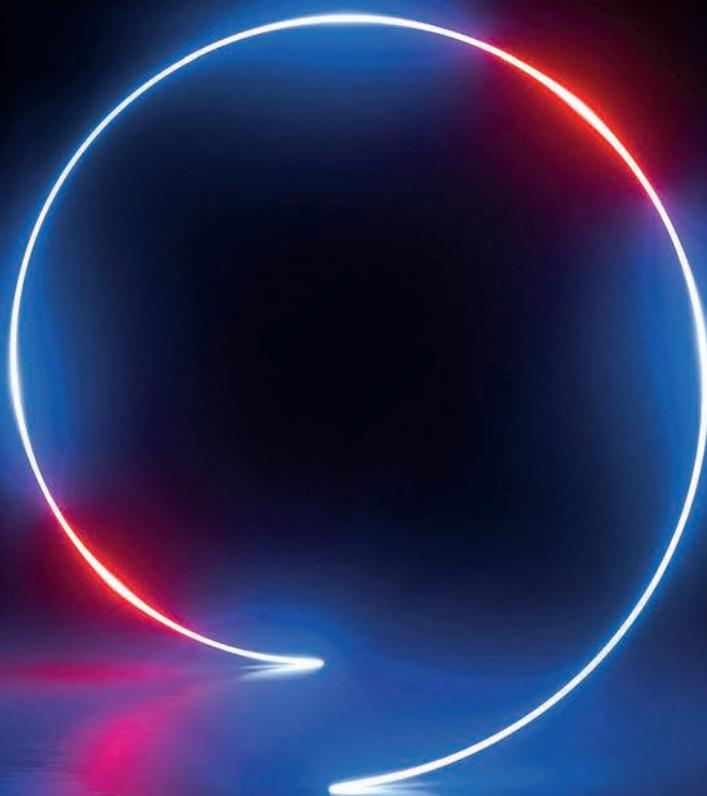


Jeremy M. Wolfe Keith R. Kluender  
Dennis M. Levi Linda M. Bartoshuk  
Rachel S. Herz Roberta L. Klatzky  
Daniel M. Merfeld

# Sensazione & Percezione

Seconda edizione italiana condotta sulla sesta edizione inglese

A cura di Roberto Burro e Alberto Zani



**NEUROSCIENZE** **ZANICHELLI**

Jeremy M. Wolfe Keith R. Kluender  
Dennis M. Levi Linda M. Bartoshuk  
Rachel S. Herz Roberta L. Klatzky  
Daniel M. Merfeld

# Sensazione & Percezione

Seconda edizione italiana condotta sulla sesta edizione inglese

A cura di Roberto Burro e Alberto Zani

## Se vuoi accedere alle risorse online riservate

1. Vai su **my.zanichelli.it**
2. Clicca su *Registrati*.
3. Scegli *Studente*.
4. Segui i passaggi richiesti per la registrazione.
5. Riceverai un'email: clicca sul link per completare la registrazione.
6. Cerca il tuo codice di attivazione stampato in verticale sul bollino argentato in questa pagina.
7. Inseriscilo nella tua area personale su **my.zanichelli.it**

Se sei già registrato, per accedere ai contenuti riservati ti serve solo il codice di attivazione.



# INDICE GENERALE

## PREFAZIONE

1	■ La rigenerazione del fotopigmento	38
	■ La doppia retina	38
	■ I circuiti neurali	39



## Introduzione

<b>1.1</b>	<b>Sensazione e percezione: benvenuti nel nostro mondo</b>	<b>2</b>
<b>1.2</b>	<b>Le soglie sensoriali e l'alba della psicofisica</b>	<b>4</b>
	■ Metodi psicofisici	7
	■ Metodi di scaling	8
	■ La teoria della detezione del segnale	10
<b>1.3</b>	<b>Neuroscienze sensoriali e biologia della percezione</b>	<b>13</b>
	■ Nervi ed energie nervose specifiche	14
	■ Connessioni neuronali	16
	■ La scarica neuronale: il potenziale d'azione	18
	■ Neuroimmagini	19
<b>1.4</b>	<b>La modellizzazione come metodo: matematica e calcolo</b>	<b>23</b>
	■ Modelli computazionali: probabilità, statistica e reti	23
	■ Apprendimento profondo (deep learning)	24
<b>SINTESI</b>		<b>25</b>

## Capitolo 2 Le prime tappe della visione: dalla luce ai segnali neurali

<b>2.1</b>	<b>Qualche accenno alla fisica della luce</b>	<b>26</b>
<b>2.2</b>	<b>Occhi che catturano la luce</b>	<b>28</b>
	■ La messa a fuoco della luce sulla retina	30
	■ La retina	33
	■ Ciò che vede il medico	33
	■ Geografia e funzione retinica	35
<b>2.3</b>	<b>L'adattamento al buio e alla luce</b>	<b>37</b>
	■ La grandezza della pupilla	38

## **2.4** L'elaborazione dell'informazione nella retina **39**

	■ La trasduzione della luce da parte dei coni e dei bastoncelli	39
--	---	----

### *Sensazione e percezione nella vita quotidiana*

Quando una buona retina si ammala	40
■ L'inibizione laterale nelle cellule orizzontali e nelle cellule amacrine	42
■ Convergenza e divergenza dell'informazione tramite le cellule bipolari	42
■ La comunicazione delle informazioni al cervello tramite le cellule gangliari	43

## **SINTESI** **47**

## Capitolo 3 La visione spaziale: dai punti alle strisce

### **3.1** Acuità visiva: Oh, dunque, riuscite a vedere? **48**

■ Una visita dall'oculista	51
■ Diversi tipi di acuità visiva	52
■ L'acuità per strisce a basso contrasto	53
■ Perché si usano reticoli sinusoidali?	55

### **3.2** Cellule gangliari retiniche e strisce **57**

### **3.3** Il nucleo genicolato laterale **58**

### **3.4** La corteccia striata **60**

■ La topografia della corteccia umana	61
■ Alcune conseguenze percettive della magnificazione corticale	62

### **3.5** I campi recettivi nella corteccia striata **63**

■ La selettività all'orientamento	64
■ Altre proprietà dei campi recettivi	64

- Cellule semplici e complesse 65
- Altre complicazioni 66

### 3.6 Colonne e ipercolonne 67

### 3.7 L'adattamento selettivo: l'elettrodo dello psicologo 69

- La localizzazione degli effetti dell'adattamento selettivo 71
- Gli elaboratori di configurazione selettivi per le frequenze spaziali nella visione umana 72

### 3.8 Lo sviluppo della visione 74

#### *Sensazione e percezione nella vita quotidiana*

La bambina che rischiò di non vedere le strisce 76

- Lo sviluppo della funzione di sensibilità al contrasto 77

### SINTESI 77

## Capitolo 4 Percepire e riconoscere gli oggetti

### 4.1 Da semplici linee e margini alle proprietà degli oggetti 78

### 4.2 Le vie del cosa e del dove 80

### 4.3 I problemi nel percepire e riconoscere gli oggetti 83

### 4.4 La visione di livello intermedio 85

- Trovare i margini 85
- La segmentazione e il raggruppamento della tessitura 89
- Figura e sfondo 93
- La gestione dell'occlusione 95
- Le parti e il tutto 96
- Riepilogo della visione di livello intermedio 96
- Da metafora a modello formale 97

#### *Sensazione e percezione nella vita quotidiana*

Percezione dei materiali: il problema quotidiano di capire di che cosa è fatto un oggetto 98

### 4.5 Il riconoscimento degli oggetti 99

- Possiamo costruirlo? 101
- Molteplici commissioni per il riconoscimento? 104
- I volti: un caso speciale ed esplicativo 105

### SINTESI 107

## Capitolo

# 5

## La percezione dei colori

### 5.1 Principi di base della percezione dei colori 108

- Tre passi verso la percezione dei colori 108

### 5.2 Primo passo: la rilevazione dei colori 109

### 5.3 Secondo passo: la discriminazione dei colori 109

- Il principio di univarianza 110
- La soluzione tricromatica 110
- I metameri 111
- La storia della teoria tricromatica 112
- Una breve digressione tra luci, filtri e tempere a dita 113
- Dalla retina al cervello: la ricombinazione dell'informazione 114
- Le cellule a opposizione cromatica nella retina e nel nucleo genicolato laterale 115

### 5.4 Terzo passo: l'aspetto dei colori 116

- Tre numeri, tanti colori 116

#### *Sensazione e percezione nella vita quotidiana*

Selezionare i colori 117

- I limiti dello spettro cromatico 118
- L'opponenza cromatica 118
- I colori nella corteccia visiva 121

### 5.5 Differenze individuali nella percezione dei colori 122

- Colori e linguaggio 122
- Differenze genetiche nella visione cromatica 125
- Tutti vedono gli stessi colori? Il caso particolare della sinestesia 126

### 5.6 Dai colori delle luci a un mondo di colori 127

- Adattamento e immagini postume 128
- La costanza dei colori 130
- Il problema delle fonti luminose 131
- I vincoli fisici rendono possibile la costanza dei colori 131

### 5.7 A che cosa serve la visione cromatica? 133

### SINTESI 137

Capitolo

6

## La percezione dello spazio e la visione binoculare

### 6.1 Gli indizi monoculari dello spazio tridimensionale 141

- Indizi pittorici di profondità 142
- L'occlusione 142
- Gli indizi di grandezza e posizione 143
- La prospettiva aerea 146
- La prospettiva lineare 146
- Vedere la prospettiva nelle immagini 148

### 6.2 Indizi di triangolazione dello spazio tridimensionale 149

- Gli indizi di movimento 149
- L'accomodazione e la convergenza 150

### 6.3 La visione binoculare e la stereopsi 151

- Stereoscopi e stereogrammi 155

#### *Sensazione e percezione nella vita quotidiana*

Recuperare la visione stereoscopica 157

- Gli stereogrammi di punti casuali 158
- Utilizzare la stereopsi 159
- La corrispondenza stereoscopica 160
- Le basi fisiologiche della stereopsi e della percezione della profondità 162

### 6.4 Combinare gli indizi di profondità 165

- L'approccio bayesiano rivisitato 165
- Le illusioni e la costruzione dello spazio 166
- La rivalità binoculare e la soppressione 169

### 6.5 Lo sviluppo della visione binoculare e della stereopsi 171

- Un'esperienza visiva anomala può compromettere la visione binoculare 173

### SINTESI 175

Capitolo

7

## L'attenzione e la percezione delle scene complesse

### 7.1 La selezione nello spazio 178

- Il "riflettore" dell'attenzione 180

### 7.2 La ricerca visiva 181

- Le ricerche di caratteristiche sono efficienti 182
- Molte ricerche sono inefficienti 183

- Ricerche guidate nel mondo reale 184
- Il problema della ricombinazione nella ricerca visiva 186
- La ricombinazione tra i sensi 186

### 7.3 L'attenzione nel tempo: RSVP e blink attentivo 187

### 7.4 Le basi fisiologiche dell'attenzione 189

- L'attenzione potrebbe aumentare l'attività neurale 189
- L'attenzione potrebbe aumentare l'elaborazione di un tipo specifico di stimoli 189
- Attenzione e singole cellule 191
- L'attenzione è in grado di modificare il modo in cui i neuroni comunicano fra loro 192

### 7.5 I disturbi dell'attenzione visiva 193

- Il neglect 193
- L'estinzione 194

#### *Sensazione e percezione nella vita quotidiana*

Attenzione selettiva e disturbo da deficit di attenzione con iperattività 195

### 7.6 Percepire e comprendere le scene complesse 196

- Due vie verso la percezione delle scene 197
- La via non selettiva calcola le statistiche d'insieme 197
- La via non selettiva computa l'essenza e l'assetto della scena molto rapidamente 198
- La memoria di oggetti e scene è straordinariamente buona 199
- Ma... la memoria di oggetti e scene può essere straordinariamente scarsa: la cecità al cambiamento 202
- Che cosa vediamo realmente? 202

### SINTESI 205

Capitolo

8

## La percezione visiva del movimento

### 8.1 Motion after effects (o effetti postumi di movimento) 206

### 8.2 L'elaborazione del movimento visivo 208

- Il movimento apparente 209
- Il problema della corrispondenza: vedere attraverso un'apertura 210
- Il rilevamento del movimento globale nell'area MT 212

**Sensazione e percezione nella vita quotidiana**

L'uomo che non poteva vedere il movimento	214
■ Il movimento di secondo ordine	214

**8.3 Usare le informazioni sul movimento** 215

■ Seguire il flusso: usare le informazioni sul movimento per la navigazione nello spazio	215
■ Evitare la collisione imminente: il tau	216
■ Usare le informazioni sul movimento per identificare gli oggetti	217
■ La cecità indotta dal movimento – Motion-Induced Blindness (MIB)	218

**8.4 I movimenti oculari** 218

■ Fisiologia e tipi di movimenti oculari	219
■ Movimenti oculari e lettura	222
■ La soppressione saccadica e il comparatore	222
■ Aggiornare i meccanismi neurali per la compensazione dei movimenti oculari	223

**8.5 Sviluppo della percezione del movimento** 225**SINTESI** 225

**Capitolo 9 L'udito: fisiologia e psicoacustica**
**9.1 La funzione dell'udito** 226**9.2 Che cos'è il suono?** 226

■ Qualità di base delle onde sonore: frequenza e ampiezza	227
■ Onde sinusoidali e suoni complessi	229

**9.3 La struttura di base del sistema uditivo dei mammiferi** 230

■ L'orecchio esterno	230
■ L'orecchio medio	231
■ L'orecchio interno	232
■ Il nervo acustico	236
■ Le strutture cerebrali acustiche	242

**9.4 Le caratteristiche operative di base del sistema uditivo** 243

■ Intensità e volume	244
■ Frequenza e altezza	245

**9.5 La perdita dell'udito** 247

■ Tipi di perdita dell'udito	247
■ Cause della perdita dell'udito	248
■ Trattare la perdita dell'udito	249

**Sensazione e percezione nella vita quotidiana**

Le orecchie elettroniche	250
■ Usare <i>versus</i> rilevare il suono	250

**SINTESI** 251

**Capitolo 10 L'udito nell'ambiente**
**10.1 La localizzazione del suono** 252

■ Differenza interaurale temporale	254
■ Differenza interaurale di intensità	256
■ I coni di confusione	258
■ Gli indizi dei padiglioni e della testa	259
■ La percezione uditiva della distanza	261
■ L'udito nello spazio e la cecità	263

**10.2 I suoni complessi** 264

■ Le armoniche	264
■ Il timbro	266
■ L'attacco e il decadimento	267

**Sensazione e percezione nella vita quotidiana**

I suoni delle centrali eoliche	268
--------------------------------	-----

**10.3 L'analisi della scena uditiva** 269

■ La segregazione spaziale, spettrale e temporale	270
■ Il raggruppamento in base al timbro	270
■ Il raggruppamento in base al tempo di inizio	272
■ Quando l'udito domina la vista	272
■ Quando i suoni diventano familiari	274

**10.4 Gli effetti di continuità e di ripristino** 275

■ Il ripristino di suoni complessi	276
------------------------------------	-----

**10.5 L'attenzione uditiva** 277**SINTESI** 279

**Capitolo 11 La percezione della musica e del linguaggio parlato**
**11.1 La musica** 280

■ Le note musicali	280
--------------------	-----

**Sensazione e percezione nella vita quotidiana**

Musica ed emozioni	281
--------------------	-----

■ Fare musica	284	<b>12.9</b> La corteccia multisensoriale per l'orientamento spaziale	<b>334</b>
<i>Sensazione e percezione nella vita quotidiana</i>			
Il condimento sonoro	287	■ Le vie vestibolari talamo-corticali	335
<b>11.2</b> Il linguaggio parlato	<b>287</b>	■ Le influenze corticali	336
■ La produzione del linguaggio parlato	288	<b>12.10</b> Quando il sistema vestibolare si guasta	<b>336</b>
■ La percezione del linguaggio parlato	292	■ Le cadute e la funzione vestibolare	337
■ Imparare ad ascoltare	296	■ La sindrome del mal de débarquement	337
■ Il linguaggio parlato nel cervello	300	<i>Sensazione e percezione nella vita quotidiana</i>	
<b>SINTESI</b>	<b>303</b>	Giri in giostra. La fisica vestibolare è divertente	338



## La sensazione vestibolare

<b>12.1</b> I contributi vestibolari	<b>306</b>	<b>Capitolo 13</b>	
<b>12.2</b> Lo sviluppo della sensazione vestibolare nell'evoluzione	<b>307</b>	<b>Il tatto</b>	
<b>12.3</b> Le modalità e le qualità dell'orientamento spaziale	<b>308</b>	<b>13.1</b> Gli input fisici al tatto	<b>341</b>
■ Percepire il moto angolare (la "rotazione), il moto lineare (la "traslazione") e l'inclinazione	308	■ La fisiologia del tatto	341
<i>Sensazione e percezione nella vita quotidiana</i>		■ I recettori e le fibre neurali del tatto	341
Sistema vestibolare, realtà virtuale e cinetosi	309	■ Dalla pelle al cervello	349
■ Le qualità di base dell'orientamento spaziale: ampiezza e direzione	309	■ Il dolore	354
<b>12.4</b> Gli organi vestibolari	<b>313</b>	■ La plasticità neurale della somatosensazione	358
■ Le cellule ciliate: trasduttori meccanici	313	<b>13.2</b> La sensibilità e l'acuità tattile	<b>360</b>
■ I canali semicircolari	315	■ Quanto siamo sensibili alla pressione meccanica?	360
■ Gli organi otolitici	319	■ Qual è la risoluzione spaziale del tatto?	362
<b>12.5</b> La percezione dell'orientamento spaziale	<b>322</b>	■ Qual è la risoluzione temporale del tatto?	363
■ La percezione della rotazione	322	■ Le persone differiscono nella sensibilità tattile?	363
■ La percezione della traslazione	323	<b>13.3</b> La percezione aptica	<b>366</b>
■ La percezione dell'inclinazione	324	■ La percezione finalizzata all'azione	366
<b>12.6</b> L'integrazione multisensoriale	<b>325</b>	■ L'azione finalizzata alla percezione	367
■ L'integrazione multisensoriale visuo-vestibolare	325	■ Il sistema del <i>cosa</i> nel tatto: la percezione degli oggetti e delle loro proprietà	368
<b>12.7</b> Oltre l'integrazione multisensoriale: la sensibilità attiva	<b>326</b>	■ Il sistema del <i>dove</i> nel tatto: la localizzazione degli oggetti	372
<b>12.8</b> Le risposte vestibolari riflesse	<b>327</b>	■ L'attenzione spaziale tattile	374
■ Le risposte vestibolo-oculari	328	■ Il tatto sociale	375
■ Le risposte vestibolo-autonomiche	331	■ Le interazioni fra il tatto e le altre modalità sensoriali	376
■ Le risposte vestibolo-spinali	331	<i>Sensazione e percezione nella vita quotidiana</i>	
		Telefoni e tablet tattili	378
		<b>SINTESI</b>	<b>379</b>

Capitolo  
**14**

## Il gusto

<b>14.1</b>	<b>Gusto versus sapore</b>	<b>380</b>
■	Localizzare le sensazioni di sapore: il ruolo del gusto	382
<i>Sensazione e percezione nella vita quotidiana</i>		
Il gusto esaltato dalla volatilità: un nuovo modo di addolcire gli alimenti		382
<b>14.2</b>	<b>Anatomia e fisiologia del sistema gustativo</b>	<b>384</b>
■	Il mito del gusto: la mappa della lingua	385
■	Bottoni gustativi e cellule recettrici del gusto	386
■	I recettori del gusto non orali	387
■	L'elaborazione del gusto nel sistema nervoso centrale	387
<b>14.3</b>	<b>I quattro gusti di base?</b>	<b>389</b>
■	Il salato	389
■	L'aspro/acido	390
■	L'amaro	390
■	Il dolce	392
<b>14.4</b>	<b>Esistono più di quattro gusti di base? Ciò ha importanza?</b>	<b>394</b>
■	Le proteine: la questione dell'umami	394
■	Il grasso	395
<b>14.5</b>	<b>Le variazioni genetiche relative al gusto dell'amaro</b>	<b>395</b>
■	I supertaster	396
■	Conseguenze per la salute della variazione nella percezione del gusto	398
<b>14.6</b>	<b>Come contribuiscono il gusto e il sapore alla regolazione del nutrimento?</b>	<b>398</b>
■	Il gusto	399
■	Il sapore	399
■	Tutti gli effetti dell'olfatto sono appresi?	401
<b>14.7</b>	<b>La natura delle qualità del gusto</b>	<b>402</b>
■	Adattamento del gusto e adattamento incrociato	403
■	Il piacere per il bruciore del peperoncino	403
<b>SINTESI</b>		<b>405</b>

Capitolo  
**15**

## L'olfatto

<b>15.1</b>	<b>La fisiologia olfattiva</b>	<b>406</b>
■	Odori e odoranti	406
■	L'apparato olfattivo umano	407
■	Come sentiamo gli odori?	409
<i>Sensazione e percezione nella vita quotidiana</i>		
Anosmia e condizioni che influenzano la funzione olfattiva		412
<b>15.2</b>	<b>Neurofisiologia dell'olfatto</b>	<b>413</b>
■	La base genetica dei recettori olfattivi	415
■	La "sensazione" del profumo	417
<b>15.3</b>	<b>Dalle sostanze chimiche agli odori</b>	<b>418</b>
■	Le teorie della percezione olfattiva	418
■	L'importanza dei pattern	421
■	La percezione degli odori è sintetica o analitica?	422
■	Il potere nasale	424
■	Le immagini degli odori	425
<b>15.4</b>	<b>Psicofisica olfattiva, identificazione e adattamento</b>	<b>425</b>
■	Detezione	425
■	Discriminazione e riconoscimento	426
■	Metodi psicofisici per la deteazione, la discriminazione e il riconoscimento	427
■	Identificazione: olfatto e linguaggio	428
■	Differenze individuali	429
■	Adattamento	432
■	Abituazione cognitiva e coscienza dell'odore	434
<b>15.5</b>	<b>Edonismo olfattivo</b>	<b>435</b>
■	Familiarità e intensità	435
■	Natura o cultura?	436
■	Un argomento evolutivo	438
■	Avvertenze	439
<b>15.6</b>	<b>Apprendimento associativo ed emozione: considerazioni neuroanatomiche ed evolutive</b>	<b>439</b>
■	L'organo vomeronasale, feromoni umani e segnali chimici	440
<i>Sensazione e percezione nella vita quotidiana</i>		
La memoria evocata dagli odori e la verità sull'aromaterapia		442
<b>SINTESI</b>		<b>445</b>
<b>INDICE ANALITICO</b>		<b>446</b>
<b>FONTE DELLE ILLUSTRAZIONI</b>		<b>456</b>

# PREFAZIONE

Stiamo scrivendo la prefazione a questa edizione di *Sensazione & Percezione* in un momento insolito. Mentre lavoriamo, ci troviamo nel mezzo della pandemia da COVID-19, a causa della quale non possiamo accedere ai nostri laboratori e alle nostre aule, lavoriamo da casa e interagiamo tramite Internet. I campus si sono svuotati, quindi praticamente chi sta utilizzando l'edizione precedente lo sta facendo da casa. Somiglia un poco a un atto di fede scrivere ai futuri lettori che, possiamo sperare, staranno leggendo queste parole in un mondo ritornato alla normalità o a qualunque cosa la nuova normalità possa somigliare in futuro.

## Perché abbiamo scritto questo libro

Perché abbiamo scritto questo libro e perché lo abbiamo poi rivisto per una nuova edizione? Il COVID-19 in realtà fornisce un esempio di risposta alla seconda domanda. Si è scoperto che l'anosmia, ossia l'incapacità di sentire gli odori, può essere un sintomo importante della malattia, a volte il primo sintomo. Molto di ciò che sappiamo sulla sensazione e la percezione è noto da anni, ma scriviamo nuove edizioni perché la scienza continua a mutare e le circostanze in cui la scienza progredisce continuano a cambiare. Abbiamo scritto la versione originale e continuiamo a rivederla perché siamo affascinati dai sensi umani. Vogliamo conoscere le risposte a domande fondamentali sui sensi: in che modo il nostro cervello crea una percezione tridimensionale del mondo partendo da immagini bidimensionali che si formano sul retro di ciascun occhio? Perché alcune sostanze hanno un sapore dolce? Perché la musica suona "musicale"? Nei nostri laboratori, ci poniamo domande relative alla percezione che nascono da problemi importanti nel mondo. In che modo i radiologi individuano il cancro usando i raggi X? Perché l'anosmia è più invalidante di quanto si possa pensare? La perdita dell'olfatto può avere un forte impatto sulla dieta e persino sulle interazioni sociali.

Amiamo davvero questa materia. Abbiamo scritto il libro con la speranza di diffondere un po' del nostro entusiasmo a chi legge. Con tale obiettivo, ciascuno dei 15 capitoli intende raccontare una storia coerente e interessante che fornirà un contesto e un'esposizione sufficienti sullo stato attuale della ricerca, per comprendere perché queste tematiche sono interessanti e come potrebbero essere ulteriormente studiate.

L'autore o l'autrice di ogni capitolo è una persona esperta della materia che conduce ricerca a riguardo. Siamo consapevoli che, per ogni argomento del libro, esistono molte più informazioni di quelle che possiamo sintetizzare in un capitolo. Inoltre, non siamo così ingenui da credere che divorerete "La percezione dei colori" o "Percepire e riconoscere gli oggetti" nel modo in cui potreste divorare un buon romanzo. Tuttavia, speriamo che riterrete ogni capitolo come qualcosa di più di una semplice raccolta di fatti. Il nostro auspicio è che questo libro insegnino abbastanza da indurre chi legge a volerne sapere di più. Anche per questo motivo, ogni capitolo comprende una sezione dedicata a *Sensazione e percezione nella vita quotidiana* che porta la materia "fuori dal laboratorio".

Vogliamo presentare un'introduzione adeguata ai temi importanti del nostro campo, ma non possiamo occuparci di tutto. Se voi, studenti o insegnanti o semplici lettori, pensate che abbiamo dimenticato qualcosa che dovrebbe trovarsi nel libro, sentitevi incoraggiati a inviarci un'email.

## Novità della nuova edizione

Ogni volta che rivediamo il libro, aggiungiamo nuovi argomenti ed eliminiamo del materiale. Prima di iniziare a scrivere, procediamo a scambi di email, chiedendoci se ci sono argomenti generali che dovremmo provare ad affrontare in ogni capitolo. Per questa edizione, uno dei punti enfatizzati nei capitoli è l'integrazione multisensoriale.

## Integrazione multisensoriale

Quando cenate, vivete un'esperienza fondata su componenti gustative (gusto) e olfattive (olfatto), naturalmente, ma ciò coinvolge anche la vista, il tatto e l'udito (anche se siete soli e sentite soltanto lo scroccio della carota). Tutti i sensi interagiscono. Se la carota emette un suono stridulo e non fa resistenza al vostro morso, la vostra esperienza del suo "gusto" sarà molto diversa e se avete le vertigini (Capitolo 12), beh, l'intera esperienza potrebbe essere ancora più diversa. Dobbiamo scrivere a proposito dell'udito come udito e dell'olfatto come olfatto, ma, riconoscendo la natura multisensoriale dell'esperienza, abbiamo cercato di uscire dai nostri singoli compartimenti sensoriali per mostrarvi alcune delle interazioni tra i sensi. Nel volume, gli elementi multisensoriali sono indicati nel testo con questo simbolo: . Quindi, nel Capitolo 11, per esempio, troverete una discussione su come la musica influenzi il gusto.

Il nuovo materiale non si limita a proporre curiosità multisensoriali. Per esempio, il Capitolo 1 ha una nuova sezione relativa alla modellazione matematica e computazionale nella percezione. Il Capitolo 4 aggiunge recenti scoperte inerenti l'area per la forma visiva delle parole (VWFA) nel cervello. Nel Capitolo 9, c'è un approfondimento sulle funzioni delle cellule ciliate esterne dell'orecchio interno, insieme a una sezione rivista e aggiornata sul trattamento della perdita dell'udito. Nel Capitolo 10, è presente del nuovo materiale su come il suono influenzi la vista. La sensazione vestibolare, argomento del Capitolo 12, è una complicata situazione a sei dimensioni; ci siamo impegnati per fornire al capitolo figure chiare che illustrino come percepiamo i cambiamenti di movimento, della posizione della testa e del corpo. Il Capitolo 13 (Tatto) aggiunge nuovo materiale sulle mani bioniche, sul tocco piacevole e sulla talpa dal naso a stella. I Capitoli 14 (Gusto) e 15 (Olfatto) sono sempre stati di natura maggiormente multisensoriale degli altri, poiché, se parliamo del "gusto" di un muffin al cioccolato, parliamo di un'esperienza sensoriale che coinvolge i recettori sensoriali nel naso e sulla lingua. Il Capitolo 14 affronta la percezione multisensoriale del cibo e offre alcune nuove idee su che cosa intendiamo quando parliamo di gusto e sapore. L'olfatto oltrepassa il concetto di cibo e il Capitolo 15 include una nuova discussione sui vari modi in cui l'olfatto è coinvolto nella vita quotidiana.

## Contenuti accessibili

È stata colta ogni opportunità per garantire che il contenuto della presente monografia sia completamente accessibile a coloro che hanno difficoltà a percepire il colore. Tuttavia, per alcune persone qualche figura potrebbe risultare meno accessibile a causa della natura intrinseca dei colori e delle attività.

# La sensazione vestibolare

Ricordate quando eravate bambini e facevate le giravolte fino a che vi girava la testa e non riuscivate a camminare dritti? Forse cadevate persino. Perché vi girava la testa? Questa sensazione non derivava da uno dei cinque sensi riconosciuti da Aristotele (vista, udito, tatto, gusto e olfatto). I vostri capogiri nascevano dal contributo dei vostri **organi vestibolari** al vostro senso vestibolare, a volte chiamato anche senso dell'equilibrio.

Gli organi vestibolari sono un insieme di organi di senso specializzati, localizzati nell'orecchio interno, proprio di fianco alla coclea. Gli organi vestibolari percepiscono i movimenti della testa e l'orientamento della forza di gravità, fornendo un contributo predominante al nostro senso di inclinazione e di movimento del proprio corpo. Presi insieme, i sensi di inclinazione e di movimento del proprio corpo compongono il nostro senso di **orientamento spaziale**.

Ora potreste domandarvi «Un attimo: perché non ho appreso del **sistema vestibolare** e dell'equilibrio quando ho imparato i cinque sensi?». Bella domanda, forse avreste dovuto. Il "sesto senso" vestibolare fornisce contributi fondamentali che vengono spesso trascurati. Per esempio, il sistema vestibolare contribuisce alla chiarezza della visione quando siamo in movimento e ci aiuta a mantenere l'equilibrio quando stiamo in piedi. È anche assolutamente determinante che alcuni pazienti affetti da una disfunzione vestibolare riportino persino sintomi cognitivi quando questo sistema non funziona. Eppure, nonostante questi contributi fondamentali, il sistema vestibolare rimane nell'anonimato. Per la maggior parte del tempo, ne rimaniamo ignari, fino a che non smette di funzionare bene.

La natura fondamentale del sistema vestibolare è enfatizzata dal fatto che gli organi vestibolari apparvero prestissimo nella storia evolutiva e da allora sono rimasti relativamente invariati. Le testimonianze fossili dei vertebrati mostrano la presenza di organi vestibolari specifici nei pesci almeno 400 milioni di anni fa. Il sistema non è soltanto antico, ma anche ampiamente automatico: la percezione vestibolare è spesso relegata nel sottofondo attentivo e molte risposte evocate dal sistema vestibolare sono di tipo riflesso. Mentre siamo ben consapevoli del normale funzionamento dei nostri occhi e delle nostre orecchie, è probabile che diveniamo acutamente consapevoli del nostro senso vestibolare soltanto quando si presentano problemi come capogiri, vertigini, disorientamento spaziale, problemi di equilibrio, visione sfocata e/o movimenti illusori del nostro stesso corpo.

Ovviamente non possiamo chiedere ad Aristotele, al quale viene attribuito il merito di aver catalogato per primo i nostri sistemi sensoriali, perché non abbia incluso l'equilibrio o il senso vestibolare tra i sistemi sensoriali specializzati, ma possiamo provare a speculare. Di certo non è perché le **vertigini** fossero sconosciute, dato che Aristotele stesso descrisse gli effetti dell'alcol proprio in questi termini. Una spiegazione potrebbe trovarsi nel fatto che soltanto a partire dal XIX secolo gli scienziati compresero che il sistema vestibolare è costituito da un insieme specializzato di organi di senso. Fino ad allora, il sistema vestibolare era stato considerato un punto di entrata per la coclea. In effetti, il termine vestibolare testimonia per i posteri tale errore, perché vestibolo significa proprio "anticamera". Tuttavia, la spiegazione non è completamente soddisfacente,

## UN APPROFONDIMENTO

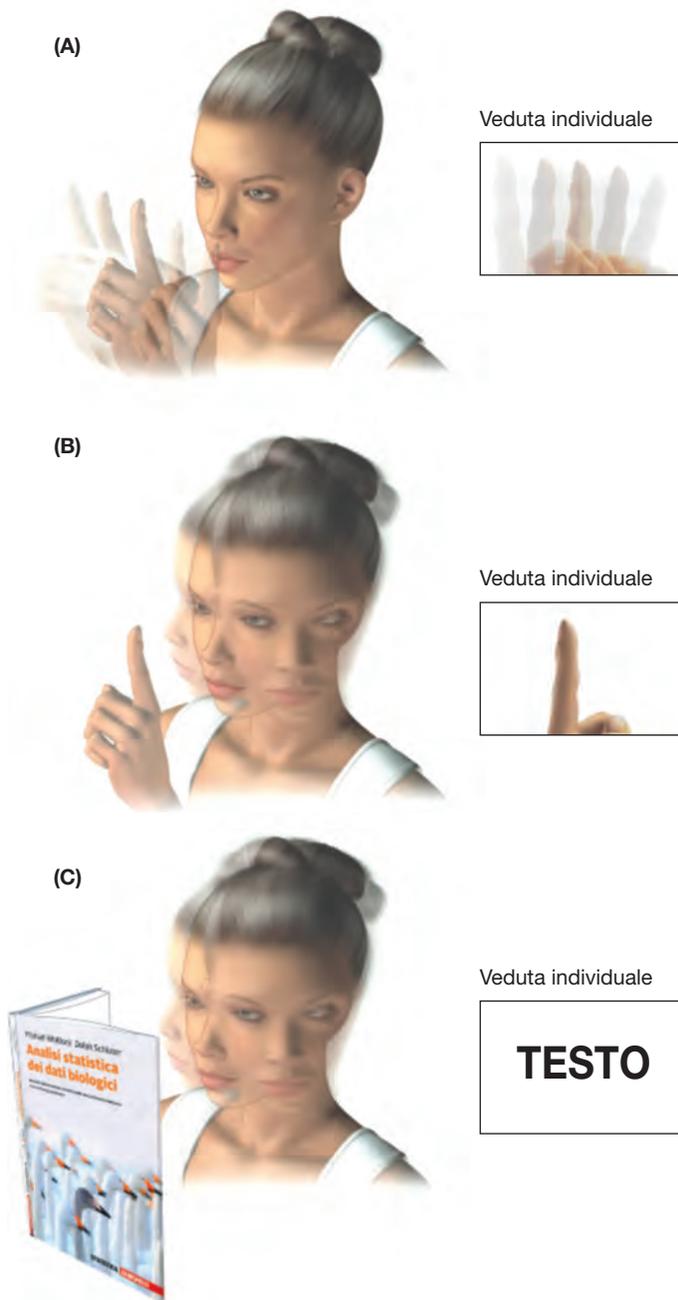
sulla coclea si trova al Paragrafo 9.3.

**organi vestibolari** L'insieme dei cinque organi di senso che si trovano nell'orecchio interno e che sono sensibili al movimento del capo e al suo orientamento rispetto alla forza di gravità.

**orientamento spaziale** Un senso che consiste in tre modalità che interagiscono fra loro: percezione del moto lineare, percezione del moto angolare e percezione dell'inclinazione.

**sistema vestibolare** Gli organi vestibolari, ma anche i neuroni vestibolari che si trovano nell'ottavo nervo cranico (VIII) e i neuroni centrali che contribuiscono ai ruoli funzionali a cui il sistema vestibolare prende parte.

**vertigini** Una sensazione di rotazione o di vertigine. Il termine viene spesso utilizzato in modo più generale per indicare qualsiasi tipo di giramento di testa.



**Figura 12.1** ■ Dimostrazione del riflesso vestibolo-oculare

(A) Mentre la punta del vostro dito si muove sempre più velocemente davanti al vostro volto, essa inizia ad apparire sfocata. (B) Quando scuotete la testa a destra e a sinistra come per dire “no”, la punta del dito rimane maggiormente a fuoco. (C) Anche il testo rimane più chiaro durante il movimento della testa.

poiché Aristotele aveva catalogato altri sensi in assenza di conoscenze dettagliate di tipo anatomico o fisiologico (si veda Wade, 2000, per una revisione storica della letteratura sulla conoscenza vestibolare prima del XIX secolo).

Un'altra spiegazione potrebbe trovarsi nella natura poco appariscente del senso vestibolare. In effetti, come vedremo, molte risposte evocate dal sistema vestibolare sono di tipo riflesso. Per esempio, il sistema vestibolare ci aiuta a vedere con chiarezza facendo ruotare in maniera riflessa i globi oculari nelle orbite per compensare la rotazione del capo, aiutando quindi a mantenere le immagini visive stabili sulla retina. Questo riflesso è chiamato **riflesso vestibolo-oculare (VOR, dall'inglese vestibulo-ocular reflex)**.

Per dimostrare a voi stessi il funzionamento di questo riflesso, muovete la mano davanti al viso a destra e sinistra di qualche centimetro (**Figura 12.1 A**). Iniziate lentamente e poi velocizzate il movimento. Concentratevi sulla punta di un dito e notate che inizia ad apparire sempre più sfocata al crescere della frequenza del movimento. L'esercizio dimostra i limiti dell'inseguimento lento (o smooth pursuit), una forma di inseguimento visivo di cui vi abbiamo parlato nel Capitolo 8. Ora tenete la mano ferma davanti al viso e scuotete la testa da un lato all'altro, come per dire “no” (**Figura 12.1 B**). Di nuovo, iniziate lentamente e aumentate gradualmente la velocità.

**riflesso vestibolo-oculare (VOR)**

Un riflesso a latenza breve che aiuta a stabilizzare la visione applicando una contro rotazione agli occhi quando il sistema vestibolare percepisce un movimento del capo.

**equilibrio** I processi neurali di controllo della postura per cui il peso viene distribuito equamente, permettendo di mantenere la postura eretta e la stabilità.

**sistema cinestesico o proprio-cettivo** La percezione della posizione e del movimento dei nostri arti nello spazio.

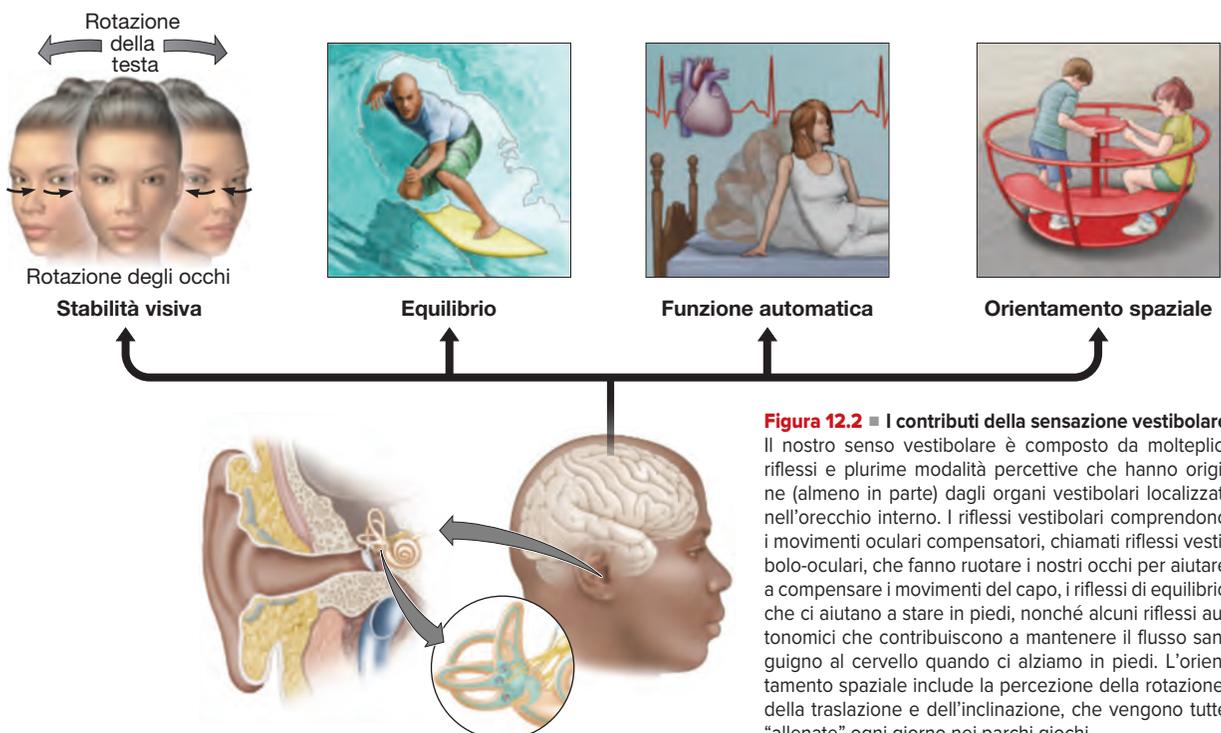
*Alle maggiori frequenze di rotazione della testa, dovrete notare che ciascuna estremità delle dita rimane a fuoco più facilmente quando muovete la testa rispetto a quando muovevate la mano. Si riesce a compensare più prontamente il movimento della testa rispetto al movimento della mano, grazie a un VOR che discuteremo in maggiore dettaglio più avanti nel capitolo.*

*Fino a ora, probabilmente vi siete concentrati su quello che vedevate, ma adesso che abbiamo portato la vostra attenzione sulla rotazione della testa, mentre continuate a scuotere la testa e a leggere questo testo (Figura 12.1 C), riuscite a percepire la vostra testa che ruota, vero? Quindi, non è che non siete in grado di percepire la stimolazione vestibolare, ma piuttosto la stimolazione vestibolare è generalmente relegata al sottofondo attento (Capitolo 7). I compiti vestibolari (Figura 12.2) vengono generalmente svolti automaticamente e la vostra consapevolezza cosciente riguardo a essi è di solito evidente soltanto se vi gira la testa, se perdete l'equilibrio, o se siete disorientati nello spazio.*

## 12.1 I contributi vestibolari

Il sistema vestibolare fornisce le basi sensoriali per l'orientamento spaziale, che include la percezione della traslazione, della rotazione e dell'inclinazione. Il sistema vestibolare dà anche un contributo sostanziale all'**equilibrio**, ma non ne fornisce la base sensoriale: quella è fornita dal **sistema cinestesico** (o **proprio-cettivo**, Capitolo 13). Mentre gli individui non vedenti e quelli privi di sistema vestibolare sono in grado di mantenere la postura eretta, gli individui privi di propriocezione solitamente non sono in grado di stare in piedi. Inoltre, il sistema vestibolare aiuta a stabilizzare gli occhi durante i movimenti della testa e, in questo ruolo, offre un contributo fondamentale alla chiarezza della visione, ma non ne fornisce le basi sensoriali. I nostri occhi e il sistema visivo lo fanno (Capitoli 2-8). Il sistema vestibolare aiuta anche a mantenere il flusso sanguigno verso il cervello tramite dei contributi alla regolazione cardiovascolare, ma non costituisce il fondamento neanche in questo dominio: il sistema somatosensoriale lo è (Capitolo 13).

In aggiunta, come verrà discusso dettagliatamente più avanti nel capitolo, il nostro senso vestibolare è attivo, non passivo. Con ciò intendiamo che il nostro senso vestibolare combina le informazioni che viaggiano dal cervello verso i muscoli con le informazioni che viaggiano dall'esterno all'interno (verso il cervello) dai diversi sistemi sensoriali, specialmente da quelli cinestesico, visivo e vestibolare. Per esempio,



**Figura 12.2** ■ I contributi della sensazione vestibolare

Il nostro senso vestibolare è composto da molteplici riflessi e plurime modalità percettive che hanno origine (almeno in parte) dagli organi vestibolari localizzati nell'orecchio interno. I riflessi vestibolari comprendono i movimenti oculari compensatori, chiamati riflessi vestibolo-oculari, che fanno ruotare i nostri occhi per aiutare a compensare i movimenti del capo, i riflessi di equilibrio che ci aiutano a stare in piedi, nonché alcuni riflessi automatici che contribuiscono a mantenere il flusso sanguigno al cervello quando ci alziamo in piedi. L'orientamento spaziale include la percezione della rotazione, della traslazione e dell'inclinazione, che vengono tutte "allenate" ogni giorno nei parchi giochi.

i segnali che ordinano ai nostri muscoli di ruotare la testa forniscono informazioni sulla rotazione della testa esattamente come fanno i segnali vestibolari. L'informazione proveniente da queste varie fonti viene combinata per aiutarci a migliorare il nostro senso vestibolare. Più in generale, una **sensibilità attiva** bilancia le informazioni che derivano dai **comandi efferenti** che fluiscono verso l'esterno, dal cervello alla periferia (per esempio, verso i muscoli) con le informazioni provenienti da diversi **segnali afferenti**, che viaggiano dai sensori verso il cervello.

Per riassumere, il sistema vestibolare contribuisce al nostro senso dell'equilibrio, che è composto da molti riflessi fondamentali e da molte modalità percettive (Figura 12.2). L'ampiezza dei contributi del sistema vestibolare è veramente straordinaria (si potrebbe dire che esso fornisce una gamma di contributi "da far girare la testa"). Ci si riferisce a tutti questi ruoli percettivi e riflessi, quando essi sono combinati, come al nostro senso dell'equilibrio perché essi implicano un *bilanciamento* delle influenze e/o un *bilanciamento* delle forze, concetti compatibili con le definizioni del termine "equilibrio" che si possono leggere in un vocabolario.

## 12.2 Lo sviluppo della sensazione vestibolare nell'evoluzione

La capacità di distinguere l'alto dal basso è cruciale per noi esseri umani. Questa sensazione fornisce a molti processi percettivi un «contesto stabile e permanente dell'ambiente», la quale fornisce a sua volta una «sottostante e continua consapevolezza di ciò che è permanente nell'ambiente» (Gibson, 1966).

 Per fare solo un esempio fondamentale, l'orientamento dei campi recettivi dei neuroni visivi corticali semplici (Capitolo 3) è influenzato dalla **gravicezione** (Tomko, Barbaro e Ali, 1981). ●

La natura fondamentale e l'importanza di questa modalità viene persino espressa dalle parole che usiamo per descrivere azioni che ci definiscono come esseri umani (per esempio, *alzarsi in piedi*). Tuttavia, la sensazione di inclinazione, a volte chiamata gravicezione, non è limitata agli esseri umani. Tutti i mammiferi possiedono labirinti vestibolari. In effetti, tutti i vertebrati, inclusi i pesci, gli anfibi, i rettili e gli uccelli possiedono organi vestibolari. Persino i dinosauri possedevano organi vestibolari. Mentre i crostacei (per esempio, i granchi) e gli invertebrati (per esempio, le meduse) non hanno organi vestibolari, alcuni possiedono gravicettori specifici e anche le piante percepiscono la gravità (altrimenti come potrebbero gli alberi crescere verso l'alto? **Figura 12.3**). Arretrando ancora lungo la catena evolutiva, persino alcuni batteri hanno necessità di distinguere l'alto dal basso. In breve, da un punto di vista evolutivistico, la gravicezione esiste da un bel po'.

**sensibilità attiva** Una sensibilità che include un meccanismo autogenerato di esplorazione dell'ambiente. Oltre al nostro senso vestibolare, altri sensi attivi nell'essere umano includono la vista e il tatto. Negli animali la sensibilità attiva include l'uso dell'eco da parte delle balene e dei pipistrelli, l'uso di segnali elettrici da parte di alcuni pesci e l'uso di vibrisse/antenne da parte di pesci, insetti e roditori notturni.

**comandi efferenti** Informazioni che scorrono verso l'esterno partendo dal sistema nervoso centrale verso la periferia. Un esempio comune sono i comandi motori che regolano le contrazioni muscolari. La copia di tali comandi motori viene spesso chiamata copia efferente.

**segnali afferenti** Le informazioni che scorrono verso il sistema nervoso centrale a partire dai sensori posti in periferia. Una sensibilità passiva si baserebbe soltanto su un tale flusso sensoriale (diretto dall'esterno verso l'interno), sostenendo una visione tradizionale della sensazione.

**gravicezione** I processi e le strutture fisiologiche che percepiscono l'orientamento relativo della gravità rispetto all'organismo.



**Figura 12.3** ■ La natura fondamentale della sensazione di gravità

Persino le piante e gli invertebrati, come le meduse, percepiscono la forza di gravità.

(A) Le meduse possiedono quelli che vengono chiamati statoliti, i quali includono cristalli di calcio che stimolano dei meccanismi ciliati che sono analoghi agli otoconi e alle cellule ciliate degli organi otolitici. (B) Anche se le piante non possiedono organi analoghi agli otoliti, anch'esse hanno necessità di percepire la gravità in modo che le radici crescano verso il basso e i germogli crescano verso l'alto.

**moto angolare** Movimento rotatorio simile alla rotazione di una trottola o al movimento delle porte di un saloon, che ruotano avanti e indietro.

**moto lineare** Movimento di traslazione simile al movimento predominante della carrozza di un treno o di un pupazzo caricato a molla.

**inclinazione** Il raggiungimento di una posizione in pendenza, come quella della Torre di Pisa.

**trasdurre** Convertire una forma di energia in un'altra (per esempio da energia luminosa a energia elettrica neurale, o dall'energia meccanica all'energia elettrica neurale).

**canale semicircolare** Uno qualsiasi dei tre tubi a forma di toroide<sup>1</sup> situati nel sistema vestibolare, che percepiscono il moto angolare.

**accelerazione angolare** Il tasso di variazione della velocità angolare. A livello matematico, l'integrale dell'accelerazione angolare corrisponde alla velocità angolare, mentre l'integrale della velocità angolare corrisponde allo scostamento angolare. Accelerazione angolare, velocità angolare e scostamento angolare rappresentano tutti, matematicamente, il moto angolare.

**organo otolitico** Una delle due strutture meccaniche (utricolo e sacculo) localizzate nel sistema vestibolare, che percepiscono sia l'accelerazione lineare sia la forza di gravità.

**accelerazione lineare** Il tasso di variazione della velocità lineare. A livello matematico, l'integrale dell'accelerazione lineare corrisponde alla velocità lineare, mentre l'integrale della velocità lineare corrisponde allo scostamento lineare, chiamato anche traslazione. Accelerazione lineare, velocità lineare e scostamento lineare rappresentano tutti, matematicamente, il moto lineare.

**gravità** Una forza che attrae i corpi verso il centro della Terra.

Inoltre, rispetto agli organi vestibolari di tutti gli altri vertebrati, i canali verticali umani sono relativamente grandi. Canali più grandi permettono una maggiore sensibilità, che si pensa possa portare a una maggiore stabilizzazione di occhi e testa quando si corre (Spoor, Wood e Zooneveld, 1994). Si ipotizza che ciò abbia contribuito all'aumento della capacità di esercizio (Bramble e Lieberman, 2004) la quale, a sua volta, potrebbe aver contribuito alla maggiore grandezza del cervello umano (Raichlen e Gordon, 2011). Riassumendo, la sensazione vestibolare è fondamentale per il comportamento umano e potrebbe averne influenzato l'evoluzione.

## 12.3 Le modalità e le qualità dell'orientamento spaziale

La nostra percezione dell'orientamento spaziale include tre modalità sensoriali: il senso di **moto angolare**, quello di **moto lineare** e quello di **inclinazione**. Perché le chiamiamo “modalità”, come se fossero sensi diversi, piuttosto che chiamarle “qualità”? Per esempio, la vista e l'udito sono modalità diverse, mentre diremmo che il colore e la luminosità sono *qualità* diverse, non modalità diverse. La chiave sta nel tipo di energia **trasdotta**. Il colore e la luminosità sono differenti interpretazioni della stessa energia (la luce) e quindi sono *qualità*. Vedere e sentire coinvolgono tipi diversi di energia (luce e onde pressorie, rispettivamente). Per la sensazione vestibolare, percepire la rotazione, la traslazione e l'inclinazione richiede che vengano trasdotti tre diversi stimoli (rispettivamente, l'accelerazione angolare, l'accelerazione lineare e la forza di gravità).

### ■ Percepire il moto angolare (la “rotazione”), il moto lineare (la “traslazione”) e l'inclinazione

Queste tre energie stimolano due tipi di organi di senso vestibolari: i canali semicircolari e gli organi otolitici. I **canali semicircolari** sono sensibili all'**accelerazione angolare**, che è un cambiamento nella velocità angolare; questo segnale dà il contributo predominante al nostro senso di moto angolare. Per sperimentare il vostro senso di moto angolare, chiudete semplicemente gli occhi e ruotate la testa di qua e di là come per dire “no”. A causa dei contributi del vostro sistema vestibolare, dovrete esperire la percezione di un moto rotatorio che corrisponde approssimativamente al reale movimento del vostro capo.

Gli **organi otolitici** trasducono sia l'**accelerazione lineare**, che corrisponde a un cambiamento di velocità, sia la **gravità**. Gli organi otolitici forniscono il contributo predominante al vostro senso di inclinazione della testa e al senso di moto lineare, a cui ci si riferisce anche come senso di traslazione. Per fare esperienza del vostro senso di inclinazione, buttate semplicemente la testa in avanti come per dire “sì” e poi tenetela in quella posizione per diversi secondi; poi lanciate la testa all'indietro e tenetela in quella posizione. Dovreste esperire la percezione dell'inclinazione della testa. È più difficile ottenere in modo passivo un moto lineare relativamente puro, ma l'esperienza di stare seduti in auto, in treno o in autobus ne fornisce un esempio. Provate a fare ciò che segue quando siete dei passeggeri in un veicolo. Con gli occhi chiusi, prestate attenzione al vostro senso di moto mentre il guidatore esce in retromarcia dall'autorimessa, ferma la macchina e poi inizia ad accelerare in avanti. All'inizio dovrete percepire una traslazione retrograda (moto lineare retrogrado), poi, mentre l'auto si ferma, dovrete percepire la cessazione della traslazione e alla fine dovrete percepire anche una traslazione anterograda mentre l'auto si muove in avanti.

Due diversi tipi di organi di senso (i canali semicircolari e gli organi otolitici) dimostrano la presenza di almeno due modalità sensoriali, ma se abbiamo soltanto due organi di senso, perché affermiamo che esistono tre modalità? Come abbiamo accennato, gli organi otolitici trasducono sia la gravità sia l'accelerazione lineare. Il cervello percepisce l'inclinazione derivata dalla stima cerebrale dell'orientamento rispetto alla gravità e percepisce la traslazione in base alla stima cerebrale dell'accelerazione lineare. La percezione dell'inclinazione sembra essere fondamentalmente differente dalla percezione della traslazione: queste non sembrano essere semplicemente due qualità sensoriali diverse come il colore e la luminosità.

<sup>1</sup> Nota del Curatore. In geometria, la superficie con una forma rassomigliante a una ciambella o a un salvagente, definita toro, dal latino *torus*.

## Sensazione e percezione nella vita quotidiana

### SISTEMA VESTIBOLARE, REALTÀ VIRTUALE E CINETOSI

Che cosa c'entra il sistema vestibolare con la cinetosi (sensazione comunemente chiamata “mal di mare”, “mal d'auto” ecc.) esperita da alcuni videogiocatori immersi nella realtà virtuale (Figura 12.4)? Come abbiamo accennato in precedenza, gli indizi visivi vengono combinati con gli indizi vestibolari per ottenere il nostro senso dell'equilibrio. Il cervello apprende ad associare certe combinazioni di questi indizi: per esempio, se ruoto la mia testa a destra, il sistema vestibolare percepisce quella rotazione del capo e i miei occhi vedono una rotazione relativa del campo visivo verso sinistra. Non mi aspetto un moto relativo del campo visivo quando la mia testa è ferma (e viceversa). Qualsiasi imperfezione di queste interazioni visuo-vestibolari provoca delle discrepanze rispetto alle normali interazioni sensoriali che il cervello si aspetta. Queste discrepanze sensoriali, spesso denominate **conflitto sensoriale**, causano la cinetosi. Per esempio, quando siamo impegnati nella realtà virtuale, esiste un ritardo intrinseco tra la sensazione di movimento della testa e il risultante movimento della scena visiva virtuale, perché i calcoli necessari per muovere l'immagine sullo schermo non possono essere svolti istantaneamente. Quando tale ritardo è

abbastanza lungo, il cervello percepisce delle discrepanze tra il movimento visivo virtuale esperito e il movimento visivo che normalmente accompagnerebbe il moto della testa che viene percepito. Questo può portare alla cinetosi (e spesso lo fa). ●

**Figura 12.4** ■ Sensazione vestibolare e realtà virtuale

La realtà virtuale sta diventando più popolare. La cinetosi, che si crede sia dovuta a una mancanza di corrispondenza tra indizi visivi e vestibolari, ha limitato l'adozione della realtà virtuale come display visivo standard.



Perché? Questa domanda importantissima conduce alla motivazione fondamentale sottostante all'idea che dai segnali otolitici sorgano due modalità sensoriali. La fisica classica insegna che la gravità e l'accelerazione lineare sono diverse l'una dall'altra, per cui il cervello fa del suo meglio per separare i segnali provenienti dagli organi otolitici in segnali che rappresentino la gravità e altri che rappresentino l'accelerazione lineare (Angelaki et al., 1999; Merfeld, Zupan e Peterka, 1999). Di conseguenza, possiamo asserire che esistono tre modalità sensoriali (il **senso del moto angolare**, il **senso del moto lineare** e il **senso dell'inclinazione**) che rispecchiano le tre diverse fonti di energia da cui sono stimulate, cioè accelerazione angolare, accelerazione lineare e gravità (Guedry, 1974; Young, 1984).

### ■ Le qualità di base dell'orientamento spaziale: ampiezza e direzione

Ognuna delle nostre tre modalità di orientamento nello spazio include due qualità: **ampiezza** e **direzione**. Come esempio per l'ampiezza, la velocità del nostro moto percepito può essere alta (come nel caso di un'auto che vi sorpassa sull'autostrada) o bassa (come un'auto che procede a passo di lumaca nel traffico). Un esempio riguardante la direzione, il moto lineare percepito può essere in avanti, verso l'alto o verso sinistra.

**AMPIEZZA** Rispetto al moto lineare, possiamo percepire una traslazione come avvenire ad alta velocità (di nuovo, pensate a un'auto che vi sorpassa in autostrada), oppure a bassa velocità (pensate ancora al traffico). Analogamente, possiamo percepire una velocità di rotazione di grande ampiezza (pensate a quando scuotete la testa vigorosamente) o di ampiezza limitata (pensate alla lenta rotazione della lancetta dei minuti o delle ore in un orologio). Infine, anche l'ampiezza dell'inclinazione è importante: essa può essere piccola (come quando fate un cenno con la testa) o grande (come quando state sdraiati).

**conflitto sensoriale** Discrepanze sensoriali che sorgono quando i sistemi sensoriali forniscono informazioni conflittuali. Per esempio, la vista potrebbe indicare che siete in posizione stazionaria mentre il sistema vestibolare vi dice che vi state muovendo (o viceversa).

**senso del moto angolare** La modalità percettiva relativa alla rotazione.

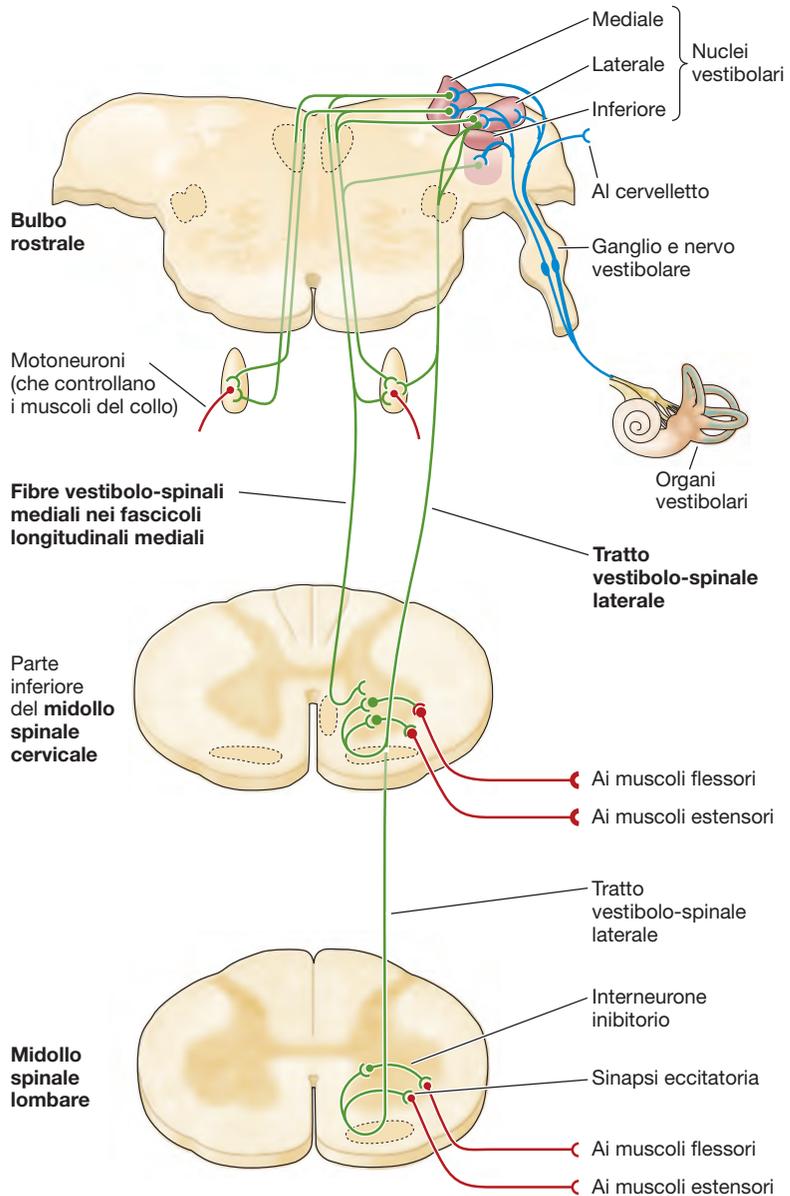
**senso del moto lineare** La modalità percettiva relativa alla traslazione.

**senso dell'inclinazione** La modalità percettiva che percepisce l'inclinazione della testa rispetto alla gravità.

**ampiezza** Rispetto alla sensazione vestibolare, la grandezza (diminuzione o aumento) di un movimento della testa (con velocità angolare, accelerazione lineare, inclinazione ecc.).

**Figura 12.30 ■ Le vie neurali dei riflessi vestibolo-spinali**

La maggior parte dei neuroni vestibolari afferenti (in blu) fa sinapsi in uno dei nuclei vestibolari, ma alcuni proiettano al cervelletto. Dai nuclei vestibolari gli interneuroni discendenti (in verde) trasportano le informazioni tramite i tratti vestibolo-spinali che passano attraverso il tronco encefalico e il midollo spinale, fino a che fanno sinapsi con i neuroni efferenti (in rosso) che attivano i muscoli che controllano l'equilibrio (Fonte: F. Netter, 1983. *Nervous System: Anatomy and Physiology*. CIBA Pharmaceutical Company: West Caldwell, NJ).



pende dal loro contributo al sistema dell'equilibrio. Se l'interneurone fa sinapsi con un neurone che controlla un muscolo della gamba, l'informazione viene trasmessa fino a oltre il termine inferiore del midollo spinale; se invece l'informazione contribuisce al controllo posturale della testa, viene trasmessa solamente fino al collo.



## 12.9 La corteccia multisensoriale per l'orientamento spaziale

Possediamo una corteccia visiva e una uditiva. Abbiamo anche una corteccia vestibolare? Alcune aree della corteccia certamente rispondono all'input vestibolare, ma queste aree elaborano molteplici segnali sensoriali e motori. Sembra non esserci un'area della corteccia dedicata esclusivamente ai segnali vestibolari. Questo non è sconvolgente alla luce di quello che abbiamo appreso finora, cioè che la percezione del movimento corporeo e dell'inclinazione deriva da una convergenza multisensoriale, che include contributi predominanti dal sistema vestibolare e dalla modalità visiva.

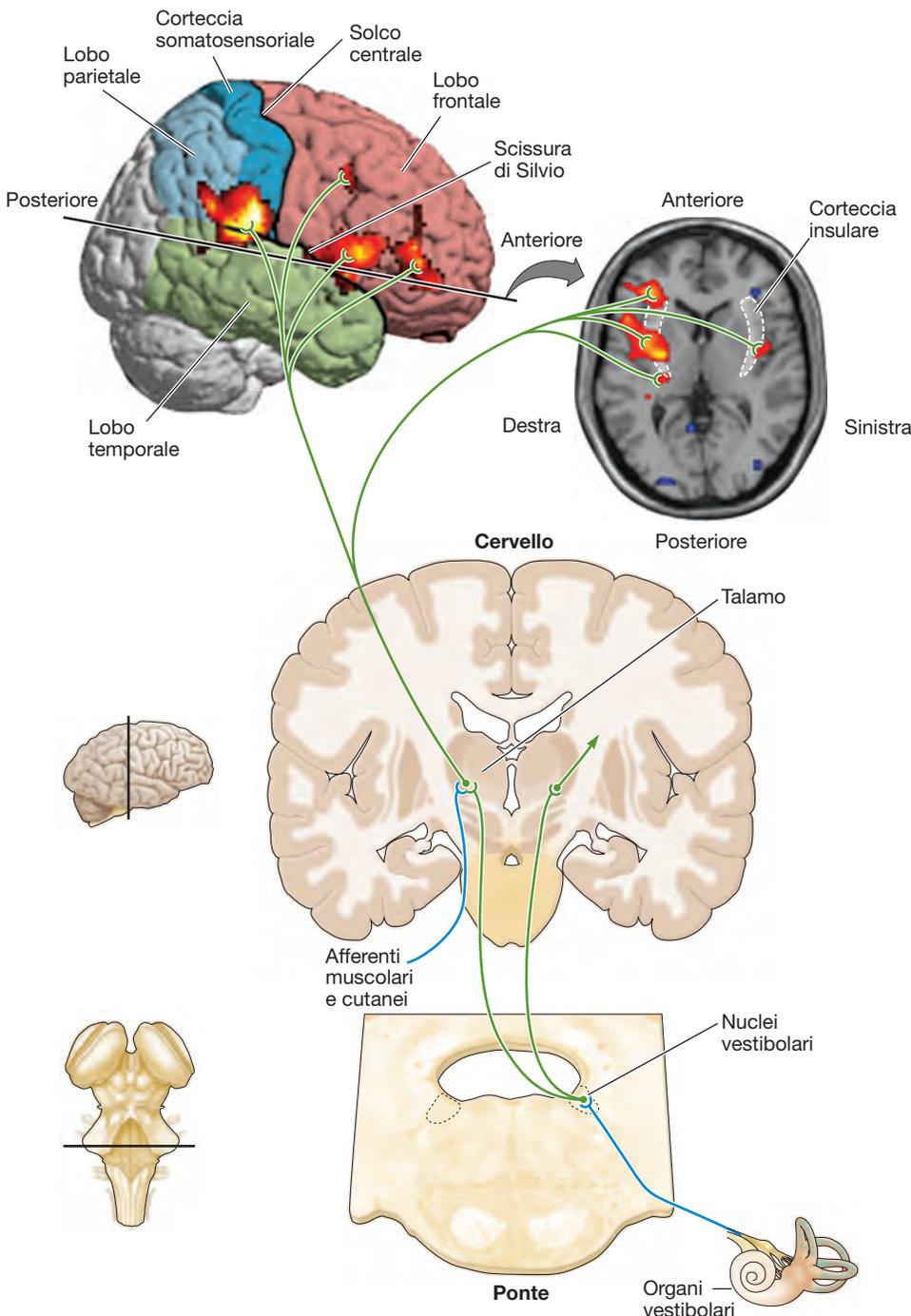
Potrebbe essere che semplicemente non esista una buona ragione perché la corteccia elabori le informazioni vestibolari individualmente, quando sono disponibili altre informazioni sensoriali. Per esempio, il sistema visivo risponde al movimento visivo a velocità costante (come quello esperito quando ruotiamo su noi stessi e vediamo la stanza girare attorno a noi) mentre il sistema vestibolare risponde princi-

palmente ai cambiamenti di velocità ed è relativamente insensibile al moto a velocità costante. Più nello specifico, ricordate che dopo circa 30 secondi di rotazione passiva a velocità costante al buio gli esseri umani percepiscono un'assenza di rotazione (Figura 12.18). Di conseguenza, quando ruotate a velocità quasi costante in una stanza illuminata, sembra ragionevole che il vostro cervello utilizzi l'informazione visiva che indica il moto per effettuare una migliore stima del movimento corporeo.

Ha senso, quindi, che le aree della corteccia relative alla percezione dell'inclinazione e del movimento autonomo dimostrino una convergenza tra informazione visiva e vestibolare, ma anche con informazioni provenienti da altri sistemi sensoriali che contribuiscono all'orientamento spaziale.

■ **Le vie vestibolari talamo-corticali**

Le informazioni vestibolari raggiungono la corteccia tramite le vie talamo-corticali (Figura 12.31). Ciò significa semplicemente che le informazioni vestibolari, come la maggior parte delle altre informazioni sensoriali, raggiungono la corteccia passando



**Figura 12.31 ■ Le vie neurali per la percezione dell'orientamento spaziale**

Le vie vestibolari ascendenti (talamo-corticali) passano dai nuclei vestibolari e dal talamo sul percorso verso la corteccia. Il cervello è visto dal lato destro. I pattern di attivazione corticale mostrati in alto, in cui quello a sinistra è stato colorato, sono scansioni PET (tomografia a emissione di positroni) registrate durante la stimolazione del sistema vestibolare destro. Il colore rosso e il giallo indicano le attivazioni, che si verificano nelle aree temporo-parietali-insulari in entrambi gli emisferi. A differenza delle attivazioni della maggior parte degli altri sistemi sensoriali, molta dell'attivazione vestibolare non è visibile sulla superficie più esterna della corteccia, ma viene rilevata più in profondità, a livello della corteccia insulare (Fonte: immagine del cervello tratta da M. Dieterich e T. Brandt, 2008. *Brain* 131 [Pt. 10]: 2538-2552; su gentile concessione di Marianne Dieterich).

dal talamo. I neuroni che originano nei nuclei vestibolari trasportano le informazioni vestibolari al talamo, dove vengono elaborate e reinviolate alla corteccia. Confrontate questo percorso con il sistema visivo dove, per esempio, le cellule gangliari retiniche fanno sinapsi nel nucleo genicolato laterale del talamo (Figura 3.16 e Paragrafo 3.3), dove l'informazione viene processata e passata alla corteccia visiva.

Esistono evidenze che suggeriscono che la corteccia temporo-parietale-insulare sia coinvolta nella percezione dell'orientamento spaziale. Quest'area della corteccia riceve input sia dai canali semicircolari sia dagli organi otolitici. Inoltre, molti pazienti con lesioni a questa regione della corteccia in conseguenza di un ictus riportano inclinazioni e/o traslazioni illusorie. Sebbene siano più rare, alcuni di questi pazienti riportano anche vertigini rotatorie (un'impressione illusoria di rotazione).

Anche se potrebbero esistere proiezioni vestibolari più dirette, esiste una via vestibolare che porta all'ippocampo passando dalla corteccia, e alcuni neuroni nella formazione ippocampale rispondono agli stimoli vestibolari (Horii et al., 2004). Questi neuroni includono delle "cellule della direzione della testa", un insieme di neuroni che tende a scaricare vigorosamente quando la testa dell'animale è puntata in una specifica direzione (Taube, 2007).

### ■ Le influenze corticali

Le aree della corteccia che ricevono proiezioni dal sistema vestibolare proiettano anche all'indietro verso i nuclei vestibolari. L'esistenza di queste vie suggerisce che i feedback dalle aree della corteccia che rispondono alla stimolazione vestibolare probabilmente modulano l'elaborazione vestibolare di basso livello nel tronco encefalico.

Un ruolo specifico per queste proiezioni non è stato provato, ma è risaputo che le conoscenze cognitive di alto livello sono in grado di influenzare sia le percezioni sia le risposte riflesse. Per esempio, immaginare se un target visivo non visto ruota insieme a voi altera il VOR evocato dalla rotazione stessa. Il VOR, come è giusto che sia, viene soppresso quando i partecipanti immaginano che il target ruoti con loro, ma è relativamente ampio quando i partecipanti immaginano che esso sia ancorato alla Terra (Barr, Schultheis e Robinson, 1976).

Per fornire un altro esempio delle influenze corticali di alto ordine, la conoscenza è in grado di influenzare le percezioni del moto (Wertheim, Mesland e Bles, 2001; Rader, Orman e Merfeld, 2011). I moti complessi (come esempio, pensate a un'auto che percorra una rampa di uscita autostradale a quadrifoglio) vengono esperiti in modo diverso se non avete idea di quale sarà il moto, rispetto a quando questo è noto (per esempio, pensate alla stessa auto che viaggia lungo un percorso che effettuate spesso). Gli stimoli vestibolari potrebbero essere gli stessi, ma la vostra conoscenza e le aspettative (entrambe le quali sono cognitive) avranno un impatto sul vostro orientamento spaziale percepito. ●

## 12.10 Quando il sistema vestibolare si guasta

Abbiamo imparato che il sistema vestibolare apporta contributi fondamentali al nostro senso di orientamento spaziale e contribuisce anche a diverse risposte riflesse. Che cosa succede quando il sistema vestibolare non funziona? La cattiva notizia è che, in virtù delle vaste influenze del sistema vestibolare, si sviluppano molti problemi (Baloh e Halmagyi, 1996).

Numerosi pazienti affetti da disfunzione vestibolare sviluppano disorientamento spaziale, molti si sentono instabili, molti non riescono a vedere in modo chiaro a meno che facciano lo sforzo di tenere la loro testa assolutamente immobile; molti sviluppano la cinetosi, che può portare a nausea e vomito, mentre alcuni sviluppano persino problemi di tipo cognitivo. Poiché siamo solitamente inconsapevoli dei contributi del sistema vestibolare, è possibile fraintendere o male interpretare le azioni delle persone che soffrono di questi disordini (Figura 12.32).

La buona notizia è che la maggior parte dei pazienti con disfunzioni vestibolari riesce ad adattarsi, almeno parzialmente, alla situazione. Per esempio, molti pa-



**Figura 12.32** ■ Le disfunzioni vestibolari possono essere difficili da riconoscere

Alcuni sintomi delle disfunzioni vestibolari, come l'instabilità che causa cadute, sono identici agli effetti delle bevande alcoliche. Questa spilla sottolinea come degli osservatori inconsapevoli possano fraintendere i sintomi dei disturbi vestibolari. Anche gli operatori sanitari più qualificati hanno delle difficoltà a diagnosticare alcune forme di disfunzione vestibolare.

zienti affetti da disfunzione vestibolare imparano rapidamente a limitare le attività che danno loro problemi.

Questa strategia è efficace, ma porre dei vincoli al proprio stile di vita non è una soluzione completamente soddisfacente. Fortunatamente, molti pazienti con questi disturbi imparano anche, in aggiunta, a utilizzare altre informazioni sensoriali. Proprio come per il raffinato senso dell'udito che viene a volte riportato dai pazienti affetti da cecità, altri sistemi sensoriali si sostituiscono al sistema danneggiato per aiutare a ridurre i deficit comportamentali da esso causati.

Questo adattamento, combinato con la riabilitazione fisica e con una riduzione delle attività legate al movimento, conduce a uno stile di vita diverso che aiuta i pazienti affetti da disfunzioni vestibolari ad abituarsi alla disabilità.

### ■ Le cadute e la funzione vestibolare

Il rischio di cadute aumenta con l'età e le cadute sono un'importante causa di morte accidentale. Inoltre, i dati sull'equilibrio correlano con le cadute, e la disfunzione vestibolare ha un impatto sull'equilibrio (per esempio, Horak, Nashner e Diener, 1990). Dati recenti mostrano che un incremento delle soglie per la rilevazione dell'inclinazione del rollio al buio è significativamente correlato con l'insuccesso nel completamento di un test standard per l'equilibrio, in particolare nella condizione legata al sistema vestibolare (Bermúdez Rey et al., 2016).

In aggiunta, un'analisi effettuata su più di 5000 americani mostra che l'insuccesso nel completamento proprio di questa condizione del test di equilibrio era correlato con una probabilità sostanzialmente più alta di essere caduti nell'anno precedente (Agrawal et al., 2009).

Presi insieme, questi dati indicano che una sensazione vestibolare inferiore alla media, incluso il declino legato all'età, potrebbe contribuire alla morte di 50 000 americani ogni anno (Bermúdez Rey et al., 2016).

### ■ La sindrome del mal de débarquement

 La maggioranza dei viaggiatori si sente un pochino instabile dopo essere sbarcata da una grossa nave in seguito a una lunga crociera. La mancanza di equilibrio a volte si accompagna a cinetosi e a ondeggiamenti, oscillazioni o percezioni di inclinazione. Potreste avere provato queste sensazioni dopo solo poche ore trascorse in barca. Dopo essere sbarcati, mentre siete sdraiati a letto, potreste avere sentito il leggero dondolio delle onde, pur sapendo che eravate perfettamente immobili. Questi sintomi sono fastidiosi, ma solitamente svaniscono entro poche ore. Di solito si pensa che queste percezioni siano un effetto postumo dell'adattamento: nello specifico, vi siete adattati al movimento oscillatorio che sentivate quando eravate in barca.

Questo adattamento (i cosiddetti "piedi da marinaio") è appropriato quando ci si trova su una barca, ma diviene inappropriato quando si torna a terra, dove porta a provare, appena sbarcati, percezioni transitorie di disorientamento, instabilità e oscillazione, che però prima o poi svaniscono quando ci si riadatta alla

terraferma. Alcune persone, relativamente rare, non sono in grado di riadattarsi in tempi brevi, e questa condizione causa una sindrome clinica chiamata *mal de débarquement* (che letteralmente significa “male da sbarco”, a volte chiamata “mal di terra”).

Per i pazienti affetti da questa sindrome, i sintomi di disorientamento spaziale, instabilità e oscillazione durano per un mese o più dopo lo sbarco (Dai et al., 2017). In casi estremi, i sintomi possono durare per anni e possono essere fortemente disabilitanti. Perché alcuni individui non riescono a riadattarsi quando lasciano la nave rimane un mistero. Molti credono che la sindrome da mal di terra sia il risultato di un maladattamento all’integrazione multisensoriale. ●

## Sensazione e percezione nella vita quotidiana

### GIRI IN GIOSTRA.

#### LA FISICA VESTIBOLARE È DIVERTENTE

I canali semicircolari non sono ottimi trasduttori delle rotazioni a bassa frequenza, un effetto che le giostre dei luna park utilizzano a loro vantaggio. Che cosa rende divertenti le giostre presenti nei parchi giochi e nei parchi tematici? Chiaramente esse sono progettate per essere esperienze sensoriali. Certamente l’udito, il gusto e l’olfatto non sono i sensi predominanti, e mentre la vista può giocare un ruolo nella globalità dell’esperienza, la maggior parte delle giostre non ne dipende per evocare le sensazioni che le persone provano. Di fatto, alcuni frequentatori assidui delle montagne russe si godono l’esperienza anche di più a occhi chiusi! Le giostre dei parchi giochi e dei parchi tematici vengono progettate, in larga parte, per stimolare il sistema vestibolare. In effetti, molto del divertimento che viene da un bel giro in giostra deriva dall’ingannare in qualche modo il sistema vestibolare; di solito, il designer di una giostra ben riuscita gioca su una o più delle caratteristiche fondamentali del sistema vestibolare.

Come primo esempio, consideriamo la semplice giostrina a spinta che si trova nei parchi giochi per bambini (Figura 12.2). Questi dispositivi generalmente hanno una massa considerevole, specialmente a confronto con la massa dei bambini. La grande massa significa che ci vuole un tempo sostanziale (diciamo 10 secondi o più) perché il dispositivo acceleri o freni. Tali cambiamenti graduali possiedono componenti a bassa frequenza che ingannano i canali semicircolari facendo loro percepire in modo incorretto la velocità angolare. Allo stesso tempo la combinazione fra raggio (la distanza dall’asse di rotazione al centro della giostra fino al suo margine) e la velocità angolare al margine porta a un’accelerazione centripeta con componenti a bassa frequenza che viene percepita dagli organi otolitici. L’accelerazione a bassa frequenza inganna il cervello, portandolo a pensare a un’inclinazione

anche se essa è in effetti assente. Questa divergenza tra la percezione e la realtà corrisponde alla definizione di illusione. Tali illusioni sembrano contribuire per lo meno a una parte del divertimento provato sulle giostre dei parchi divertimenti e dei luna park, ma possono anche portare alla cinetosi.

Ora pensiamo alle montagne russe (Figura 12.33). Sebbene parte del divertimento di un ottovolante derivi dal brivido di muoversi ad alta velocità, le curve e giravolte modificano solo minimamente la velocità dei vagoni. Questi contorcimenti sono inseriti nel percorso principalmente per portare a una stimolazione vestibolare che supera di parecchio quella normalmente provata nella vita quotidiana. Di solito le curve sono posizionate nei punti in cui i vagoni viaggiano quasi alla massima velocità, portando quindi ad alte velocità angolari trasdotte dai canali semicircolari e ad alte accelerazioni lineari trasdotte dagli organi otolitici. Questi stimoli vestibolari estremi aumentano il brivido provato durante i giri in giostra.

#### Figura 12.33 ■ Il brivido della sensazione vestibolare

Molte persone, ma non tutte, amano il brivido evocato dagli stimoli vestibolari. Gran parte del brivido (o della paura) provati su un ottovolante è dovuto alla stimolazione vestibolare.



## ■ La sindrome di Menière

Immaginate di provare improvvisamente capogiri, mancanza di equilibrio e disorientamento spaziale così gravi che dovette sdraiarsi (rapidamente!) o cadreste. Immaginate una grave cinetosi che provoca ripetuti attacchi di vomito. Ora immaginate che questi sintomi possano verificarsi all'improvviso e più o meno inaspettatamente in qualsiasi momento. Questa è la brutta situazione in cui si trovano i pazienti affetti dalla sindrome di Menière, una sindrome che ha preso il nome da Prosper Menière, il medico francese che per primo l'ha descritta nel 1861.

La sindrome di Menière affligge circa una persona su 500. Può colpire a qualsiasi età, ma generalmente appare per la prima volta nella mezza età. Altri sintomi includono il tinnito (un fischio illusorio nelle orecchie), la perdita dell'udito e una sensazione di dolore o di congestione all'orecchio (il che rende questo disturbo un problema dell'orecchio interno e non solo del sistema vestibolare).

I sintomi vestibolari di capogiro, mancanza di equilibrio e disorientamento sono così debilitanti che i pazienti divengono spesso incapaci durante gli attacchi. Inoltre, il pensiero che questi sintomi possano tornare in ogni momento può essere terrificante: alcuni pazienti sviluppano la paura di lasciare la loro casa anche quando sono privi di sintomi. A peggiorare la situazione, sebbene si sappia che il sistema vestibolare è la fonte del disorientamento spaziale che viene sofferto, la causa specifica dei sintomi rimane misteriosa. Mentre alcuni pensano che un eccesso di liquido nell'orecchio interno sia la causa della sindrome di Menière, altri ritengono che diversi disordini che coinvolgono l'orecchio interno portino a questa costellazione di sintomi.

Possibili trattamenti per la malattia includono farmaci per abbassare la pressione nell'orecchio interno, l'impianto di dispositivi che forniscono impulsi micropressori transtimpanici e a volte delle procedure chirurgiche che distruggono l'apparato vestibolare. Fermatevi per un momento e pensate a quest'ultima soluzione! I sintomi (transitori) della sindrome di Menière sono così gravi che i pazienti (e i loro medici) sono disposti a causare una disabilità permanente pur di liberarsene. Per quelli di noi abbastanza fortunati da non aver mai provato gravi problemi vestibolari, questo esempio fornisce un piccolo indizio su quanto disabilitanti possano essere i sintomi quando il sistema vestibolare funziona male e ci permette anche di intravedere i contributi fondamentali forniti da questo sistema.

## SINTESI

1. Gli organi vestibolari sono gli organi dell'orecchio interno che percepiscono il movimento della testa e la forza di gravità e contribuiscono al nostro senso di equilibrio.
2. Gli organi vestibolari includono tre canali semicircolari (orizzontale, anteriore e posteriore) che percepiscono il moto angolare, e due organi otolitici (utricolo e sacco) che percepiscono sia la forza di gravità che l'accelerazione lineare.
3. Le cellule ciliate vestibolari sono i meccanocettori che convertono sia l'orientamento rispetto alla gravità sia i movimenti della testa in segnali che vengono inviati al cervello.
4. L'orientamento spaziale include tre modalità percettive: moto lineare, moto angolare e inclinazione. La direzione e l'ampiezza sono le qualità che definiscono ciascuna di queste tre modalità sensoriali.
5. Siamo straordinariamente sensibili ai movimenti della testa anche al buio, riconoscendo le direzioni di rotazione, moto lineare e inclinazione a soglie bassissime.
6. Non possediamo una percezione vestibolare isolata dagli altri sensi. La percezione dell'orientamento spaziale combina le informazioni derivanti da molteplici sistemi sensoriali (cioè è un tipo di integrazione multisensoriale), tra cui il sistema vestibolare e quello visivo danno i contributi maggiori.
7. Il cervello elabora le informazioni vestibolari al fine di ottenere delle percezioni che differiscono sostanzialmente dai segnali misurabili dai neuroni afferenti.
8. In aggiunta ai loro contributi alla percezione dell'orientamento spaziale, gli organi vestibolari contribuiscono ai riflessi posturali, vestibolo-autonomici e vestibolo-oculari. I riflessi posturali evocati dal sistema vestibolare ci aiutano a mantenere l'equilibrio. I riflessi vestibolo-autonomici ci aiutano a regolare il flusso sanguigno, in particolare al cervello. I riflessi vestibolo-oculari sono movimenti oculari compensatori che ci aiutano a vedere chiaramente anche quando la testa si muove.
9. I problemi vestibolari sono comuni e le opzioni di trattamento sono limitate. Per i pazienti con sindrome di Menière, per esempio, i sintomi possono diventare così disabilitanti che questi pazienti accettano delle cure che portano a una disabilità permanente pur di liberarsi dei sintomi.

Jeremy M. Wolfe, Keith R. Kluender, Dennis M. Levi, Linda M. Bartoshuk  
Rachel S. Herz, Roberta L. Klatzky, Daniel M. Merfeld

# Sensazione & Percezione

Seconda edizione italiana condotta sulla sesta edizione inglese

A cura di Roberto Burro e Alberto Zani

Come è possibile che il cervello umano, partendo da immagini bidimensionali e distorte che si formano sul fondo di ciascun occhio, giunga a creare la percezione tridimensionale del mondo? Perché alcune sostanze hanno un sapore dolce? In che modo i radiologi individuano le cellule tumorali usando i raggi X? Per quale ragione la perdita dell'olfatto è più invalidante di quanto si possa pensare?

Le domande relative alla percezione toccano gli ambiti più svariati, perché i sensi umani hanno un campo d'azione vasto e complesso, con ricadute su salute, comportamento, apprendimento, tecnologia, arte: in pratica su ogni ambito della nostra vita.

*Sensazione & Percezione* espone lo stato della ricerca su una materia in continuo mutamento, collegando queste due attività al comportamento e alla neurofisiologia, e individuando punti di forza e debolezza delle teorie in circolazione, per offrire un contributo in equilibrio tra psicologia cognitiva e neuroscienze.

Tra le novità della seconda edizione italiana, l'enfasi sul concetto di **multisensorialità** è una delle più importanti, ed è segnalata nel testo con un'icona. La natura dell'esperienza percettiva, infatti, è in gran parte multisensoriale e questa interazione non riguarda solo gusto e olfatto, ma tutti i sensi (anche un disturbo dell'udito come le vertigini, per esempio, ha una ricaduta sul gusto). Altre novità riguardano la **modellizzazione matematica e computazionale** della percezione, le recenti scoperte inerenti all'area del cervello deputata alla forma visiva delle parole (VWFA), gli approfondimenti sulle funzioni delle cellule ciliate esterne dell'orecchio interno e sul trattamento della perdita dell'udito, come il suono influenza la vista e come funziona quella complicata condizione a sei dimensioni che è la sensazione vestibolare.

Infine, ogni capitolo comprende una sezione dedicata a *Sensazione e Percezione nella vita quotidiana*, per portare la materia "fuori dal laboratorio".

**Jeremy M. Wolfe** è professore di Oftalmologia e Radiologia alla Harvard Medical School, Boston, Massachusetts.  
**Keith R. Kluender** è a capo del Department of Speech, Language, and Hearing Sciences della Purdue University, Indiana.

**Dennis M. Levi** è professore di Neuroscienze presso la School of Optometry e l'Helen Wills Neuroscience Institute della University of California, Berkeley.

**Linda M. Bartoshuk** è Assistant Director e Bushnell Professor di Food Science and Human Nutrition presso il Center for Smell and Taste dell'University of Florida, Gainesville.

**Rachel S. Herz**, psicologa e scienziata cognitivista, è Adjunct Assistant Professor presso il Department of Psychiatry and Human Behavior alla Brown University, Providence.

**Roberta L. Klatzky** è professoressa di Psicologia presso il Department of Psychology Human-Computer Interaction Institute della Carnegie Mellon University, Pittsburgh, e membro dell'Accademia Nazionale delle Scienze.

**Daniel M. Merfeld** è professore presso il Department of Otolaryngology all'Ohio State University College of Medicine, Columbus.

## Le risorse multimediali



[online.universita.zanichelli.it/wolfeze](https://online.universita.zanichelli.it/wolfeze)

A questo indirizzo sono disponibili le risorse multimediali di complemento al libro. Per accedere alle risorse protette è necessario registrarsi su [my.zanichelli.it](https://my.zanichelli.it) inserendo il codice di attivazione personale contenuto nel libro.

## Libro con ebook



Chi acquista il libro nuovo può accedere gratuitamente all'**ebook**, seguendo le istruzioni presenti nel sito. L'ebook si legge con l'applicazione *Booktab*, che si scarica gratis da App Store (sistemi operativi Apple) o da Google Play (sistemi operativi Android).

L'accesso all'ebook e alle risorse digitali protette è personale, non condivisibile e non cedibile, né autonomamente né con la cessione del libro cartaceo.

WOLFE\*SENSAZIONE & PERCEZIONE 2ELUM

ISBN 978-88-08-29979-6



9 788808 299796

4 5 6 7 8 9 0 1 2 (60P)