, K., Kaplan, J. T., Essex, R., Damasio, H., & Damasio, A. (2011). Seeing touch is correlated with content-specific activity in primary somatosensory cortex. *Cerebral Cortex*, 21, 2113–2121.

un'attivazione delle aree del cervello coinvolte nella nostra stessa esperienza di essere toccati (vedi anche Keysers et al., 2010).

Kaspar Meyer e collaboratori (2011) ottennero un risultato simile quando i soggetti guardavano filmati delle mani di altre persone che esploravano tattilmente oggetti comuni come un paio di chiavi, una palla da tennis, e foglie di una pianta. La **Figura 14.29** mostra l'incremento nell'attivazione del cervello causato dall'osservazione dei filmati che ritraggono contatto solo guardando una croce di fissazione. Le aree in rosso mostrano che l'attivazione si verifica sia nella corteccia visiva sia nelle aree somatosensoriali associate al tocco.

Fino adesso abbiamo descritto come le aree somatosensoriali del cervello sono attivate guardando del contatto. Ma che cos'è che l'osservatore sta provando? Non tutti i soggetti sentono il contatto mentre guardano qualcuno che viene toccato, ma alcuni lo sentono. Sarah-Jayne Blakemore e

collaboratori (2005) parlano di una persona con **sinestesia**, una condizione in cui la stimolazione di una modalità (ad esempio la visione) ha come effetto l'esperienza in un'altra modalità (ad esempio il tatto). Quando questa persona ne osserva un'altra che viene toccata, lui o lei sente il tocco nello stesso punto del suo corpo.

Ma riguardo alle persone che non provano sinestesia? Quando Jody Osborn e Stuart Derbyshire (2010) mostrarono ai soggetti immagini e filmati che ritraevano persone che provavano dolore, come ad esempio la mano di una persona che riceveva un'iniezione, una tuffatrice che batteva la testa su un trampolino e un calciatore che si rompeva la gamba, e chiesero loro di indicare se sentissero dolore o qualche altra sensazione, 31 su 108 soggetti ammisero di sentire dolore come risposta ad almeno una delle immagini. Tutti i soggetti raccontarono che il dolore era provato nella stessa parte del corpo del danno raffigurato.

Potreste chiedervi quanto accurati fossero i resoconti dei soggetti in questo esperimento; dopo tutto, non abbiamo modo di sapere cosa stessero veramente provando. Nonostante ciò, quando Osborn e Derbyshire registrarono l'attività del cervello usando la fMRI, osservarono un'attività più elevata in S2 (che è associata con la componente sensoriale del dolore) e l'Insula (che è associata con la componente affettiva del dolore) in confronto a soggetti che non riportavano di aver provato alcun dolore dalle immagini osservate. Pertanto, la natura multimodale del dolore – sia sensoriale che affettiva – si rispecchia nella risposta del cervello nel guardare il dolore di un'altra persona.

Questi e altri studi hanno portato alcuni ricercatori a suggerire che la nostra risposta nel guardare gli altri provare dolore riflette la nostra empatia per l'esperienza negativa dell'altra persona. Tania Singer e collaboratori (2004) hanno dimostrato ciò portando delle coppie nel laboratorio e dando alla donna, la cui attività cerebrale era misurata da uno scanner fMRI, scosse elettriche o facendole guardare il suo partner che riceveva delle

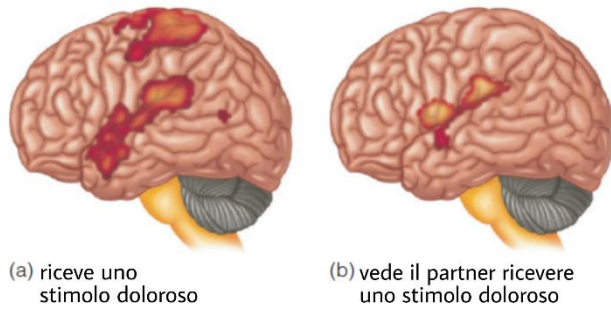


Figura 14.30 Singer e collaboratori (2004) usarono la Risonanza Magnetica Funzionale (fMRI) per determinare le aree del cervello attivate dal (a) ricevere una stimolazione dolorosa e (b) guardare un'altra persona ricevere una stimolazione dolorosa. Singer suggerisce che l'attivazione in (b) è correlata con l'empatia nei confronti dell'altra persona. L'empatia non aveva attivato la corteccia somatosensoriale ma aveva attivato altre aree che si attivano col dolore, come ad esempio l'Insula (situata tra il lobo parietale e il lobo temporale) e la Corteccia Cingolata Anteriore (vedi Figura 14.25). Adapted from Holden, C. (2004). Imaging studies show how brain thinks about pain. *Science*, 303, 1121. Reprinted by permission of Tania Singer.

scariche. I risultati, mostrati nella **Figura 14.30**, dimostrano che un numero di aree del cervello si attivavano quando la donna riceveva le scosse elettriche (**Figura 14.30a**), e che alcune di quelle aree si attivavano quando guardava il partner ricevere scariche (**Figura 14.30b**).

Per dimostrare che l'attività del cervello causata dal guardare il proprio partner era connessa con l'empatia, Singer fece compilare alle donne delle "scale di empatia" progettate per misurare la loro tendenza a empatizzare con gli altri. Come previsto, le donne con dei punteggi di empatia alti mostravano un'elevata attivazione della loro Corteccia Cingolata Anteriore (ACC). Di conseguenza, nonostante il dolore associato con il vedere qualcun altro provare dolore potrebbe essere causato da una stimolazione molto diversa dal dolore fisico, questi due tipi di dolore apparentemente condividono alcuni meccanismi fisiologici. (Vedi anche Avenanti et al., 2005; Lamm et al., 2007).

TEST YOURSELF 14.2

1. What processes are involved in identifying objects by haptic exploration?
2. What are some of the physiological processes involved in recognizing objects by touch?
3. Describe the three types of pain.
4. What is the direct pathway model of pain? What evidence led researchers to question this model of pain perception?
5. What is the gate control model? Be sure you understand the roles of the nociceptors, mechanoreceptors, and central control.
6. Give examples for the following situations, which illustrate how pain is influenced by cognition and experience: expectation, shifting attention, and content of emotional distraction.
7. What is the pain matrix?
8. What does it mean to say that pain is multimodal? Describe the hypnosis experiments that identified areas involved in the sensory component of pain and the emotional component of pain.
9. Describe the role of chemicals in the perception of pain. Be sure you understand how endorphins and naloxone interact at receptor sites, and a possible mechanism that explains why pain is reduced by placebos.
10. Describe the Benedetti et al. (1999) experiment. How did this experiment demonstrate that the placebo's effect can operate on local parts of the body?
11. Describe the following experiments that considered how observers are affected by watching someone being touched or experiencing pain: Keyser et al. (2004); Meyer et al. (2011); Blakemore et al. (2005); Osborn and Derbyshire (2010); Singer et al. (2004).

THINK ABOUT IT

1. One of the themes in this book is that it is possible to use the results of psychophysical experiments to suggest the operation of physiological mechanisms or to link physiological mechanisms to perception. Cite an example of how psychophysics has been used in this way for each of the senses we have considered so far—vision, hearing, and the cutaneous senses.
2. Some people report situations in which they were injured but didn't feel any pain until they became aware of their injury. How would you explain this kind of situation in terms of top-down and bottom-up processing?

How could you relate this situation to the studies we have discussed? (p. 353)

3. Even though the senses of vision and cutaneous perception are different in many ways, there are a number of parallels between them. Cite examples of parallels between vision and cutaneous sensations (touch and pain) for the following: "tuned" receptors, mechanisms of detail perception, receptive fields, plasticity (how changing the environment influences properties of the system), and top-down processing. Also, can you think of situations in which vision and touch interact with one another?

KEY TERMS

Active touch (p. 348)	Medial lemniscal pathway (p. 339)	Ruffini cylinder (SA2) (p. 339)
Affective (or emotional) component of pain (p. 355)	Meissner corpuscle (RA1) (p. 339)	Secondary somatosensory cortex (S2) (p. 341)
Cutaneous senses (p. 338)	Merkel receptor (SA1) (p. 339)	Sensory component of pain (p. 355)
Dermis (p. 338)	Multimodal nature of pain (p. 355)	Slowly adapting (SA) receptor (p. 339)
Direct pathway model of pain (p. 352)	Naloxone (p. 356)	Somatosensory receiving area (S1) (p. 341)
Duplex theory of texture perception (p. 347)	Neuropathic pain (p. 351)	Somatosensory system (p. 338)
Endorphin (p. 356)	Nociceptive pain (p. 351)	Spatial cue (p. 346)
Epidermis (p. 338)	Nociceptor (p. 351)	Spinothalamic pathway (p. 339)
Exploratory procedures (EPs) (p. 349)	Opioid (p. 356)	Surface texture (p. 346)
Gate control model (p. 352)	Pacian corpuscle (RA2 or PC) (p. 339)	Synesthesia (p. 358)
Grating acuity (p. 343)	Pain matrix (p. 355)	Tactile acuity (p. 343)
Haptic perception (p. 348)	Passive touch (p. 348)	Temporal cue (p. 346)
Homunculus (p. 341)	Phantom limb (p. 352)	Transmission cell (p. 353)
Inflammatory pain (p. 351)	Placebo (p. 353)	Two-point threshold (p. 343)
Kinesthesia (p. 338)	Placebo effect (p. 353)	Ventrolateral nucleus (p. 340)
Mechanoreceptor (p. 338)	Proprioception (p. 338)	
	Rapidly adapting (RA) receptor (p. 339)	

MEDIA RESOURCES

CourseMate

Go to CengageBrain.com to access Psychology CourseMate, where you will find the Virtual Labs plus an interactive eBook, flashcards, quizzes, videos, and more.

Virtual Labs

The Virtual Labs are designed to help you get the most out of this course. The Virtual Lab icons direct you to specific media demonstrations and experiments designed to help you visualize what you are reading about. The numbers below indicate the number of the Virtual Lab you can access through Psychology CourseMate.

14.1 Anatomy of the Skin (p. 338)

Illustrates the skin, with drag-and-drop terms to test your knowledge of the locations of basic skin structures.

14.2 Gate Control System (p. 353)

How different types of stimulation are processed by the gate control system.

14.3 Reducing Pain in the Doctor's Office (p. 354)

Describes research on the effects of distraction and other factors on pain in children visiting the doctor.