

Università degli Studi G. d'Annunzio, Chieti-Pescara
Corso di Laurea in *Scienze e Tecniche Psicologiche*
Insegnamento di Psicobiologia II – AA 2017-2018

Prof.ssa Giorgia Committeri

Il controllo dello sguardo

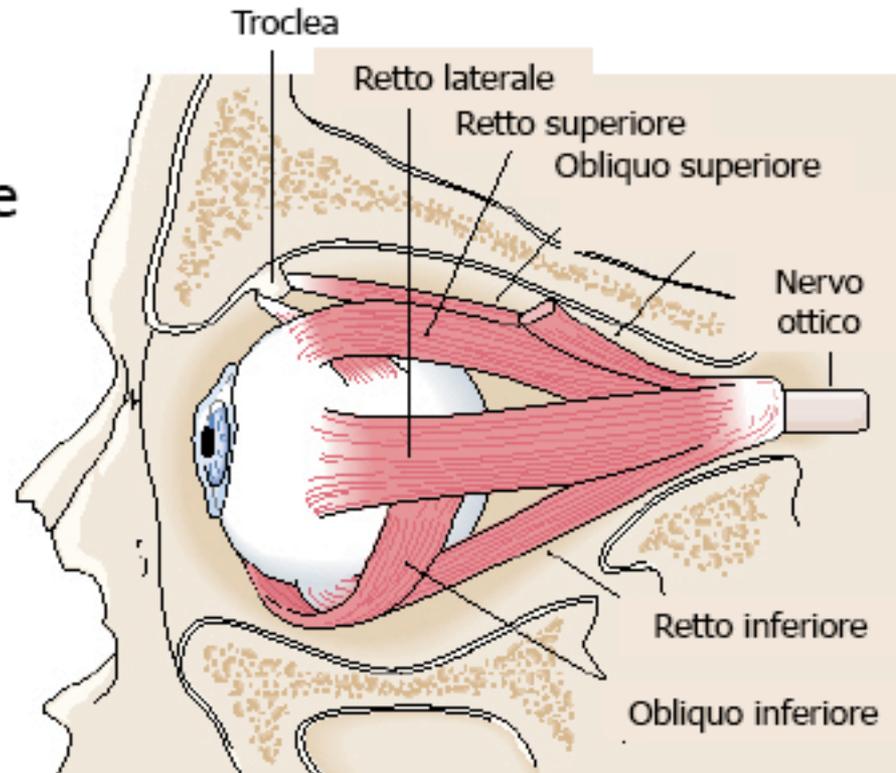
Il controllo dello sguardo

- I sistemi motori implicati nel **controllo dello sguardo** (movimenti accoppiati/coordinati degli occhi e del capo), dell'equilibrio e della postura agiscono in modo da stabilizzare il nostro corpo, e in particolare i nostri occhi, nello spazio
- Per analizzare un oggetto presente nell'ambiente esterno dobbiamo spostare la fovea verso di esso e il sistema dello sguardo lo fa attraverso:
 - il sistema oculomotorio (fa muovere gli occhi nelle orbite)
 - il sistema dei movimenti del capo (fa muovere le orbite nello spazio)
- Critica è la capacità di stabilizzare l'immagine sulla retina (occhi fissi se l'immagine è fissa e immagine stabilizzata quando l'oggetto si muove nel mondo o si muove il capo/corpo)

Il sistema oculomotorio

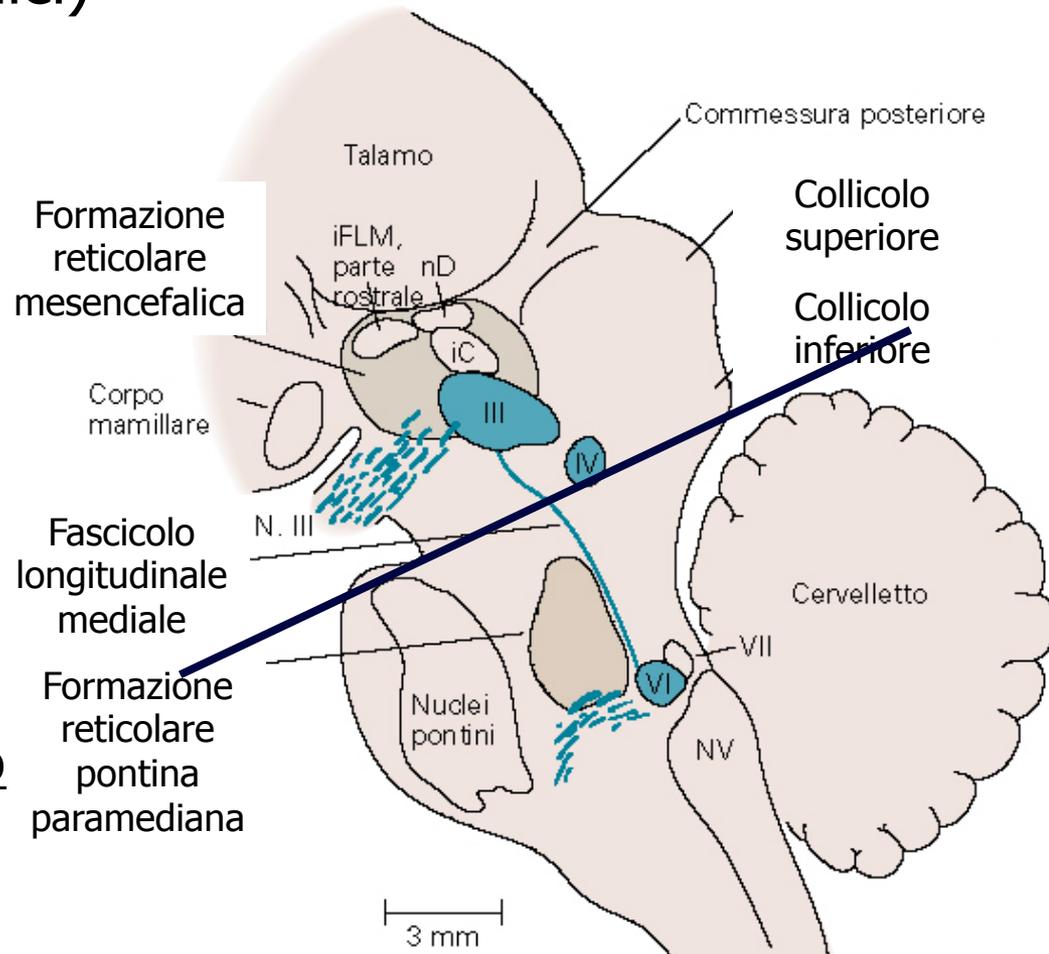
- I movimenti dell'occhio fanno ruotare il globo oculare nell'orbita attraverso tre coppie complementari di muscoli estrinseci

- Retti orizzontali (mediale e laterale)
- Retti verticali (superiore e inferiore)
- Obliqui (superiore e inferiore)



Il sistema oculomotorio

- I sei muscoli sono controllati da tre gruppi di motoneuroni i cui corpi cellulari sono situati in tre nuclei del tronco dell'encefalo (tre nervi cranici)
- Nervo oculomotore (III), nucleo nel collicolo superiore (innerva i retti mediale, superiore, inferiore e l'obliquo inferiore)
- Nervo trocleare (IV), nucleo nel collicolo inferiore (innerva l'obliquo superiore)
- Nervo abducente (VI) nucleo nel ponte (innerva il retto laterale)



Il sistema oculomotorio

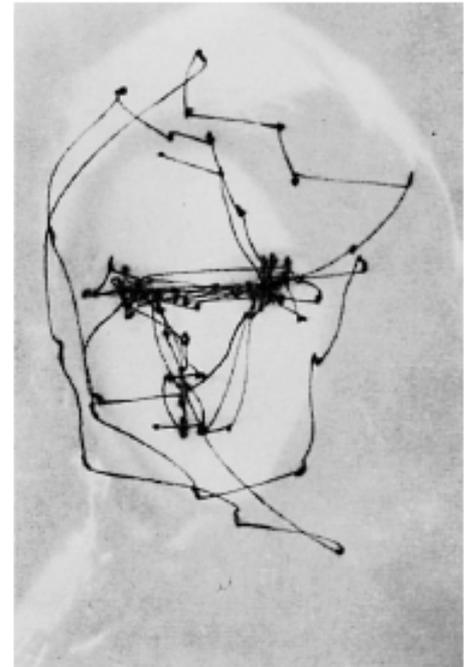
- La frequenza di scarica dei motoneuroni dei muscoli estrinseci (neuroni oculomotori) è direttamente proporzionale alla posizione dell'occhio e alla sua velocità
- Come i motoneuroni che innervano i muscoli scheletrici, presentano una sequenza di reclutamento stereotipata, determinata dalla posizione dell'occhio nell'orbita
- A differenza dei motoneuroni scheletrici:
 - I muscoli oculari estrinseci non generano riflessi da stiramento
 - I neuroni oculomotori prendono parte in egual misura a tutti i tipi di movimenti oculari (non esistono neuroni specializzati per i movimenti veloci o di inseguimento lento)
 - I neuroni oculomotori non sono sottoposti a controllo inibitorio ricorrente
 - I muscoli che innervano non sono divisibili in muscoli rapidi e lenti

Sistemi di controllo oculare

- Sei sistemi neuronali mantengono la fovea sul bersaglio visivo:
 1. Sistema dei movimenti saccadici
 - Veloci, verso stimoli periferici di interesse
 2. Sistema dei movimenti lenti di inseguimento
 - Seguono oggetti in movimento
 3. Sistema dei movimenti di vergenza
 - Per fissare oggetti a diverse distanza, disgiuntivi dei due occhi
 4. Sistema dei movimenti vestibolo-oculari
 - Durante movimenti del capo, prodotti da segnali vestibolari
 5. Sistema dei movimenti optocinetici
 - Durante movimenti rotatori prolungati del capo, da segnali visivi
 6. Sistema di fissazione
 - Impedisce attivamente agli occhi di muoversi

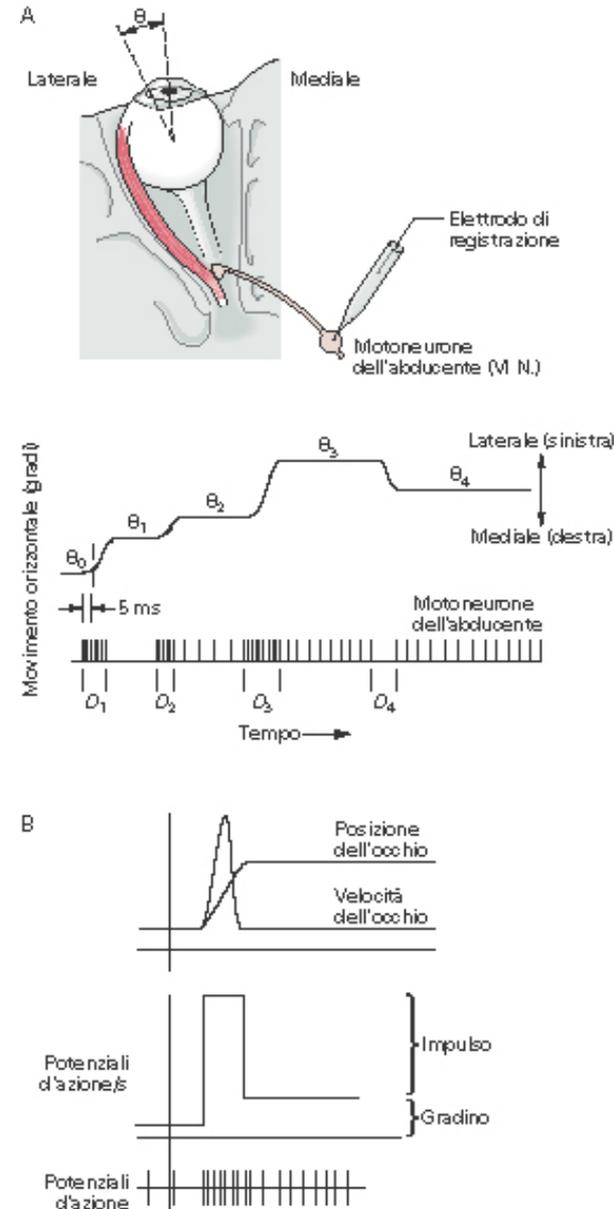
1. Sistema dei movimenti saccadici

- Movimenti rapidi, tra una fissazione e l'altra, usati per esplorare l'ambiente visivo (verso stimoli periferici di interesse)
- Stereotipati, andamento standard (latenza di circa 200 ms, velocità molto elevata, fino a $900^\circ/s$)
- Possibile modificare la direzione e l'ampiezza ma non la velocità (correzioni mediante altri movimenti saccadici, non mediante meccanismi a feedback)
- Possono essere svolti verso stimoli di tutte le modalità sensoriali, in risposta a comandi verbali e al ricordo della posizione degli oggetti nello spazio



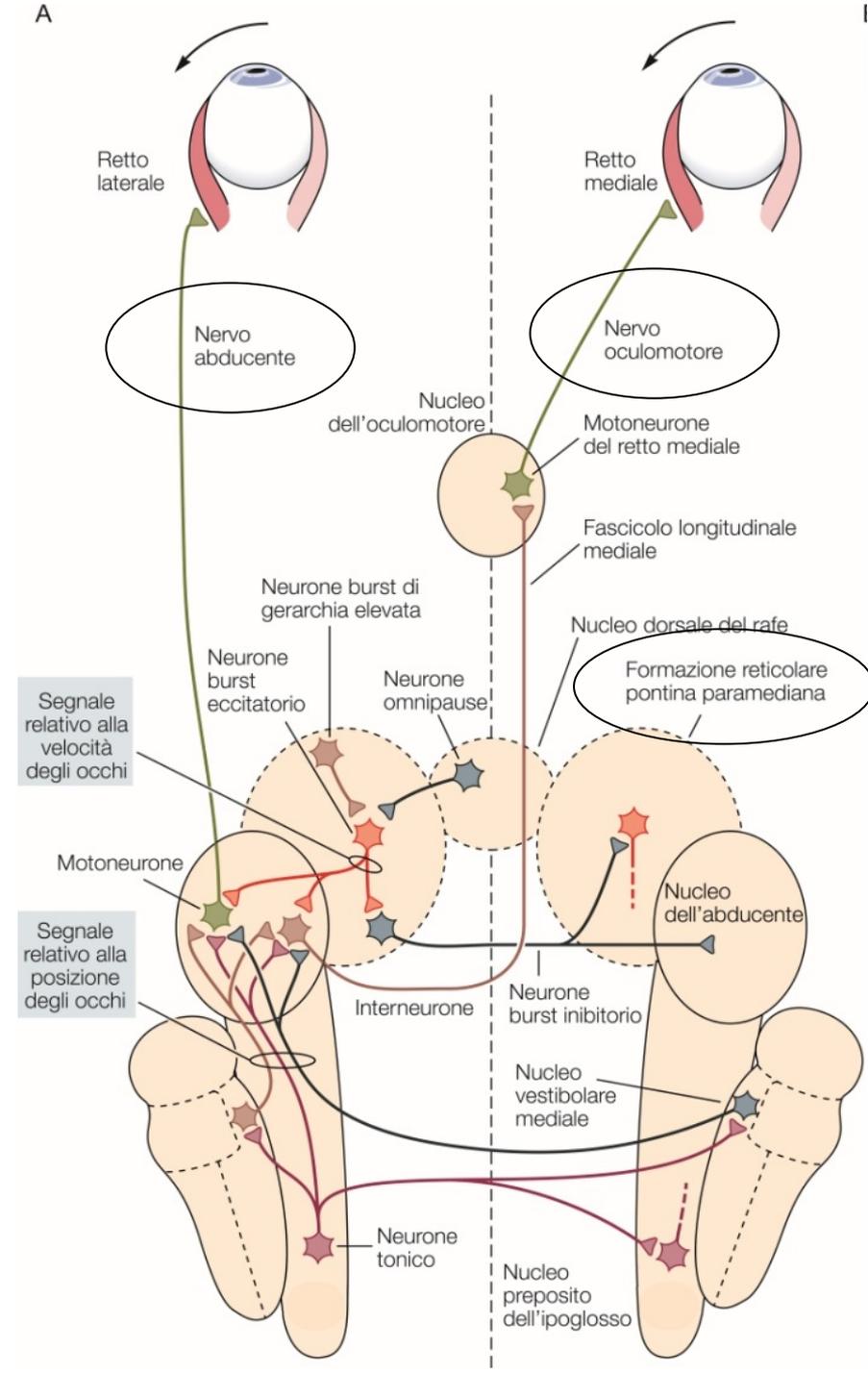
1. Sistema dei movimenti saccadici

- Durante i movimenti saccadici segnale di tipo *impulso-gradino* (*pulse-step*): aumento rapido di frequenza, seguito da uno stato di contrazione tonica
- Il segnale a gradino "integra" la posizione dell'occhio
- I centri superiori specificano il cambiamento della posizione che si intende effettuare
- Gli interneuroni della formazione reticolare del tronco trasformano il segnale superiore in istruzioni sulla velocità e la posizione che vengono inviate ai motoneuroni

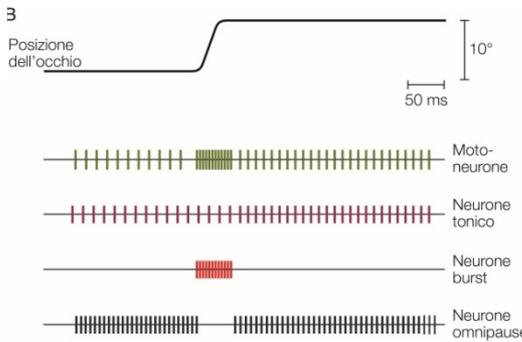


1. Sistema dei movimenti saccadici

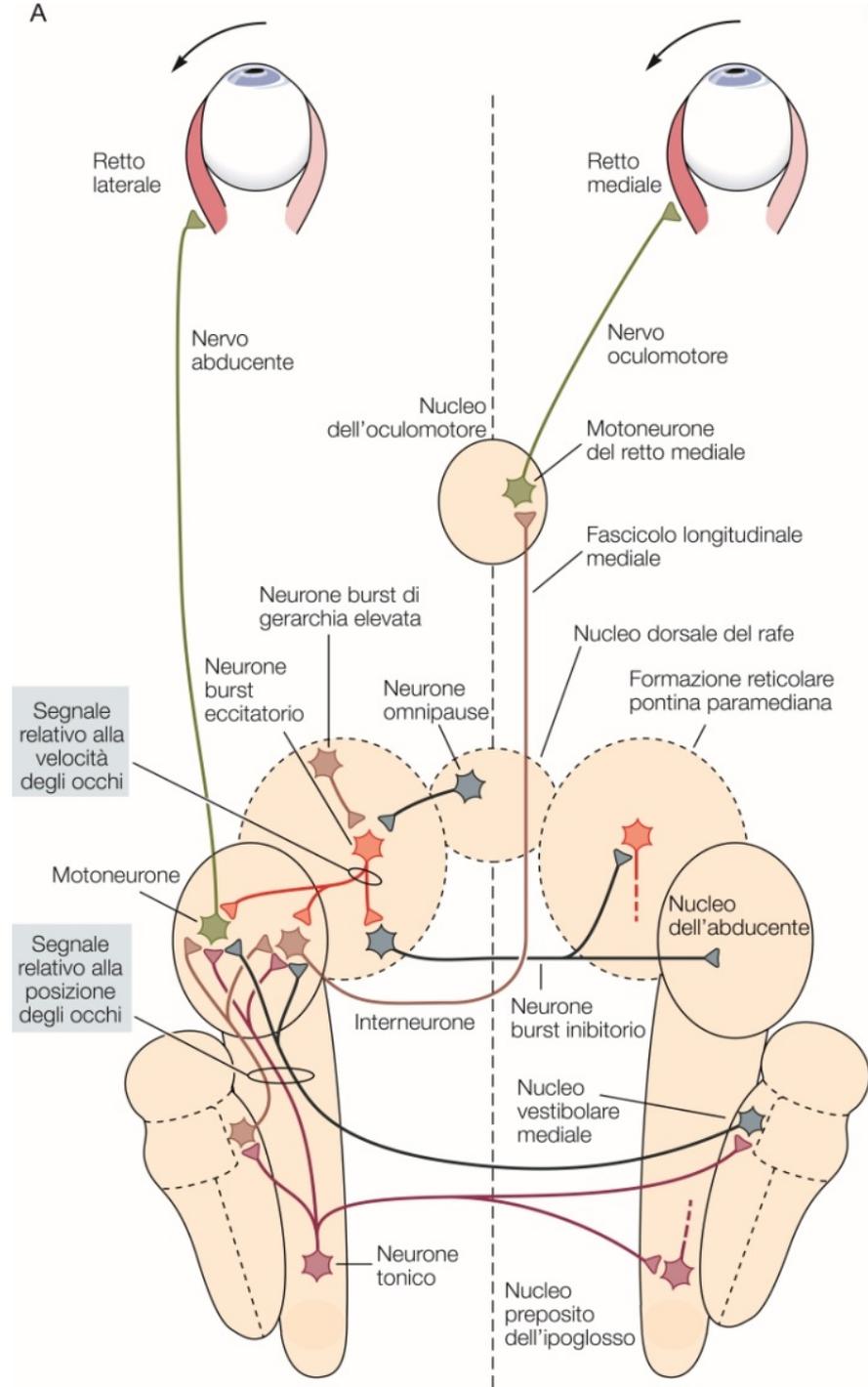
- I movimenti saccadici orizzontali vengono generati a livello della formazione reticolare pontina
 - La stimolazione di questa formazione fa ruotare gli occhi dal lato ipsilaterale
 - Lesioni della stessa sopprimono le saccadi ipsilaterali
- Cellule *burst* (=che scaricano a raffica) generano la componente impulsiva
- Cellule *omnipause* (nel nucleo del rafe) inibitorie delle burst scaricano continuamente tranne che durante le saccadi



- Per l'esecuzione di una saccade va quindi eccitata la cellula *burst* e inibita la cellula *omnipause*
 - = sistema stabile, che rende molto improbabili saccadi indesiderate
- I nuclei vestibolare mediale (VIII nc) e preposito dell'ipoglosso (XII nc), insieme al flocculo cerebellare, emettono un segnale tonico che è "funzione" della posizione dell'occhio
 - Responsabili della componente a gradino



Velocità e posizione
Solo posizione
Solo velocità



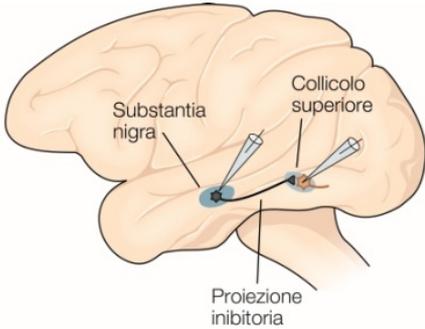
1. Sistema dei movimenti saccadici

- I movimenti saccadici verticali vengono generati a livello della formazione reticolare mesencefalica (nb: il nucleo del nervo oculomotore si trova nel mesencefalo, a livello del collicolo superiore), da neuroni *burst* e neuroni tonici dedicati
- Le cellule *omnipause* del ponte controllano sia i neuroni *burst* del ponte che quelli mesencefalici
- I movimenti saccadici obliqui sono generati sia dal sistema pontino che da quello mesencefalico (perché presentano sia una componente orizzontale che una componente verticale)
- Tutti i saccadici sono controllati dalla corteccia, in generale attraverso il *collicolo superiore*, importante regione di *integrazione sensorimotoria* (vedi cap. 27)

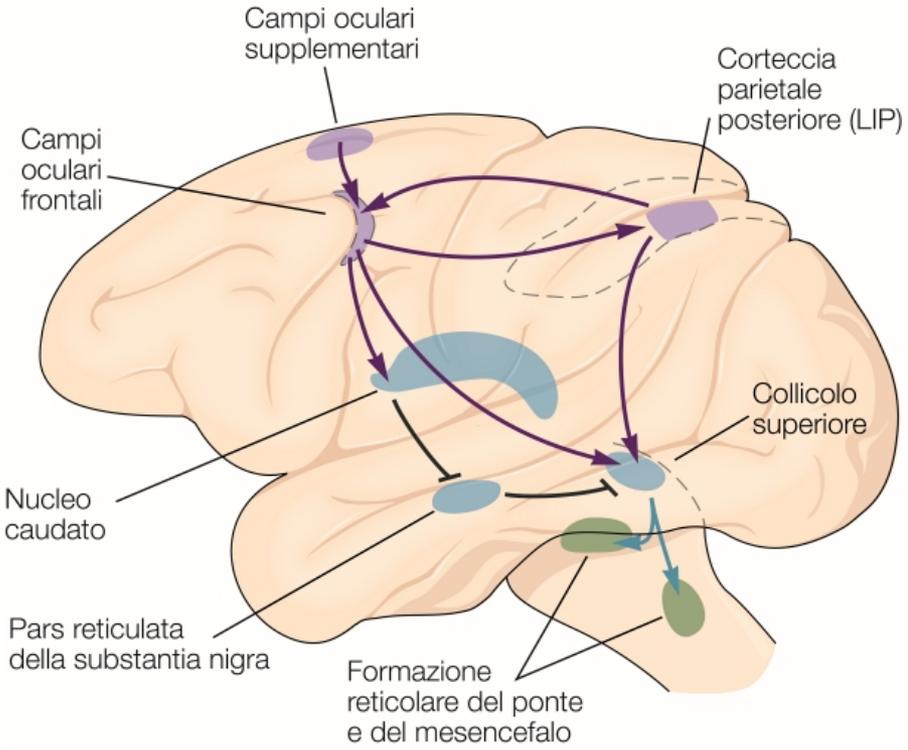
1. Sistema dei movimenti saccadici

- Il collicolo superiore è composto da due regioni indipendenti:
 - Strati superficiali, che ricevono informazioni visive dall'emicampo controlaterale
 - Strati intermedi e profondi, che ricevono informazioni visive e motorie (mappa corporea e della localizzazione dei suoni nello spazio, allineate con la mappa visuotopica)
- I neuroni in rapporto con il movimento scaricano prima dei movimenti oculari di particolare ampiezza e direzione, come quelli in rapporto con la visione, che rispondono a stimoli visivi applicati a particolari distanze e direzioni dalla fovea
- La mappa dei movimenti oculari possibili è sovrapposta alle mappe recettive visive e uditive (codifica spaziale)
- *Campo di movimento*: regione del campo visivo che contiene i bersagli dei movimenti saccadici
- Codice di popolazione simile a quello del sistema motorio scheletrico

- I nuclei della base (pars reticulata della substantia nigra) inibiscono il collicolo superiore (come le cellule *omnipause* inibiscono i neuroni *burst* del ponte)
- Il collicolo può generare il movimento saccadico solo dopo che l'attività inibitoria tonica viene soppressa (caudato)



A Scimmia

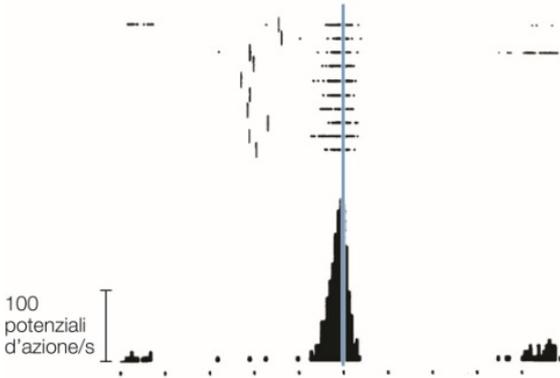


Scelta del bersaglio

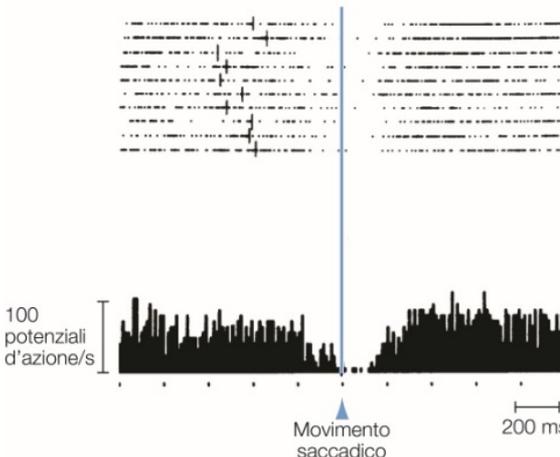
Segnali corticali ritrasmessi ai circuiti motori

Traduzione in segnali specifici per i muscoli che generano i saccadici

A Neurone del collicolo superiore

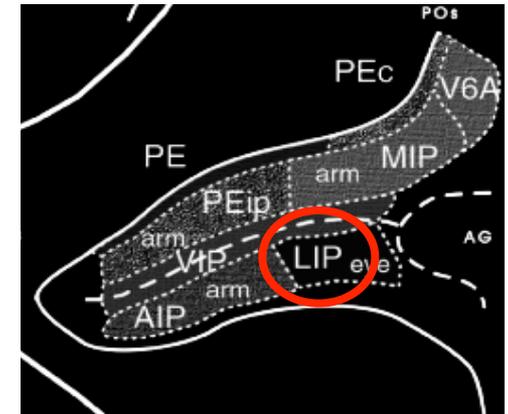
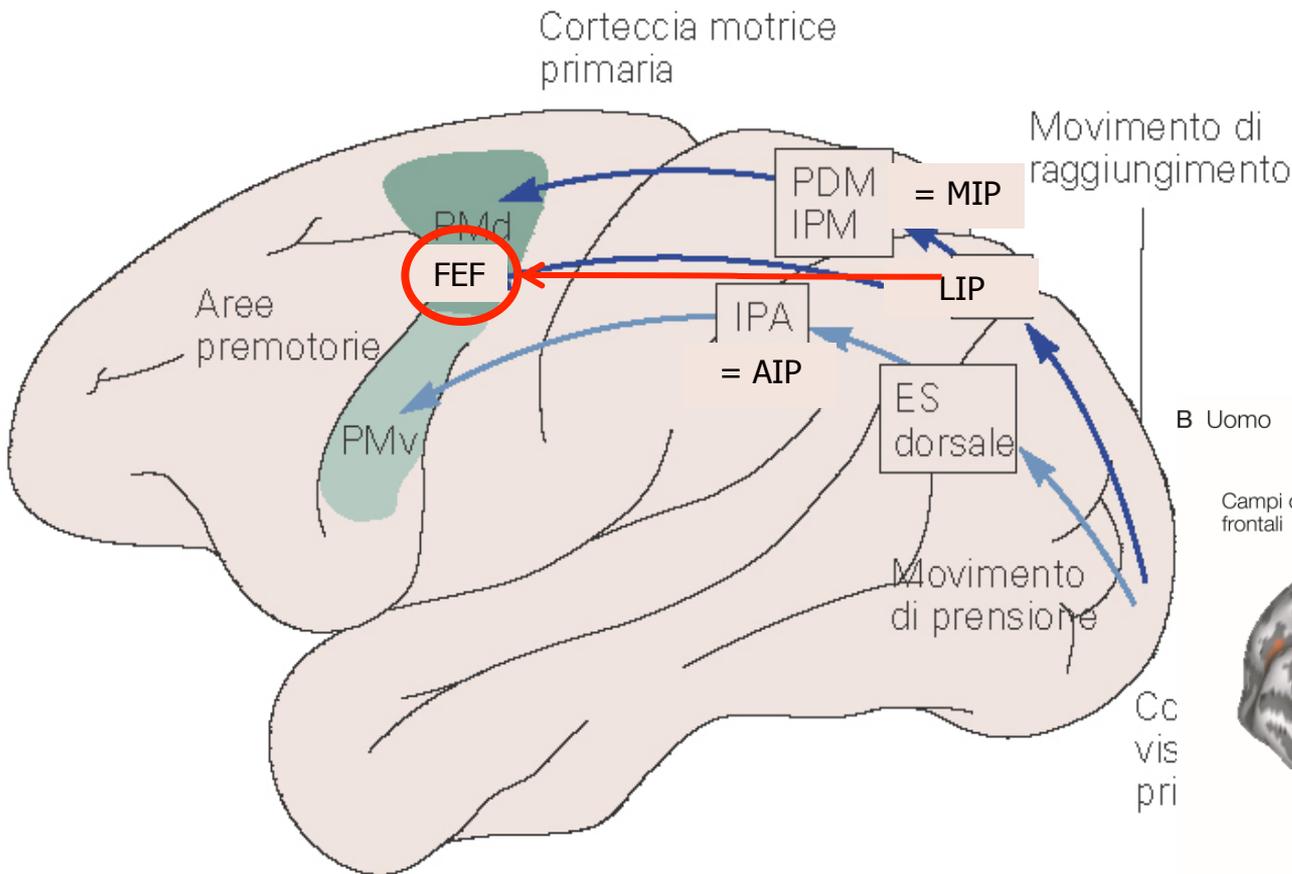


B Neurone della substantia nigra

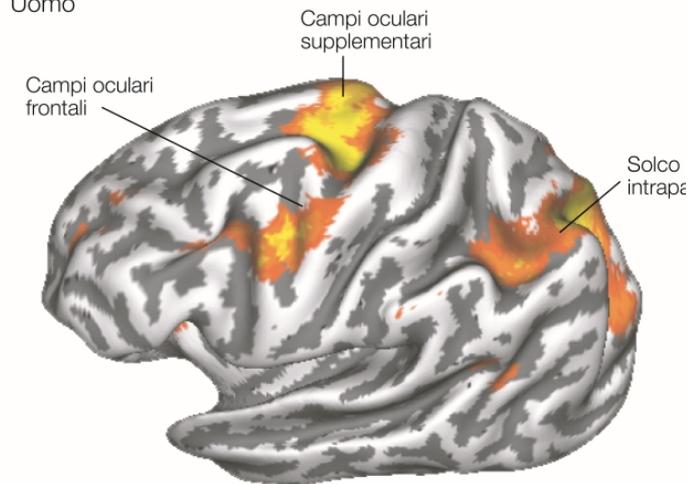


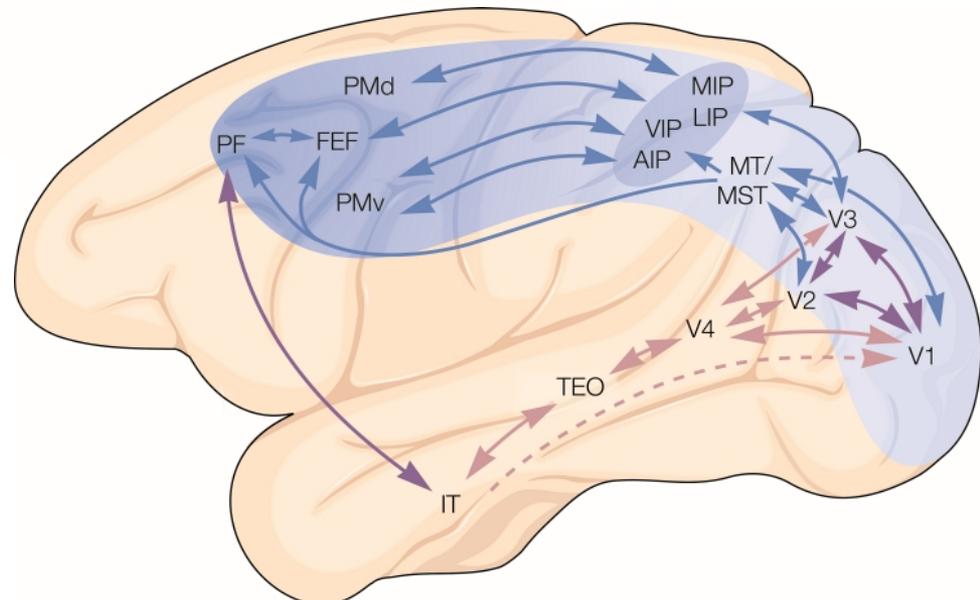
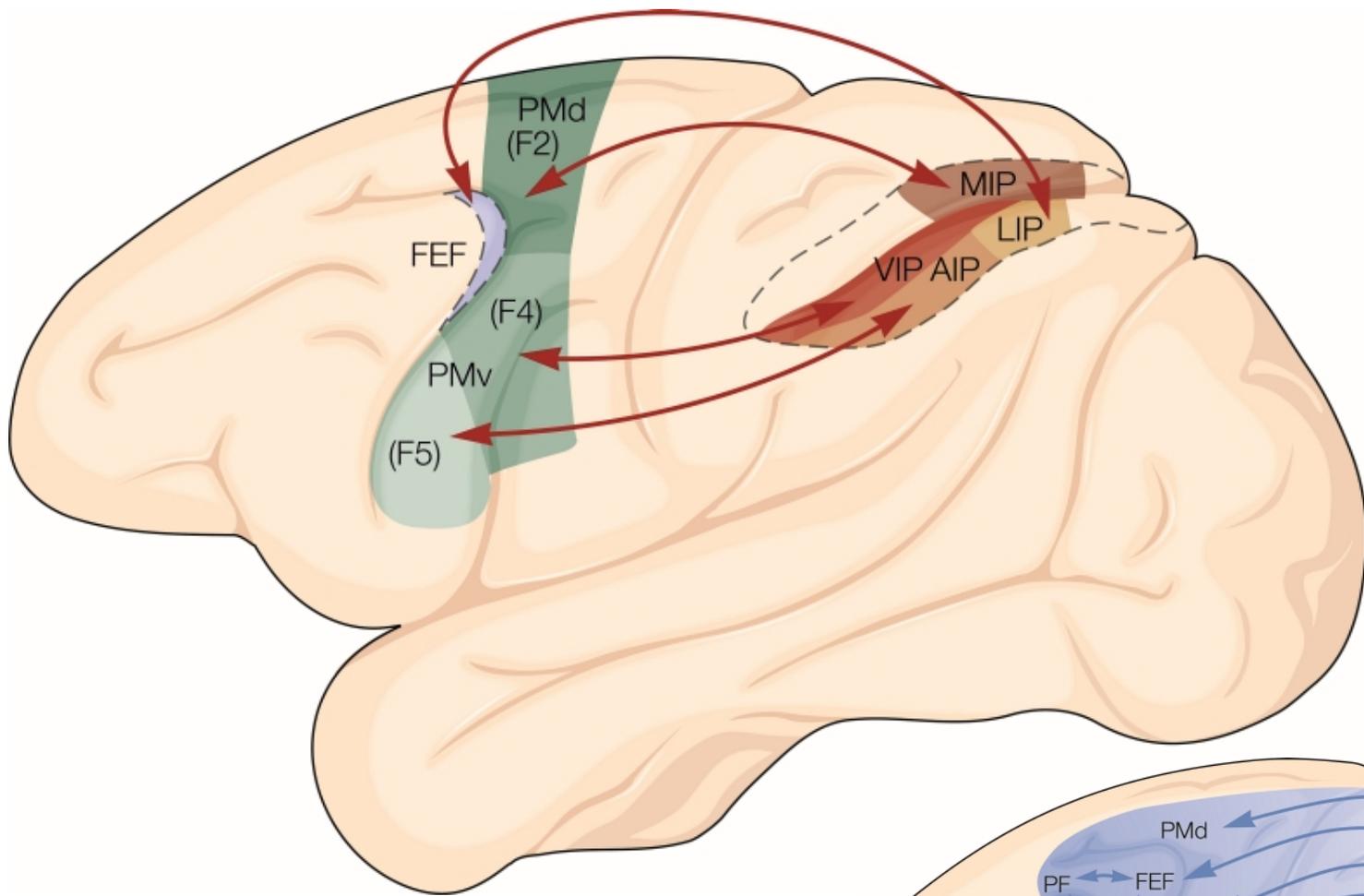
1. Sistema dei movimenti saccadici

Circuito corticale Saccadi: LIP-FEF



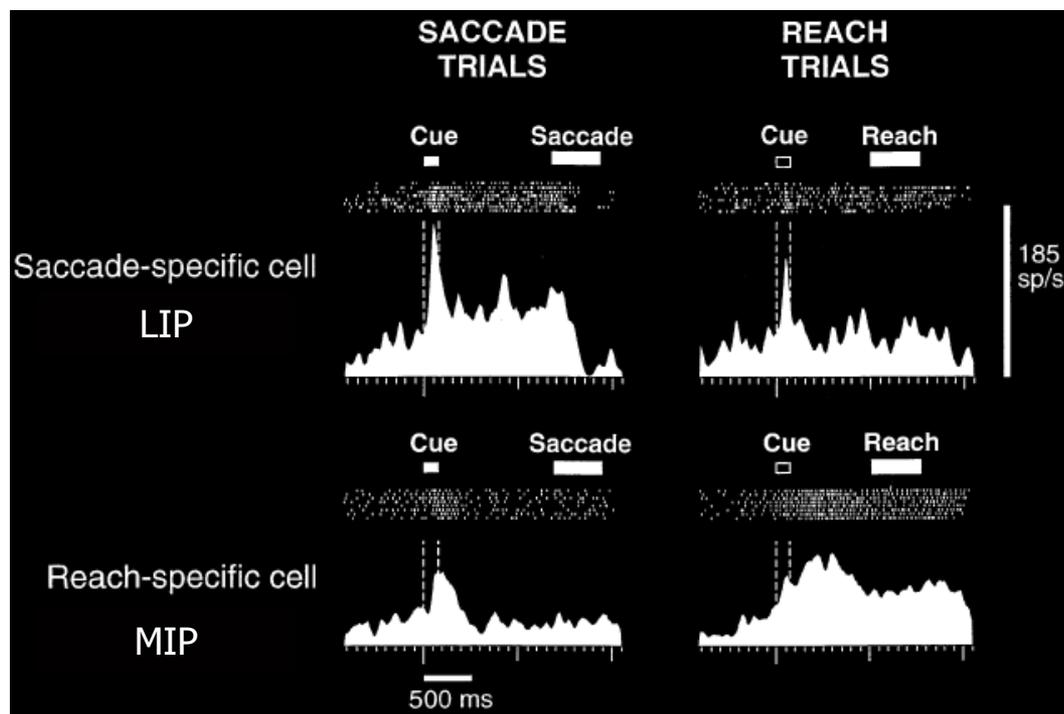
B Uomo



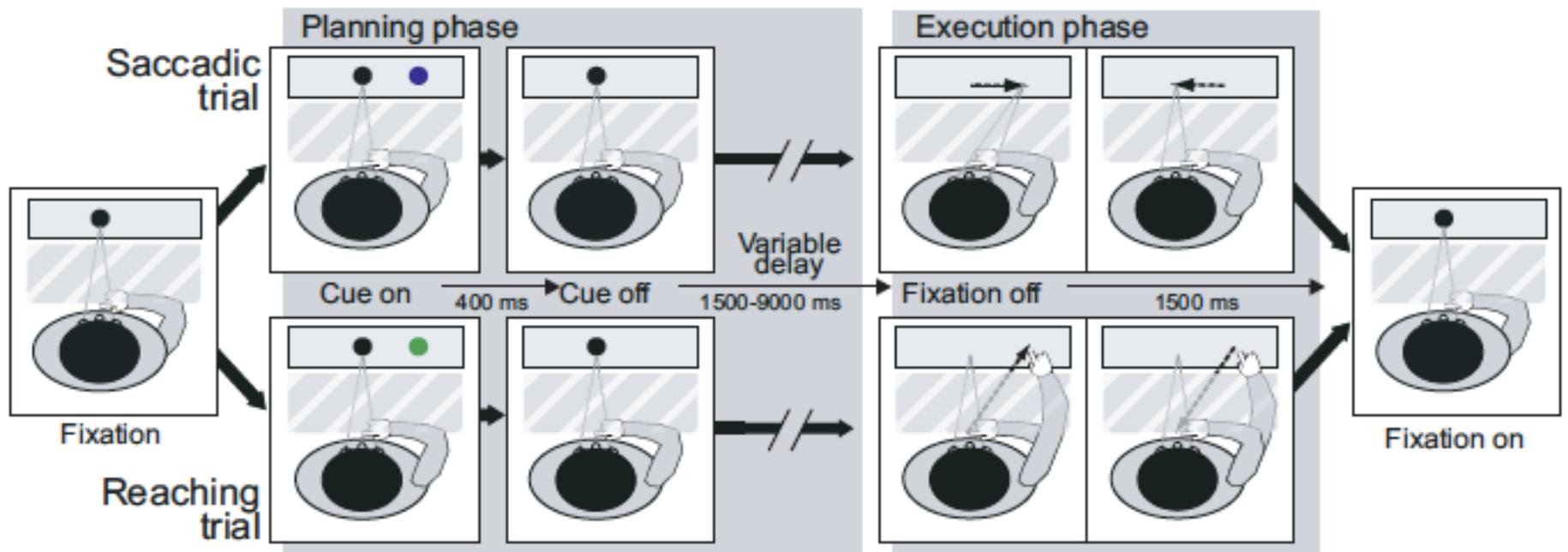


Saccadi vs. reaching: LIP e MIP nella scimmia

- L'area LIP rappresenta l'intenzione di eseguire saccadi:
 - la risposta ad uno stimolo visivo è maggiore se esso dovrà essere usato per una saccade piuttosto che per un movimento della mano



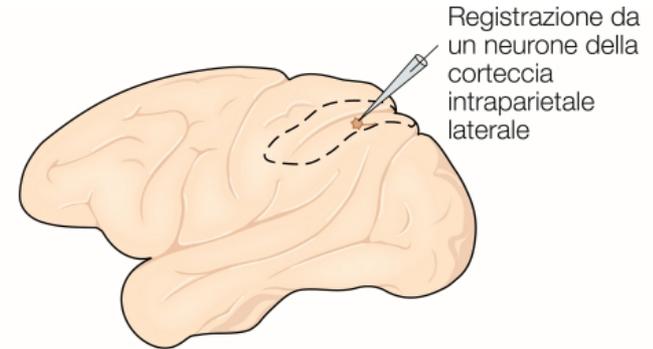
Paradigmi delay-based anche nell'uomo



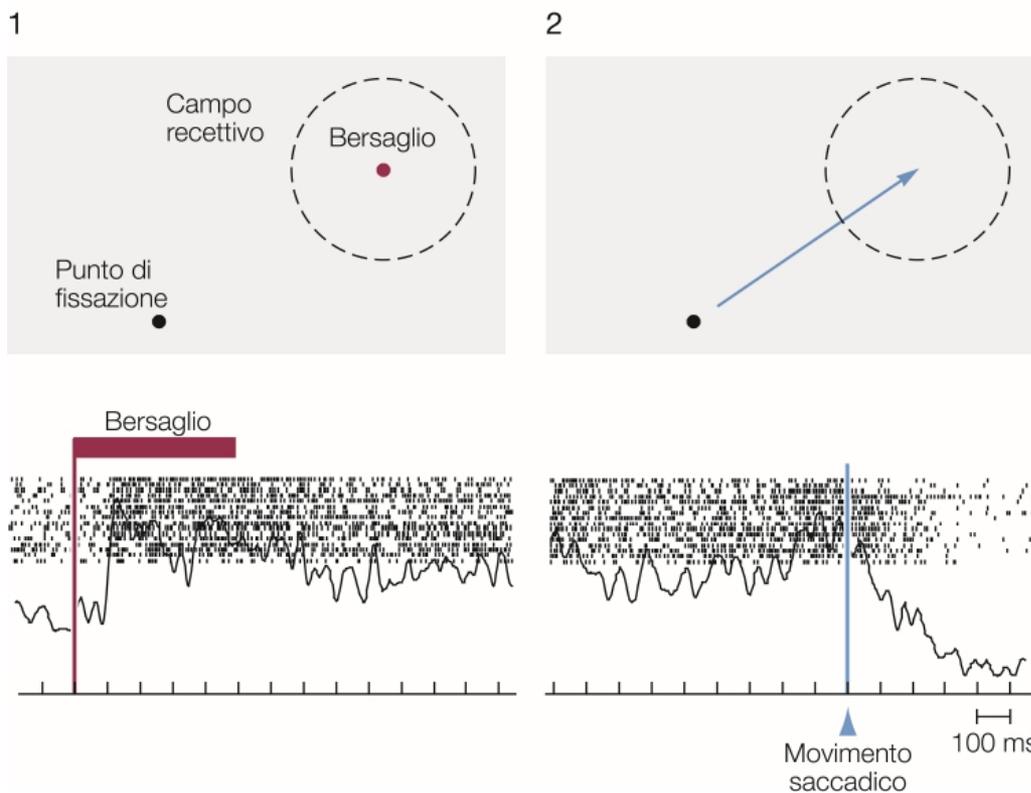
Area LIP

- I neuroni dell'area LIP rispondono alla comparsa di stimoli luminosi nel campo recettivo...
ma
- ...scaricano soprattutto se l'animale deve effettuare un movimento degli occhi in direzione dello stimolo (= intenzione)
- ...scaricano soprattutto se lo stimolo è nuovo o saliente (= attenzione)
- ...continuano a scaricare anche dopo che lo stimolo è scomparso (= memoria)

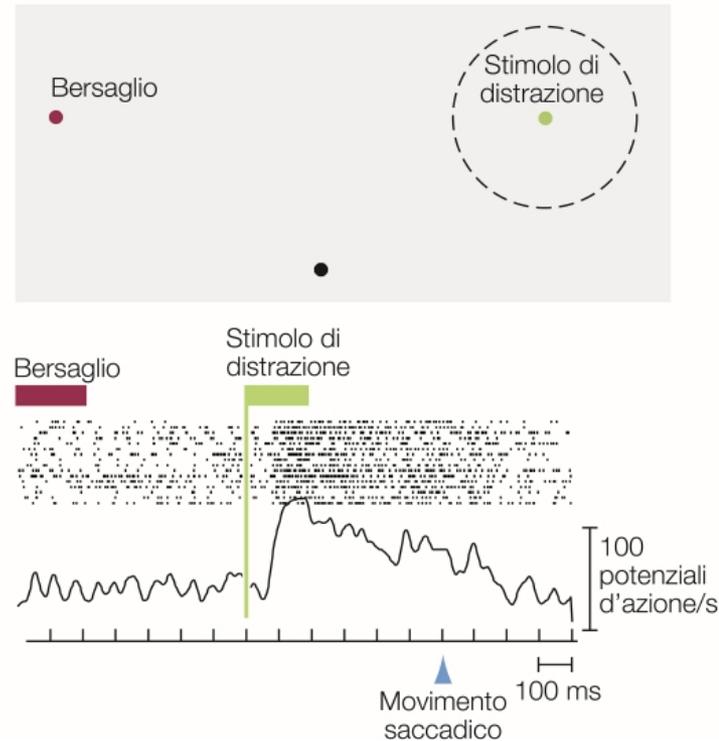
Area LIP



A Il neurone scarica a partire dalla comparsa del bersaglio fino all'esecuzione del movimento saccadico



B Il neurone risponde in modo altrettanto vivace alla presentazione all'interno del suo campo recettivo di uno stimolo che lo distrae



Campi oculari frontali (FEF)

- I neuroni dei campi oculari frontali (Frontal Eye Fields = FEF) sono maggiormente coinvolti con gli aspetti dell'esecuzione dei movimenti saccadici
 - Neuroni visivi: rispondono agli stimoli visivi e metà di loro risponde di più ai futuri bersagli delle saccadi (no risposta solo attenzionale come in LIP)
 - Neuroni “in rapporto con il movimento”: scaricano prima e durante l'esecuzione delle saccadi verso bersagli rilevanti (il collicolo scarica sempre, indipendentemente dalla rilevanza) e non rispondono ai soli stimoli visivi
 - Neuroni visuomotori: tutte le proprietà suddette

Campi oculari frontali (FEF) e supplementari (SEF)

- Il controllo del collicolo superiore (CS) avviene attraverso due vie:
 - I neuroni dei FEF “in rapporto con il movimento” proiettano agli strati intermedi del CS, eccitando i neuroni in rapporto con le saccadi
 - Gli stessi neuroni stabiliscono connessioni eccitatorie con il nucleo caudato: inibendo la substantia nigra, liberano il CS dall’inibizione

(I FEF proiettano anche direttamente alla formazione reticolare pontina e mesencefalica)
- I campi oculari supplementari (SEF) sono implicati in aspetti più cognitivi
- La corteccia prefrontale dorsolaterale (DLPFC) scarica quando si compie una saccade verso un bersaglio memorizzato

Esempi di conseguenze lesionali

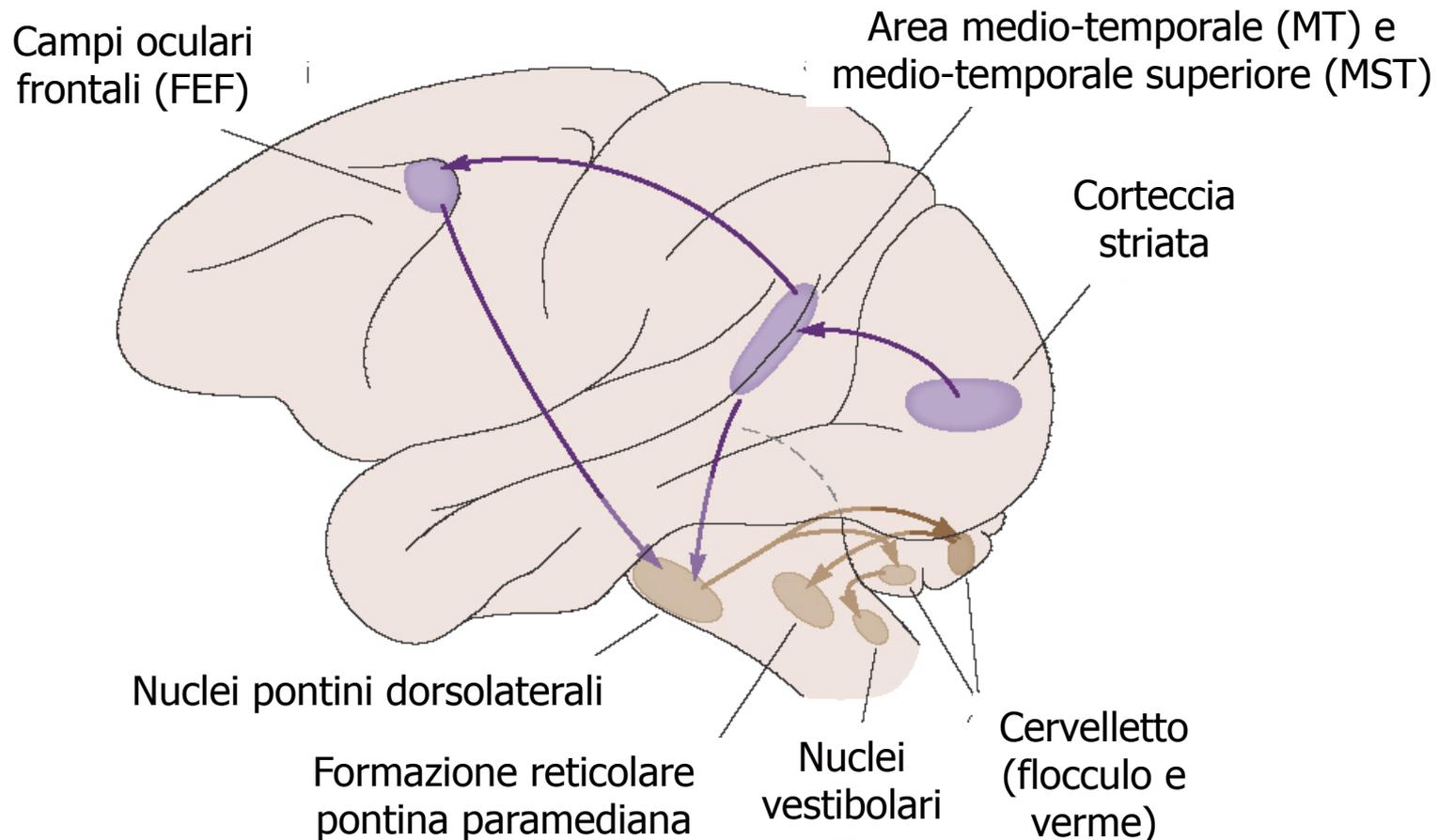
- Nella scimmia:
 - lesioni al CS deficit transitori del sistema saccadico
 - Lesioni dell'area LIP e delle aree frontali ad essa connesse provoca neglect per lo spazio controlaterale lontano
- Nell'uomo:
 - lesioni ai FEF producono incapacità di inibire saccadi verso stimoli che attirano l'attenzione
 - lesioni parietali (più inferiori, ma che alterano l'attività del circuito LIP-FEF) possono causare neglect controlaterale
 - lesioni parietali bilaterali dorsali possono causare sindrome di Balint (atassia ottica, simultaneoagnosia = incapacità di vedere e descrivere più oggetti contemporaneamente, aprassia oculare)

2. Sistema dei movimenti di inseguimento

- Movimenti molto più lenti dei saccadici (massimo $100^\circ/s$)
- Non generabili da parte di comandi verbali o immaginazione
- La loro precisione è ridotta da farmaci, fatica, distrazione, alcool
- Le aree visive secondarie della corteccia medio-temporale (MT) e medio-temporale superiore (MST) elaborano la velocità di movimento del bersaglio visivo, ma non sono critiche per l'inizio del movimento di inseguimento
- I campi oculari frontali (FEF) sembrano più importanti per il loro inizio
- I segnali corticali sono inviati ai motoneuroni attraverso una serie di nuclei pontini e il cervelletto

2. Sistema dei movimenti di inseguimento

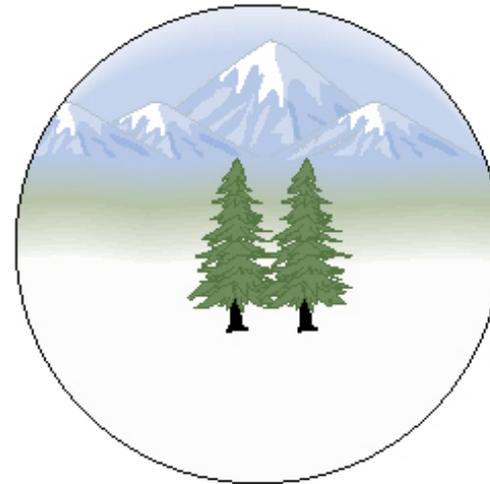
- Neuroni che segnalano la velocità dell'occhio per questi movimenti sono stati identificati a livello dei nuclei vestibolare mediale e preposito dell'ipoglosso.
- Questi proiettano al nucleo dell'abducente e ai nuclei oculomotori del mesencefalo



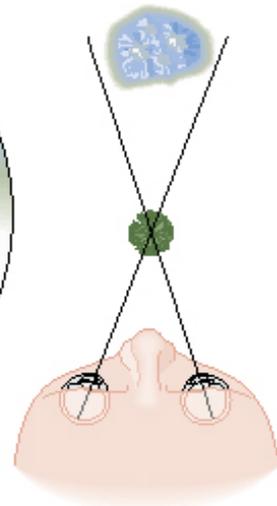
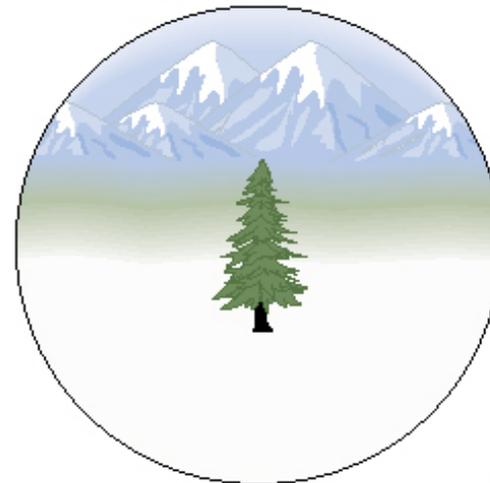
3. Sistema dei movimenti di vergenza

- Allinea gli occhi per consentire la fissazione degli oggetti a seconda della loro distanza dall'osservatore
- Non movimenti coniugati degli occhi (come nei sistemi 1 e 2)
 - gli occhi convergono per guardare un oggetto più vicino (aumento del tono dei muscoli retti mediali e diminuzione di quello dei laterali) e divergono per un oggetto più lontano (aumento tono retti laterali e diminuzione tono retti mediali)
- Evocati dalla disparità retinica e accoppiati all'accomodazione
- Controllati da neuroni mesencefalici della regione del nucleo dell'oculomotore

Gli occhi mettono a fuoco la montagna



Gli occhi mettono a fuoco l'albero



6. Sistema di fissazione

- La regione più rostrale (anteriore) del collicolo superiore viene denominata “zona per la fissazione” perché contiene neuroni che scaricano durante la fissazione visiva attiva
- Questi neuroni inibiscono quelli della parte più caudale (posteriore) del collicolo, che sono in relazione con i movimenti oculari
- Inoltre proiettano al nucleo dorsale del rafe dove eccitano i neuroni *omnipause*, che inibiscono i movimenti saccadici

Il sistema dei movimenti del capo

- Insieme ai movimenti degli occhi, anche i movimenti del capo contribuiscono a portare la fovea su un bersaglio presente nello spazio visivo
- I movimenti accoppiati/coordinati degli occhi e del capo sono detti movimenti dello sguardo:
 - Nel caso di un movimento limitato: movimento saccadico, movimento del capo e riflesso vestibolo-oculare che riporta indietro gli occhi al centro dell'orbita nella nuova posizione
 - Nel caso di un movimento di maggiore ampiezza: occhi e capo si muovono simultaneamente nella stessa direzione (riflesso vestibolo-oculare temporaneamente soppresso)
- I movimenti dello sguardo sono controllati dagli stessi centri che controllano i movimenti saccadici

Esercitazioni

- I neuroni oculomotori:
 - a) prendono parte a tutti i tipi di movimenti oculari
 - b) sono specializzati per i movimenti saccadici
 - c) Si trovano nel midollo spinale
 - d) Si trovano sia nel tronco che nel midollo spinale

- Il nervo oculomotore (III nervo cranico):
 - a) Innerva i muscoli retti laterali
 - b) Innerva i muscoli retti mediali
 - c) Ha il nucleo nel ponte
 - d) Ha il nucleo nel collicolo inferiore

Esercitazioni

- Le saccadi:
 - a) Sono movimenti oculari lenti usati per esplorare l'ambiente
 - b) Sono movimenti oculari rapidi con latenza di circa 50 msec
 - c) Sono movimenti oculari rapidi con latenza di circa 200 msec
 - d) Sono movimenti oculari,, sia rapidi che lenti
 - e) usati per esplorare l'ambiente
- Il sistema dei movimenti saccadici è stabile perché:
 - a) Il segnale è di tipo impulso-gradino
 - b) I motoneuroni integrano informazioni sulla posizione e la velocità
 - c) Le cellule burst sono inibite dalle omnipause e il collicolo superiore inibisce le cellule burst
 - d) Esiste una doppia inibizione tonica, a livello pontino e a livello sottocorticale

Esercitazioni

- Tra le cortecce oculomotorie troviamo:
 - a) L'area intraparietale laterale (LIP)
 - b) I campi oculari frontali (FEF)
 - c) I campi oculari supplementari (SEF)
 - d) Tutte le precedenti

- Il collicolo superiore:
 - a) È controllato direttamente dai centri oculomotori della sostanza reticolare mesencefalica
 - b) Riceve segnali afferenti solo dai gangli della base
 - c) Invia comandi sia alla LIP che ai FEF
 - d) Nessuna delle precedenti

Esercitazioni

- Lesioni ai FEF provocano:
 - a) Nell'uomo, se bilaterali, la sindrome di Balint
 - b) Nella scimmia, il neglect per lo spazio vicino
 - c) Nell'uomo, deficit attenzionali come la simultaneoagnosia
 - d) Nell'uomo, incapacità di inibire saccadi

- Il sistema dello sguardo:
 - a) Permette movimenti accoppiati/coordinati del capo e del corpo
 - b) Permette movimenti accoppiati/coordinati degli occhi e del capo
 - c) Ha i suoi centri principali in corteccia (MIP-F2)
 - d) È separato da quello attenzionale