



**UNIVERSITÀ DEGLI STUDI  
DI PADOVA**

**Dipartimento di Psicologia Generale**

**Corso di laurea magistrale in Neuroscienze e Riabilitazione  
Neuropsicologica**

**Tesi di laurea magistrale**

**Il controllo visuomotorio nel grasping: ruolo della  
congruenza tra prensione ed oggetto**

**Visuomotor control in grasping: the  
role of congruence between grip  
type and object**

***Relatore***

Prof.ssa Chiara Begliomini

***Laureanda: Serena Petrinotti***

***Matricola: 1236324***

Anno Accademico 2021/2022



# INDICE

<b>Introduzione</b> .....	1
<b>Cap.1 Movimento di prensione</b> .....	3
1.1 Origine filogenetica del movimento di prensione.....	4
1.2 Tipologie di prensione: la classificazione di Napier.....	5
1.3 Descrizione del movimento di prensione.....	7
1.4 Variabili che influenzano il movimento di prensione.....	12
<b>Cap.2 Circuito corticale del movimento di prensione</b> .....	15
2.1 Circuito corticale del movimento di prensione nel primate non umano.....	16
2.1.1 Ruolo di AIP nella trasformazione visuomotoria.....	18
2.1.2 Ruolo di F5 nella pianificazione.....	23
2.1.3 Ruolo di F2 nella pianificazione.....	27
2.1.4 Ruolo di F1 nell'esecuzione.....	29
2.2 Circuito corticale del movimento di prensione nell'uomo.....	30
2.2.1 Ruolo di hAIP nella trasformazione visuomotoria.....	31
2.2.2 Ruolo di PMv nella pianificazione.....	34
2.2.3 Ruolo di PMd nella pianificazione.....	36
2.2.4 Ruolo di M1 nell'esecuzione.....	36
<b>Cap.3 Ruolo della congruenza tra prensione e oggetto</b> .....	38
3.1 La congruenza come mezzo per studiare l'effetto della perturbazione delle caratteristiche fisiche dell'oggetto sugli indici comportamentali del movimento di prensione.....	40
3.2 La congruenza come mezzo per studiare la facilitazione motoria durante l'osservazione di un movimento di prensione.....	44
3.3 La congruenza come mezzo per studiare l'effetto dell'oggetto e l'effetto della prensione sull'attivazione di hAIP.....	46
<b>Cap.4 Conclusione</b> .....	50
<b>Bibliografia</b> .....	56

# Introduzione

La maggior parte delle azioni che un essere umano svolge nel corso della propria vita quotidiana, dalla più semplice alla più complessa, richiede la manipolazione di oggetti: ad esempio, per bere una tazza di tè è necessario afferrarla e avvicinarla a sé, così come per giocare a scacchi è indispensabile sollevare e spostare le pedine (Jeannerod et al., 1995; Cavallo et al., 2011). Alla base di queste interazioni con gli stimoli c'è il movimento di prensione, ovvero il gesto che consiste nell'afferrare un oggetto (Jeannerod et al., 1995). Nonostante possa sembrare banale, il movimento di prensione è un gesto complesso che per realizzarsi vede il coinvolgimento di un oggetto, dotato di particolari caratteristiche fisiche (come forma, dimensione, texture della superficie e peso), e di uno schema motorio, caratterizzato da una precisa configurazione della mano e delle dita (Napier, 1956; Jeannerod, 1984; Jakobson & Goodale, 1991; Weir, MacKenzie, Marteniuk, Cargoe & Frazer, 1991; Weir, MacKenzie, Marteniuk & Cargoe, 1991; Jeannerod et al., 1995; Savelsbergh et al., 1996). Inoltre, dietro alla realizzazione di questo gesto si celano determinati processi di pianificazione, guidati da uno specifico circuito corticale, che fanno sì che la prensione si adegui alle caratteristiche fisiche dell'oggetto (Castiello & Begliomini, 2008; Schaffelhofer & Scherberger, 2016). Numerose ricerche condotte sul primate non umano e sull'uomo hanno raccolto molte evidenze in merito a tali meccanismi, ma non è ancora del tutto chiaro se essi siano maggiormente influenzati dallo stimolo da afferrare o dallo schema motorio adottato, poiché i risultati ottenuti dagli studi sull'uomo sono in parte divergenti da quelli raccolti nei primati non umani: mentre in questi ultimi il circuito corticale della prensione risponde principalmente all'oggetto, nell'uomo sembra essere il tipo di presa ad avere un ruolo determinante (Sakata et al., 1995; Murata et al., 2005; Begliomini, Wall, Smith & Castiello, 2007). Il presente elaborato ha lo scopo di fare chiarezza sull'argomento, mostrando come variare il livello di congruenza tra prensione e oggetto possa rivelarsi efficace nell'isolare l'effetto principale dello stimolo, l'effetto principale del tipo di prensione e l'interazione tra i due (Begliomini, Caria, Grodd & Castiello, 2007).

Per questo motivo, nel primo capitolo verrà descritto il movimento di prensione, mostrando le caratteristiche fisiche dell'oggetto che possono influenzare i parametri comportamentali e presentando le due principali tipologie di presa individuate da Napier

(Napier, 1956; Jeannerod, 1984; Jakobson & Goodale, 1991; Weir, MacKenzie, Marteniuk, Cargoe & Frazer, 1991; Weir, MacKenzie, Marteniuk & Cargoe, 1991; Savelsbergh et al. 1996).

Nel secondo capitolo verrà analizzato il circuito corticale dell'atto prensile del primate non umano e quello dell'uomo, concentrando il discorso sulle aree implicate nei processi di trasformazione visuomotoria, pianificazione ed esecuzione che portano alla realizzazione del movimento di prensione (Rizzolatti et al., 1988; Rizzolatti & Gentilucci, 1988; Jakobson et al., 1991; Gallese et al., 1994; Jeannerod et al., 1994; Sakata et al., 1995; Murata et al., 1997; Binkofski et al., 1998; Brochiet et al., 1999; Liu & Rouiller, 1999; Ehrsson et al., 2000; Murata et al., 2000; Ehrsson et al., 2001; Fogassi et al., 2001; Culham et al., 2003; Lang & Schieber, 2004; Raos et al., 2004; Frey et al., 2005; Davare et al., 2006; Begliomini, Wall, Smith & Castiello, 2007; Umiltà et al., 2007; Castiello & Begliomini, 2008; Schaffelhofer & Scherberger, 2016).

Nel terzo capitolo, si discuterà di come, in un esperimento di neuroimmagine, il variare del livello di congruenza tra prensione e stimolo si sia rivelato utile per capire se nell'uomo i processi di pianificazione sottostanti il movimento di prensione siano guidati dall'oggetto o dal tipo di presa (Begliomini, Caria, Grodd & Castiello, 2007).

## Cap.1 Movimento di prensione

Nell'opera "Le parti degli animali" Aristotele (IV secolo a.C.) scriveva "...La mano sembra costituire non uno ma più strumenti: in un certo senso essa è uno strumento preposto ad altri strumenti...omissis...la mano infatti può diventare artiglio, chela, corno, o anche lancia, spada e ogni altra arma o strumento: tutto ciò può essere perché tutto può afferrare e impugnare" e ancora "...Anche la forma della mano è stata dalla natura congegnata in questo senso: essa è articolabile e divisa in più parti, perché nella divisione è implicita anche la capacità di coesione, mentre la prima non è implicita nella seconda. Ed è possibile servirsene come di un sol organo, di due o di molti..." (Lanza & Vegetti, 1971). Queste affermazioni, estrapolate da un discorso più ampio sull'intelligenza e le capacità dell'essere umano, fanno riferimento all'abilità di afferrare e manipolare gli oggetti (Lanza & Vegetti, 1971). Si tratta di una capacità che viene sfruttata tutti i giorni: gli individui interagiscono quotidianamente e continuamente con gli oggetti, prendendoli in mano, spostandoli, utilizzandoli per portare a termine dei compiti (Jeannerod et al., 1995). Queste azioni, pur sembrando all'apparenza molto banali, richiedono comunque una coordinazione molto precisa di muscoli delle dita, della mano e del braccio (Jeannerod, 1984; Jeannerod et al., 1995).

Secondo Napier (1956), le azioni orientate agli oggetti possono essere suddivise in due grandi categorie: movimenti prensili, cioè movimenti in cui un oggetto viene afferrato e tenuto parzialmente o totalmente all'interno della mano; movimenti non prensili, ovvero movimenti con cui gli oggetti possono essere manipolati spingendo o sollevando la mano nel suo complesso o le dita, individualmente, dove non c'è alcun tipo di afferramento (Napier, 1956). In questa trattazione si terrà conto dei movimenti appartenenti alla prima categoria e verrà specificato come la loro realizzazione necessiti di informazioni sensoriali sull'oggetto con il quale si interagisce (Jeannerod et al., 1995; Castiello, 2005; Castiello & Begliomini, 2008). Infatti, la sequenza motoria tramite la quale si afferra un oggetto è frutto di una trasformazione sensomotoria, cioè di un processo che utilizza le caratteristiche fisiche di tale stimolo, percepite dagli organi di senso, per selezionare il programma motorio più adatto alla presa dello stesso (Jeannerod et al., 1995; Castiello, 2005; Castiello & Begliomini, 2008). Per cui, l'azione che si compie per prendere e tirare una palla, grande e di forma sferica, è ben diversa da quella che viene fatta per raccogliere il tappo di una penna, essendo questo di piccole

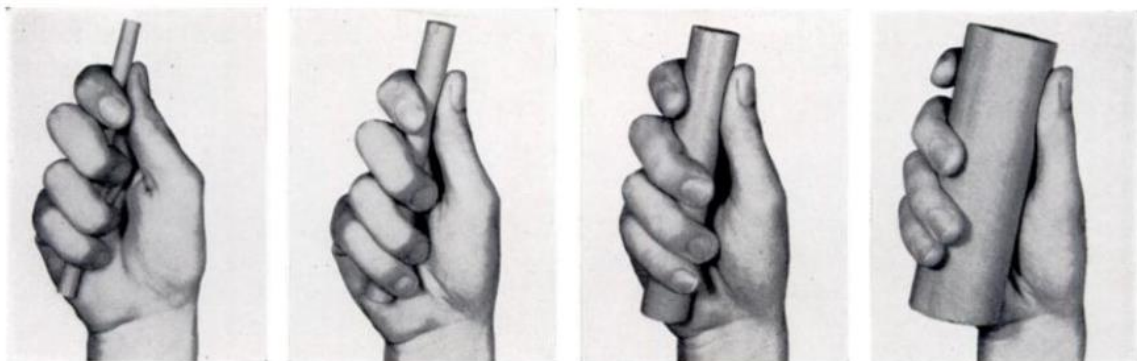
dimensioni e avendo anche una forma differente (Napier, 1956).

## **1.1 Origine filogenetica del movimento di prensione**

Nel corso dell'evoluzione, la mano umana ha subito dei cambiamenti funzionalmente significativi (anche se strutturalmente modesti) rispetto alla sua forma primitiva (Kivell et al., 2016). Tali modifiche, in combinazione con l'evoluzione a livello di sistema nervoso, hanno permesso all'essere umano di oggi di svolgere una miriade di compiti, uno dei quali è proprio il movimento di prensione (Kivell et al., 2016). Una delle ragioni che conducono alla comparsa di questa specifica capacità risiederebbe nel passaggio da una locomozione quadrupede ad un'andatura bipede: non dovendo più poggiare a terra e occuparsi della deambulazione, le mani sono diventate libere di dedicarsi ai comportamenti di presa e di manipolazione (Kivell et al., 2016). Secondo alcune ipotesi, i tratti anatomici che rendono possibile la prensione di oggetti si sarebbero sviluppati al fine di supportare l'alimentazione, con l'atto di prendere il cibo e portarlo alla bocca (Kivell et al., 2016). Secondo altre ipotesi invece, il modo in cui la mano è cambiata nel corso dell'evoluzione dipendono dal fatto che a un certo punto l'uomo ha iniziato a fabbricare e utilizzare utensili in pietra (Kivell et al., 2016): queste attività richiedevano una serie di movimenti manipolativi e di sollecitazioni articolari e muscolari diverse da quelle sperimentate durante forme di locomozione quadrupede e suspensoria, poiché mani esperte in arrampicata sarebbero state poco adatte per la fabbricazione e l'utilizzo di utensili in pietra (Kivell et al., 2016). Di conseguenza, si è ipotizzato che gli antenati dell'uomo siano stati interessati da adattamenti a mani e polsi che avrebbero permesso loro di impegnarsi nella produzione e manipolazione di oggetti in pietra (Kivell et al., 2016). Tuttavia, le evidenze in merito sono incomplete, ma ciò che emerge è che la capacità di afferrare gli oggetti si sia sviluppata anche grazie alla comparsa di un pollice lungo e robusto e all'abilità di ruotarlo in una posizione di piena opposizione alle altre dita (Kivell et al., 2016). Questa abilità ha reso possibile l'esistenza del repertorio completo delle impugnature che oggi l'uomo è in grado di eseguire, che, in accordo alla classificazione di Napier (1956), sono in gran parte comprese nelle categorie di "prensione di precisione" e "prensione di forza", descritte nel paragrafo successivo (Kivell et al., 2016).

## 1.2 Tipologie di prensione: la classificazione di Napier

La grande varietà di azioni prensili che la mano è in grado di attuare non dipende, come si potrebbe pensare, dalla molteplicità di movimenti che è possibile eseguire, bensì piuttosto dalla vasta gamma di azioni intenzionali che coinvolgono oggetti di tutte le forme e dimensioni (Napier, 1956). In questo contesto si terrà conto della suddivisione di Napier in prensione di forza e prensione di precisione, dove nel primo l'oggetto viene tenuto in una sorta di morsa formata dalle dita parzialmente flesse e dal palmo, mentre il pollice esercita una sorta di controprensione, mentre nel secondo l'oggetto viene come pizzicato tra le dita flesse e il pollice opposto (Napier, 1956). Napier ha individuato queste due categorie di presa osservando come, sebbene la dimensione di un oggetto vada ad influenzare il modo in cui viene afferrato, molto dipende anche dall'obiettivo dell'azione che si vuole eseguire (Napier, 1956). Ad esempio, in alcune operazioni manuali l'applicazione della forza è di primaria importanza e il bisogno di precisione passa in secondo piano: quando una persona deve svitare il tappo di un barattolo, posiziona le dita di una mano attorno al bordo, ma esercita un certo vigore per far sì che il tappo possa iniziare a scorrere sul bordo del barattolo (Napier, 1956). In altri casi, invece, la necessità di applicare forza è subordinata a quella di essere precisi: se il tappo del barattolo risulta allentato, si tenderà ad afferrarlo sempre con le dita, ma in modo diverso, concentrandosi sul farlo continuare a scivolare sul bordo, così da completare l'operazione e aprirlo (Napier, 1956).



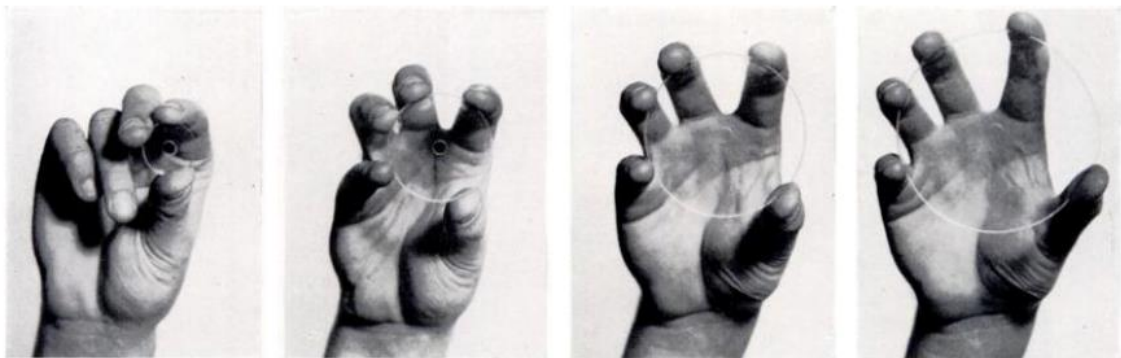
*Figura 1. Esempi di prensione di forza (Napier, 1956).*

Andando ad analizzare più nel dettaglio la presa di forza e la presa precisione, si nota che nella prima (mostrata in figura 1) il pollice è addotto (cioè avvicinato dall'asse mediano della mano, piegato verso l'interno) sia a livello delle giunzioni tra falangi e



metacarpo, sia a quelle tra metacarpo e carpo, mentre le altre dita sono più o meno piegate (Napier, 1956). Il grado di flessione delle dita e l'area del palmo coinvolta variano a seconda della dimensione dell'oggetto (Napier, 1956). Le dita sono piegate, ruotate lateralmente e inclinate verso il lato ulnare della mano (Napier, 1956). Complessivamente, questi elementi vanno a formare come una morsa, in cui le dita rappresentano una ganascia (una parte della morsa) e il palmo l'altra (Napier, 1956). La mano risulta, inoltre, deviata verso il lato ulnare e il polso è tenuto in una posizione neutra tra estensione completa e flessione completa (Napier, 1956).

Al contrario, nella presa di precisione (figura 2) il pollice risulta abdotto (cioè allontanato, piegato verso l'esterno), a livello delle giunzioni tra falangi e metacarpo e tra metacarpo e carpo (Napier, 1956). Anche le dita sono piegate a abdotte alle giunzioni tra le falangi e il metacarpo; questo permette di aumentare la portata della mano e produrre un certo grado di rotazione assiale delle dita (Napier, 1956). La misura in cui le dita sono flesse e ruotate assialmente dipende in gran parte dalle dimensioni e dalla forma dell'oggetto che devono contenere (Napier, 1956). Man mano che la dimensione dell'oggetto diminuisce la necessità di una manipolazione precisa diventa proporzionalmente maggiore e, per facilitare questo, vi è uno spostamento dell'asse dell'impugnatura di precisione verso il pollice e l'indice e le altre dita, che in questo modo riescono ad esercitare un controllo fine (Napier, 1956). Quindi nella prensione di precisione il pollice forma una sorta di ganascia di un morsetto, mentre la ganascia opposta è rappresentata da una parte o dalla totalità della superficie delle dita (Napier, 1956).



*Figura 2. Esempi di prensione di precisione (Napier, 1956).*

### 1.3 Descrizione del movimento di prensione

Ogni individuo ha un'idea di cosa sia un movimento di prensione, proprio perché è qualcosa che mette in atto molte volte nel corso della propria vita quotidiana. Tuttavia, lo studio di questo movimento in laboratorio ha permesso di individuarne i meccanismi e di fornire una descrizione precisa del suo funzionamento tipico. Secondo il modello proposto da Jeannerod (1984) la prensione degli oggetti è in realtà frutto della sovrapposizione coordinata di due distinti movimenti, ovvero il **reaching** e il **grasping** (Jeannerod, 1984; Bongers et al., 2012). Il primo di essi consiste nel raggiungimento dell'oggetto, ovvero in quell'operazione in cui la mano viene spostata dalla posizione iniziale in cui si trova fino alla posizione dell'oggetto (Jeannerod, 1984; Bongers et al., 2012); compiere questo movimento richiede una determinazione, da parte del sistema visivo, del punto in cui si trova il target rispetto al corpo e coinvolge articolazioni e gruppi muscolari prossimali, cioè più vicini al centro del corpo, come quelli del braccio (Jeannerod, 1984). Diversamente, il grasping corrisponde a quella sequenza motoria mediante la quale la mano viene modellata in modo da poter racchiudere e afferrare l'oggetto, realizzando una prensione salda e in modo da poterlo manipolare in maniera adeguata senza provocarne la caduta (Jeannerod, 1984); questa componente coinvolge articolazioni e muscoli distali (ad esempio, quelli delle dita) e riflette l'elaborazione, da parte del sistema visivo, delle caratteristiche fisiche dell'oggetto, come forma e dimensione (Jeannerod, 1984).

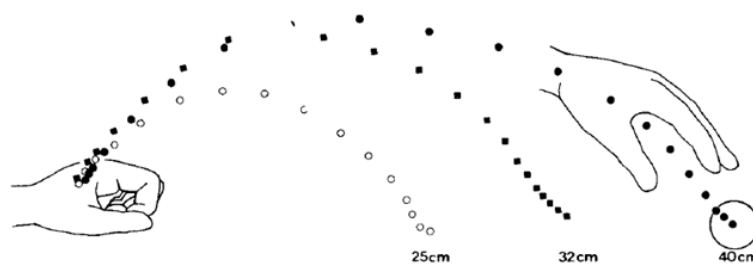
Reaching e grasping sono sovrapposti temporalmente, poiché la mano, mentre si orienta nella direzione del target e si avvicina ad esso, comincia anche a cambiare la propria configurazione adattandola all'oggetto che andrà ad afferrare (Jeannerod, 1984). Questa simultaneità tra le due componenti è un aspetto essenziale della prensione, poiché l'operazione di grasping senza reaching consentirebbe soltanto di cambiare la configurazione delle dita, senza afferrare nulla (perché la mano rimarrebbe ferma nella sua posizione iniziale, senza avvicinarsi all'oggetto), e, allo stesso modo, il reaching da solo consentirebbe di avvicinarsi all'oggetto senza prenderlo (Jeannerod, 1984).

Diversi studi hanno contribuito a caratterizzare queste due componenti da un punto di vista qualitativo e quantitativo, avvalendosi principalmente di due approcci: i sistemi optoelettronici e i sistemi ultrasonici (Bootsma et al., 1994; Saling et al., 1996; Bongers et al., 2012). I primi sono dispositivi che utilizzano come marcatori dei diodi

ad emissione di infrarossi che è possibile visualizzare mediante videocamere apposite (Bootsma et al., 1994; Bongers et al., 2012), mentre i secondi consistono in tecnologie che impiegano come marcatori degli elettrodi che emettono ultrasuoni, i quali vengono poi captati da degli appositi ricevitori, che consentono di calcolarne le coordinate tridimensionali (Saling et al., 1996). In altri casi si fa semplicemente ricorso ad una telecamera con la quale si registra il movimento del partecipante (senza utilizzare marcatori) poi, in un secondo momento, dalla sequenza video si estrapolano i vari fotogrammi e si analizza la posizione e la configurazione della mano nei vari momenti della ripresa (Jeannerod, 1984). Solitamente si usano marcatori posizionati sul pollice, sull'indice, sul polso e in alcuni casi anche sull'oggetto: così facendo è possibile sia ricostruire la traiettoria percorsa dalla mano per raggiungere il target, registrandone velocità e accelerazione, sia documentare parametri specifici relativi alla componente di prensione, come l'apertura della mano (Jakobson & Goodale, 1991; Weir, MacKenzie, Marteniuk, Cargoe & Frazer, 1991; Weir, MacKenzie, Marteniuk & Cargoe, 1991; Bootsma et al., 1994; Saling et al., 1996). Solitamente, la registrazione avviene mentre la persona è comodamente seduta di fronte ad un tavolo con la mano appoggiata sul piano di lavoro e, tenendo le dita semipiegate, aperte o con indice e pollice che si toccano (a seconda delle indicazioni date dallo sperimentatore) deve afferrare, sollevare o spostare un oggetto posto ad una certa distanza (Jeannerod, 1984; Jakobson & Goodale, 1991; Weir, MacKenzie, Marteniuk, Cargoe & Frazer, 1991; Weir, MacKenzie, Marteniuk & Cargoe, 1991; Bootsma et al., 1994; Saling et al., 1996). Gli studi così condotti hanno permesso di individuare le principali caratteristiche delle due componenti del movimento (Jeannerod, 1984; Jakobson & Goodale, 1991; Weir, MacKenzie, Marteniuk, Cargoe & Frazer, 1991; Weir, MacKenzie, Marteniuk & Cargoe, 1991; Bootsma et al., 1994; Saling et al., 1996).

Relativamente al **reaching**, uno degli aspetti che per primi si evidenziano è il fatto che nel raggiungere l'oggetto la mano disegna una sorta di traiettoria ad U rovesciata (Jeannerod, 1984): la mano prima viene sollevata dalla posizione di partenza in cui si trova (poggiata sul tavolo), poi si alza gradualmente fino a raggiungere l'apice della traiettoria e successivamente si riabbassa fino alla posizione del piano di lavoro in cui si trova il bersaglio (Jeannerod, 1984). Come è logico pensare, la lunghezza di

questo percorso varia al variare della distanza dell'oggetto dal corpo: se la distanza tra la posizione iniziale della mano e il target è maggiore, sarà più lunga anche la traiettoria a U che unisce questi due punti (Jeannerod, 1984). Al contrario, la forma della traiettoria rimane la stessa, proprio come mostrato in figura 3 (Jeannerod, 1984). Nel compiere questo percorso, l'arto non si muove sempre con velocità costante (Jeannerod, 1984), ma è possibile individuare una prima fase di accelerazione, che culmina quando la velocità raggiunge il suo picco, seguita da una fase in cui il braccio decelera in prossimità dell'oggetto (Jeannerod, 1984).



*Figura 3. Lo schema generale della componente di trasporto nell'esperimento di Jeannerod era quello di una traiettoria a forma di U rovesciata. I punti rappresentano la posizione del polso ogni 40 secondi: come si può notare, all'aumentare della distanza dell'oggetto dall'individuo, aumenta la lunghezza della traiettoria disegnata dalla mano, ma la sua forma rimane costante (Jeannerod, 1984).*

Anche per quanto riguarda il **grasping** è possibile distinguere due fasi: prima le dita si allungano, determinando un'apertura graduale della mano, poi una volta che si è raggiunta "maximum grip aperture" (MGA), ovvero la massima apertura della presa che andrà ad afferrare lo stimolo, l'arto si richiude fino ad avvolgere l'oggetto (Jeannerod, 1984). Questa chiusura anticipata è una caratteristica propria dei "movimenti di cattura" in generale: anche quando una persona si trova a prendere un oggetto "al volo", come per esempio una pallina da tennis (con una sola mano), tende prima ad aprire ed allungare le dita e poi a richiuderle fino a catturare l'oggetto (Alderson et al., 1974; Jeannerod, 1984). L'inizio della fase di chiusura, corrispondente al momento in cui si raggiunge la MGA, sembra verificarsi in una precisa posizione temporale, cioè una volta che è trascorso circa il 60% - 80% del tempo totale di esecuzione del movimento (Jeannerod, 1984; Castiello, 2005). A tal proposito, la MGA viene spesso presa come parametro di riferimento negli esperimenti sul movimento di prensione, in quanto oltre ad essere indicativa dell'inizio della fase di chiusura del grasping, riflette la

computazione delle caratteristiche fisiche dell'oggetto necessaria per realizzare una prensione adeguata ad esso: ad esempio, nell'afferrare un oggetto di piccole dimensioni, la MGA ha un'ampiezza piuttosto ridotta, a differenza di quanto accade per la prensione di un oggetto grande, che richiede una MGA più ampia, con le dita più distanti tra loro (Jeannerod, 1984; Jakobson & Goodale, 1991; Castiello, 2005).

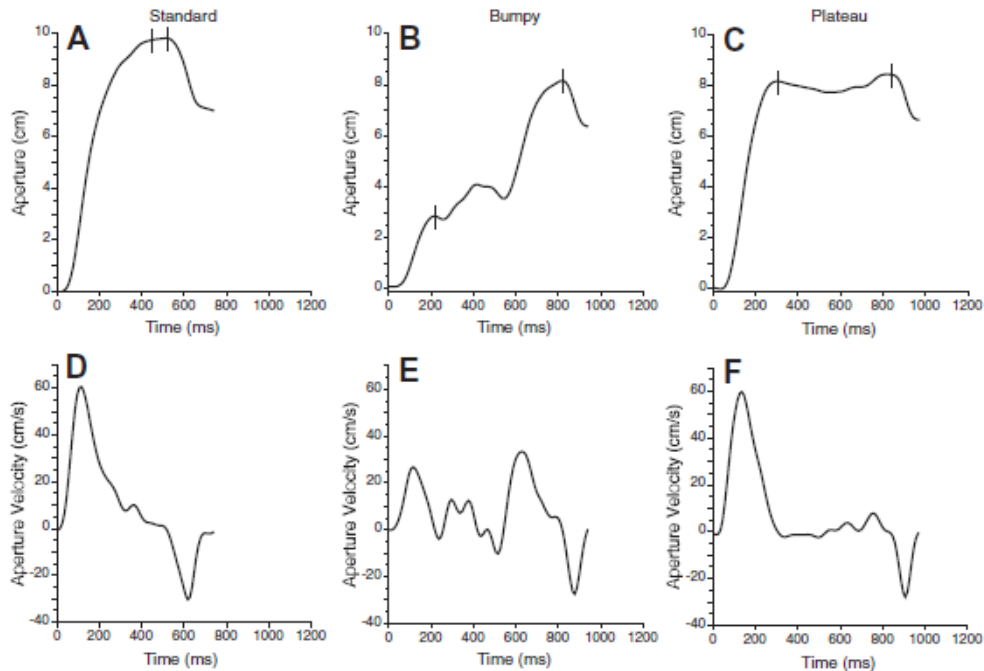
Le due componenti appena descritte si devono coordinare tra loro in modo da garantire alla prensione una certa stabilità, cioè per far sì che l'oggetto (sia esso fisso o mobile) sia tenuto in modo sicuro, e una certa accuratezza (Napier, 1956). Per esempio, quando si afferra un oggetto di piccole dimensioni, per quanto riguarda il grasping la mano deve assumere una configurazione molto precisa in cui le dita si dispongono su una superficie ridotta; per far sì che questo accada e che l'oggetto venga afferrato con una presa salda (cioè non cada a terra) la componente del reaching deve realizzarsi più lentamente (Jakobson & Goodale, 1991; Bootsma et al. 1994). Al contrario, la presa di uno stimolo di grandi dimensioni richiederà una precisione minore, per cui il movimento di reaching potrà realizzarsi più velocemente, senza che questo riduca l'accuratezza del movimento di prensione nel suo complesso (Jakobson & Goodale, 1991; Bootsma et al. 1994).

C'è un largo consenso in letteratura nel ritenere che il movimento di prensione si realizzi seguendo lo schema appena descritto, con un picco nel profilo della velocità, un picco nel profilo del grasping e l'inizio simultaneo di queste due componenti (Bongers et al., 2012). Tuttavia, sono stati riportati anche dei casi in cui il movimento di prensione si realizza in modo parzialmente diverso (Bongers et al., 2012): vengono infatti documentati casi in cui il processo mediante il quale la mano si apre fino a raggiungere la MGA non avviene sempre in maniera graduale, ma mostra anche altri profili (Bongers et al., 2012). Infatti, in un esperimento del 2012, sottoponendo i partecipanti ad un compito di prensione e osservando i parametri comportamentali del loro movimento, Bongers e collaboratori (2012) hanno individuato tre differenti profili di apertura della mano: il "pattern standard", il "pattern irregolare" e il "pattern con plateau" (Bongers et al., 2012). Il primo corrispondeva al prototipo già noto (modello di Jeannerod) in cui la mano si apre progressivamente fino ad arrivare alla sua MGA e poi si richiude in modo che la sua ampiezza combaci con le dimensioni dell'oggetto, come mostrato in figura 4A (Bongers et al., 2012); anche il profilo della velocità di apertura

della mano (in figura 4D) si mostra in linea con il modello di Jeannerod, presentando un'iniziale accelerazione che viene seguita, una volta raggiunto il picco della velocità, da una fase di decelerazione (Bongers et al., 2012). Il secondo pattern individuato dagli autori, ossia quello irregolare, deve il proprio nome dal fatto che, nel tentativo di aprirsi per afferrare l'oggetto, la mano più volte si ferma (o si richiude leggermente) per poi riaprirsi, mostrando un andamento non lineare, come si può osservare il figura 4B (Bongers et al., 2012); altrettanto irregolare è il profilo della velocità di apertura (figura 4E), che presenta più di un picco della velocità, a differenza di quanto succede nel pattern standard (Bongers et al., 2012). Infine, nel pattern con plateau, mostrato in figura 4C, la mano si apre fino a raggiungere una certa apertura che viene mantenuta per un certo periodo di tempo, delineando una sorta di plateau, per poi richiudersi attorno all'oggetto (Bongers et al., 2012); il profilo della velocità di apertura della mano (figura 4F) mostra un unico picco in cui viene raggiunta la MGA (corrispondente al momento di inizio del plateau nel profilo di apertura della mano), poi la velocità diminuisce, poiché nel periodo corrispondente al plateau è quasi vicina allo zero (Bongers et al., 2012). Sebbene tra quelli descritti il pattern più comune fosse quello standard, gli autori hanno osservato come quasi tutti i partecipanti esibissero occasionalmente anche gli altri profili (con una maggiore incidenza del pattern irregolare e del pattern con plateau per oggetti più piccoli e una maggior incidenza del pattern standard per target di grandi dimensioni), individuando una certa variabilità degli schemi di apertura non tanto tra gli individui, quanto piuttosto tra i trial eseguiti da ciascun individuo (Bongers et al., 2012). In realtà, questa variabilità era minore quando il target era più vicino al partecipante rispetto a quando era posto a distanze maggiori (Bongers et al., 2012). In ogni caso, l'osservazione che alcuni partecipanti utilizzassero, anche se in una percentuale minore, anche gli altri profili permette di comprendere come l'atto prensile non si realizzi seguendo sempre gli stessi parametri (Bongers et al., 2012).

In letteratura sono stati individuati anche altri esempi di situazioni in cui il movimento di prensione si discosta dal modello di Jeannerod (1984): infatti in alcuni casi il reaching e il grasping sembrerebbero non avere un inizio simultaneo (Haggard & Wing, 1998). Ad esempio, nel caso in cui il percorso che deve fare la mano per raggiungere il target sia curvo, la pre-configurazione della mano inizia più tardi rispetto a quanto accade quando la traiettoria è dritta (Haggard & Wing, 1998).

Queste evidenze hanno portato nuovi elementi utili ai fini della comprensione dei meccanismi che guidano il movimento di prensione (Haggard & Wing, 1998; Bongers et al., 2012).



**Figura 4.** I tre differenti pattern di apertura della mano (A, B e C) e i corrispondenti profili di velocità di apertura della mano (D, E e F) individuati da Bongers e collaboratori (Bongers et al., 2012).

## 1.4 Variabili che influenzano il movimento di prensione

Fino ad ora si è discusso di come il movimento di prensione segua dei principi generali e presenti delle caratteristiche ricorrenti. Tuttavia, ciò non implica che tutti gli atti prensili eseguiti da una persona durante la giornata nei confronti degli oggetti più disparati siano tra loro sovrapponibili. Infatti, è stato dimostrato che i parametri comportamentali (come MGA, velocità e durata del movimento) del reaching e del grasping vengono influenzati da diversi fattori (Jakobson & Goodale, 1991; Weir, MacKenzie, Marteniuk, Cargoe & Frazer, 1991; Weir, MacKenzie, Marteniuk & Cargoe, 1991; Savelsbergh et al. 1996):

- la distanza dell'oggetto dal corpo: per target posti più lontani il movimento del polso ha una latenza più lunga e raggiunge più velocemente il picco della velocità, che risulta essere anche più alto (Jakobson & Goodale, 1991). Non

solo, ma all'aumentare della lontananza dell'oggetto, aumenta anche la MGA e il tempo necessario per raggiungerla (Jakobson & Goodale, 1991).

- dimensione dell'oggetto: come dimostrato da Jakobson e Goodale nel 1991, questa caratteristica influenza il picco della velocità raggiunta durante l'avvicinamento verso il bersaglio e la durata totale del movimento, poiché all'aumentare dell'una aumentano anche le altre variabili (Jakobson & Goodale, 1991); la stessa cosa succede per la MGA e il tempo impiegato per aprire la mano fino alla MGA, poiché entrambi questi parametri aumentano all'aumentare della dimensione dello stimolo (Jakobson & Goodale, 1991).
- peso dell'oggetto: Weir e collaboratori (1991) hanno osservato come all'aumentare del peso del target da afferrare aumenti anche il tempo impiegato dai partecipanti per compiere il movimento completo (Weir, MacKenzie, Marteniuk, Cargoe & Frazer, 1991). Tuttavia, se l'individuo conosce in anticipo il peso dell'oggetto che deve sollevare, i tempi del movimento non si allungano, dimostrando come la persona sia in grado di pianificare in anticipo la giusta forza da esercitare (Weir, MacKenzie, Marteniuk, Cargoe & Frazer, 1991).
- texture della superficie: da un esperimento condotto nel 1991 emerge che per afferrare e sollevare oggetti scivolosi il tempo impiegato è superiore rispetto a quello richiesto dall'afferramento di oggetti ruvidi (Weir, MacKenzie, Marteniuk & Cargoe, 1991). Ciò rifletterebbe una maggior durata del tempo di contatto con l'oggetto scivoloso prima di riuscire a sollevarlo (Weir, MacKenzie, Marteniuk & Cargoe, 1991). Basandosi sulle evidenze raccolte, gli autori hanno suggerito che le caratteristiche fisiche che richiedono una valutazione aptica, quindi peso e texture, non influenzano la cinematica del grasping e del reaching fino al punto di contatto con il bersaglio (Weir, MacKenzie, Marteniuk, Cargoe & Frazer, 1991). Infatti, è soltanto dopo questo momento che l'individuo capisce come calibrare la forza per sollevare lo stimolo (Weir, MacKenzie, Marteniuk, Cargoe & Frazer, 1991).



- fragilità dell'oggetto: in un esperimento condotto da Savelsbergh e colleghi (1996), ai partecipanti veniva chiesto di afferrare nella maniera più accurata possibile alcuni tubi di vetro (Savelsbergh et al. 1996). Questi, però, non erano tutti uguali: alcuni erano stati colorati di nero per dare l'impressione visiva di solidità, mentre altri erano stati lasciati così come erano proprio per sembrare fragili (Savelsbergh et al. 1996). Analizzando i tempi di esecuzione del movimento, gli autori hanno osservato una fase di decelerazione più lunga per i tubi trasparenti rispetto a quelli neri, dimostrando così che l'informazione visivamente accessibile sulla fragilità dell'oggetto portava le persone ad avvicinarsi più lentamente ad esso (Savelsbergh et al. 1996). Questo accade perchè quando si afferra uno stimolo fragile, a differenza di uno più resistente, occorre utilizzare una maggiore attenzione e procedere più lentamente, altrimenti l'oggetto può cadere e rompersi (Savelsbergh et al. 1996).

Quindi, contrariamente a quello che si può pensare, quello della prensione è un movimento complesso, dato dalla sovrapposizione di due distinte componenti (reaching e grasping) e influenzato dalle caratteristiche fisiche dell'oggetto (Jeannerod, 1984; Jakobson & Goodale, 1991; Weir, MacKenzie, Marteniuk, Cargoe & Frazer, 1991; Weir, MacKenzie, Marteniuk & Cargoe, 1991; Savelsbergh et al., 1996; Bongers et al., 2012). Per di più, può realizzarsi in modi diversi, dando luogo a differenti tipologie di presa (Napier, 1956). Dietro alla realizzazione del movimento di prensione si celano determinati processi di pianificazione ed esecuzione, mediati da un circuito corticale di cui si discuterà nel capitolo successivo (Castiello & Begliomini, 2008; Schaffelhofer & Scherberger, 2016).

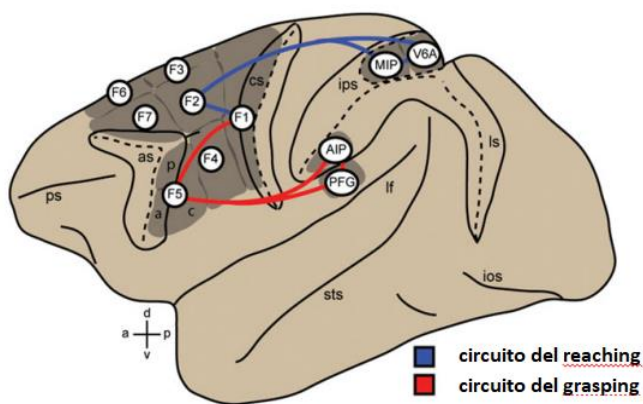
## Cap.2 Circuito corticale del movimento di prensione

Il movimento di prensione è mediato da un circuito neurale che comprende determinate aree corticali, il cervelletto e alcune strutture sottocorticali, come i nuclei della base (Castiello, 2005; Prodoehl et al., 2009). Tuttavia, questo lavoro si concentra soltanto sul circuito corticale, o meglio, su quelle aree della corteccia cerebrale che controllano determinati meccanismi di pianificazione ed esecuzione del movimento di prensione e che sono state studiate sia nei primati non umani (Rizzolatti et al., 1988; Rizzolatti & Gentilucci, 1988; Gallese et al., 1994; Sakata et al., 1995; Murata et al., 1997; Murata et al., 2000; Fogassi et al., 2001; Raos et al., 2004), sia nell'uomo (Jakobson et al., 1991; Jeannerod et al., 1994; Binkofski et al., 1998; Ehrsson et al., 2000; Ehrsson et al., 2001; Culham et al., 2003; Frey et al., 2005; Davare et al., 2006; Begliomini, Wall, Smith & Castiello, 2007; Rossetti et al., 2019). Gli esperimenti condotti sui primati tramite la registrazione di singole cellule nervose hanno permesso di ottenere risultati altamente definiti sia dal punto di vista spaziale che temporale (Rizzolatti et al., 1988; Rizzolatti & Gentilucci, 1988; Sakata et al., 1995; Murata et al., 1997; Murata et al., 2000; Raos et al., 2004); diversamente, gli studi condotti sull'uomo si avvalgono di tecniche meno invasive, che però non forniscono, nella maggior parte dei casi, un dato altrettanto preciso (Jakobson et al., 1991; Jeannerod et al., 1994; Binkofski et al., 1998; Ehrsson et al., 2000; Ehrsson et al., 2001; Culham et al., 2003; Frey et al. 2004; Lang & Schieber, 2004; Davare et al., 2006; Begliomini, Wall, Smith & Castiello, 2007). Se si assume che nell'uomo il funzionamento dei meccanismi che si celano dietro al movimento di prensione sia analogo a quello dei primati non umani, considerare i risultati individuati dagli studi sui primati può aiutare anche a comprendere quello che accade nell'uomo (Castiello, 2005; Castiello & Begliomini, 2008). Per tale motivo in questo elaborato verranno presentate sia le evidenze raccolte sul primate non umano, sia quelle sull'uomo.

## 2.1 Circuito corticale del movimento di prensione nel primate non umano

Le evidenze raccolte hanno prima di tutto dimostrato che la distinzione presente a livello comportamentale tra reaching e grasping si evidenzia anche a livello neurale, poiché le due componenti sembrano essere controllate da due circuiti distinti (figura 5 - Grol et al., 2007; Begliomini et al., 2014):

- il grasping è mediato da un circuito parieto-frontale che comprende l'area intraparietale anteriore (AIP), situata nella parte rostrale del solco intraparietale (Murata et al., 2000; Castiello, 2005; Castiello & Begliomini, 2008), la corteccia premotoria ventrale, ovvero F5 secondo la classificazione di Matelli e collaboratori (1985), e la corteccia premotoria dorsale, cioè F2 (Matelli et al., 1985; Grol et al., 2007);
- il reaching è controllato da un circuito parieto-frontale mediale che include F2 e l'area visiva V6A situata nel lobulo parietale superiore (Fattori et al., 2001; Grol et al., 2007).

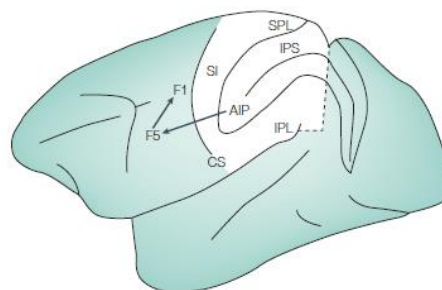


**Figura 5.** La figura mostra il circuito del reaching (in blu) e quello del grasping (in rosso - Nelissen et al., 2017).

Tuttavia, alcune ricerche ipotizzano come non esista una netta dissociazione tra questi due circuiti (Fattori et al., 2001; Raos et al., 2004; Fattori et al., 2010): l'area F2 farebbe parte di entrambi e, secondariamente, l'area V6A, che codifica la direzione del braccio nella componente del reaching (Fattori

et al., 2001), presenta selettività anche per il tipo di presa, mostrando il suo coinvolgimento anche nel grasping (Fattori et al., 2010). Per questo motivo nella presente trattazione si discuterà del circuito del movimento di prensione nel suo complesso, facendo riferimento alle aree AIP, F5, F2 e alla corteccia motoria primaria (F1), ovvero a quelle regioni implicate in particolari meccanismi di pianificazione ed esecuzione dell'atto prensile (Castiello & Begliomini, 2008; Schaffelhofer & Scherberger, 2016). Infatti, il movimento di prensione è reso possibile dal verificarsi di

tre processi, ovvero la trasformazione visuomotoria, la pianificazione e l'esecuzione dell'azione (Castiello & Begliomini, 2008; Schaffelhofer & Scherberger, 2016). La trasformazione visuomotoria fa riferimento ai meccanismi attraverso i quali le proprietà fisiche di un oggetto vengono analizzate e tradotte in una prospettiva di "esecuzione" (Castiello, 2005; Castiello & Begliomini, 2008; Schaffelhofer & Scherberger, 2016). Infatti, gli oggetti con i quali si ha a che fare tutti i giorni hanno forma, dimensione, texture e peso differenti e non possono essere afferrati tutti nello stesso modo: la trasformazione visuomotoria pertanto è necessaria per "tradurre" le informazioni visive circa le proprietà fisiche dell'oggetto in coordinate motorie (Castiello & Begliomini, 2008; Schaffelhofer & Scherberger, 2016). Queste coordinate vengono poi utilizzate per elaborare un piano d'azione che consenta alla mano di assumere la configurazione più adeguata per afferrare l'oggetto (Castiello & Begliomini, 2008; Begliomini et al., 2014). La trasformazione visuomotoria ha luogo necessariamente prima della pianificazione, poichè senza le informazioni prodotte dalla prima non potrebbe avere luogo la seconda (Castiello & Begliomini, 2008; Schaffelhofer & Scherberger, 2016). Infatti, la pianificazione è quel processo mediante il quale viene costruito un piano d'azione in cui vengono specificati tutti gli step della sequenza motoria necessaria per afferrare l'oggetto, dal momento iniziale in cui si toglie la mano dalla sua posizione, fino a quello in cui l'arto raggiunge l'oggetto e lo racchiude con una presa adeguata (Castiello & Begliomini, 2008; Schaffelhofer & Scherberger, 2016). Infine, nell'ultimo passaggio, ovvero quello dell'esecuzione, il comando motorio viene trasmesso ai muscoli della mano e delle dita (tramite connessioni tra l'area che rappresenta la mano in corteccia e i motoneuroni che innervano i muscoli dell'arto) per essere implementato (Umiltà et al., 2007). Ciascuno dei processi appena descritti è mediato da un'area differente del circuito corticale della prensione (figura 6 - Castiello 2005; Castiello & Begliomini, 2008; Schaffelhofer & Scherberger, 2016). Nello specifico, AIP è responsabile della trasformazione visuomotoria: riceve da alcune aree visive, come la corteccia inferotemporale, informazioni visive

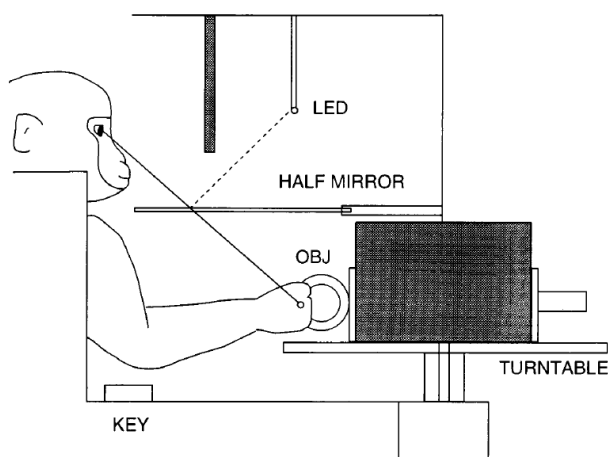


**Figura 6.** Rappresentazione del flusso di informazioni tra le aree AIP, F5 e F1 nel cervello del primate (Castiello, 2005).

sull'oggetto da afferrare e comunica ad F5 il tipo di prensione più adeguata (Borra et al., 2008; Castiello & Begliomini, 2008; Schaffelhofer & Scherberger, 2016). Dopodiché F5, insieme ad F2, utilizza le informazioni ricevute da AIP per pianificare la sequenza motoria (Castiello & Begliomini, 2008; Schaffelhofer & Scherberger, 2016), mentre F1 è responsabile dell'esecuzione: riceve da F5 il piano motorio e lo implementa (Castiello & Begliomini, 2008; Schaffelhofer & Scherberger, 2016). Nei seguenti paragrafi viene approfondito il ruolo di ciascuna di queste aree.

### 2.1.1 Ruolo di AIP nella trasformazione visuomotoria

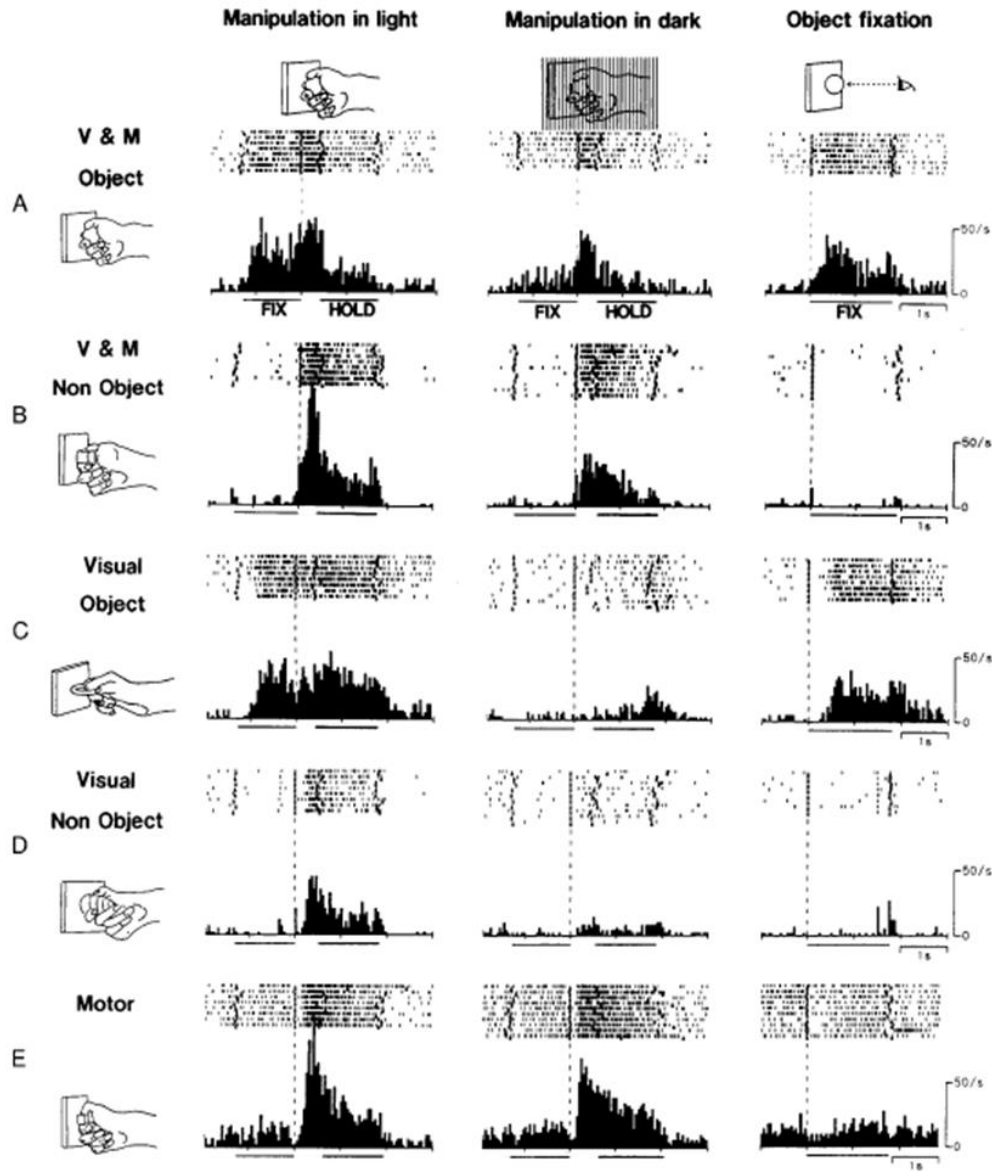
AIP è una piccola regione situata nella parte rostrale del solco intraparietale (Castiello, 2005). In letteratura sono presenti molte evidenze a supporto dell'ipotesi secondo la quale quest'area sia implicata nella trasformazione visuomotoria (Gallese et al., 1994; Sakata et al., 1995; Murata et al., 2000; Castiello, 2005; Castiello & Begliomini, 2008; Schaffelhofer & Scherberger, 2016). Un primo dato riguarda le proprietà dei neuroni che la compongono e viene da esperimenti che hanno utilizzato la registrazione del singolo neurone per indagare l'attività cerebrale del primate non umano durante l'esecuzione di un "compito di prensione ritardato", ovvero un compito in cui il primate non deve afferrare l'oggetto subito (non appena lo vede), ma deve aspettare un comando: in questo modo il movimento di prensione viene eseguito "in ritardo" rispetto al momento in cui il primate ha visto l'oggetto (Sakata et al., 1995; Murata et al., 2000). È un esempio di paradigma di prensione ritardata quello adottato



*Figura 7. L'immagine mostra il set sperimentale dello studio di Murata e collaboratori (Murata et al., 2000).*

negli esperimenti di Murata e collaboratori (2000) e di Sakata e colleghi (1995). Esso prevedeva diverse condizioni sperimentali: un "compito di manipolazione alla luce", un "compito di manipolazione al buio" e un "compito di fissazione dell'oggetto". Nella prima, il primate era seduto di fronte ad una piattaforma girevole in cui si trovavano oggetti di forme diverse

che avrebbe dovuto afferrare. In una posizione sopraelevata rispetto allo stimolo era stato piazzato un LED che poteva accendersi ed emanare una luce rossa o verde. Quando questo si accendeva, il primate, come da addestramento, doveva fissarlo e premere un pulsante. Questo determinava l'accensione di una luce volta ad illuminare e rendere visibile l'oggetto. Una volta che il colore del LED era cambiato da rosso a verde, il primate doveva rilasciare il pulsante per poi raggiungere, afferrare e tirare l'oggetto, come mostrato in figura 7. Nel momento in cui il pulsante veniva rilasciato, la luce del LED tornava ad essere rossa; quando quest'ultima fosse diventata di nuovo verde, il primate avrebbe dovuto lasciare l'oggetto. Il compito di manipolazione al buio aveva luogo nello stesso modo, fatta eccezione per il fatto che l'oggetto veniva illuminato brevemente soltanto all'inizio, poi la luce veniva spenta e il primate utilizzava soltanto il LED come riferimento della posizione dello stimolo. Infine, per valutare la risposta dei neuroni alla vista dell'oggetto era stata inserita anche la condizione di fissazione dell'oggetto nella quale il primate era stato addestrato a fissare il LED sopra lo stimolo senza manipolare quest'ultimo. Anche in questo caso il compito poteva essere svolto in presenza o in assenza di illuminazione dell'oggetto (Murata et al., 2000). In questo modo è stato possibile identificare tre differenti classi di neuroni: "neuroni visuodominanti", "neuroni visuomotori" e "neuroni motodominanti" (Sakata et al., 1995; Murata et al., 2000). I primi aumentano la loro frequenza di scarica soltanto per la manipolazione alla luce e non per quella al buio, cioè sostanzialmente si attivano soltanto quando il primate vede l'oggetto mentre lo sta afferrando, ma non rispondono quando effettua il movimento al buio (ma comunque dopo aver visto l'oggetto per un breve momento) senza essere quindi guidato dalle informazioni visive sullo stimolo durante l'esecuzione della prensione. Per quanto riguarda i neuroni visuomotori, essi si attivano sia in presenza, sia in assenza di informazioni visive che guidano il movimento, ma la loro frequenza di scarica è maggiore nella prima condizione. Infine, i neuroni motodominanti non si mostrano sensibili alla presenza di informazioni visive sull'oggetto, poiché manifestano lo stesso pattern di scarica in entrambi i compiti di manipolazione, ovvero sia alla luce, sia al buio (Sakata et al., 1995; Murata et al., 2000).



**Figura 8.** L'immagine mostra il pattern di scarica delle varie tipologie di neuroni di AIP durante il periodo in cui il primate fissa il LED (FIX) e quello in cui esegue il movimento di prensione e tira l'oggetto (HOLD). I neuroni visuomotori di tipo oggetto (A) mostrano un'attività sostenuta durante la fissazione del LED nel compito di manipolazione alla luce e un pattern di scarica che aumenta durante la parte iniziale del movimento e diminuisce nella fase in cui il primate ha ormai afferrato l'oggetto e deve tenerlo tirato. Nella manipolazione al buio l'attività di questi neuroni rimane la stessa della manipolazione alla luce per quanto riguarda la fase di movimento, ma è inferiore ad essa nel periodo di fissazione (a causa della mancanza di input visivi). I neuroni visuomotori di tipo non-oggetto (B) nel compito di manipolazione in presenza di luce si attivano soltanto dopo l'onset del movimento nella fase HOLD e non rispondono affatto durante il periodo di fissazione. Questi neuroni mostrano anche un livello di attività più basso durante il periodo di movimento nel compito di manipolazione eseguito al buio piuttosto che alla luce. I neuroni visuodominanti di tipo oggetto (C) presentano un'attività sostenuta durante tutta la durata della compito eseguito in presenza di luce, sia nel periodo di fissazione, sia in quello del movimento, ma non si attivano quando il compito viene svolto al buio. I neuroni visuodominanti di tipo non-oggetto (D) si attivano appena prima che il primate tocchi l'oggetto nel compito di manipolazione alla luce, ma non mostrano alcuna attività durante il periodo di fissazione, né nella manipolazione al buio. I neuroni motodominanti (E) non mostrano differenze significative tra l'attività per la manipolazione alla luce e quella al buio e non si attivano affatto nel compito di fissazione (Murata et al., 2000).

Analizzando in maniera più approfondita il comportamento dei neuroni visuodominanti

e quelli visuomotori, che possono essere complessivamente indicati come “visivamente responsivi”, si può notare che ce ne sono alcuni, definiti “neuroni di tipo oggetto”, che si attivano mentre il primate sta osservando l’oggetto, cioè ancora prima che inizi il movimento di prensione, e altri “di tipo non-oggetto” che iniziano a scaricare soltanto quando il primate mette in moto la mano (Sakata et al., 1995; Murata et al., 2000). In figura 8 è possibile osservare il pattern di scarica di tutti questi neuroni. L’evidenza secondo la quale in AIP sono presenti neuroni che si attivano durante l’esecuzione del movimento di prensione, ma solo nella condizione in cui il primate ha accesso a informazioni visive sull’oggetto per guidare il movimento, e l’osservazione che alcuni di questi neuroni si attivano addirittura prima che il movimento venga avviato (quando il primate sta ancora osservando l’oggetto e basta) supportano l’ipotesi che vede AIP coinvolta nella guida visiva della prensione (Sakata et al., 1995; Murata et al., 2000).

Questa ipotesi è poi rafforzata dall’osservazione che i neuroni di AIP non soltanto rispondono alla percezione visiva dell’oggetto da afferrare, ma sono anche sensibili alle sue caratteristiche fisiche, quali forma, dimensione e orientamento (Sakata et al., 1995; Murata et al., 2000). Infatti, registrando l’attività dei singoli neuroni mentre il primate manipolava oggetti di diverse forme, Murata e collaboratori (2000) hanno individuato delle cellule nervose che variano la loro frequenza di scarica al variare della forma dello stimolo afferrato (Murata et al., 2000): il pattern di scarica di un neurone mostra una frequenza maggiore quando il primate prende in mano un oggetto piatto e con una frequenza minore quando afferra un cilindro (Murata et al., 2000). Per alcune di queste cellule l’attivazione associata alla prensione di un oggetto con una specifica forma è significativamente maggiore di quella per le altre forme, perciò sono state definite come “altamente selettive” (Murata et al., 2000); al contrario, in altri neuroni, detti “moderatamente selettivi”, il livello di attività per lo stimolo preferito non è significativamente più alto di quello per gli altri stimoli. Ci sono poi dei neuroni definiti “non selettivi” che non mostrano differenze significative nella manipolazione delle sei diverse forme (Murata et al., 2000), ma secondo gli autori, la presenza di quest’ultima classe potrebbe dipendere dal fatto che nell’esperimento sono state utilizzate soltanto sei forme, mentre nella realtà i neuroni di AIP potrebbero riconoscerne molte più (Murata et al., 2000). La stessa cosa accade infatti anche nell’esperimento di Sakata e collaboratori (che utilizza lo stesso paradigma sperimentale di quello di Murata e



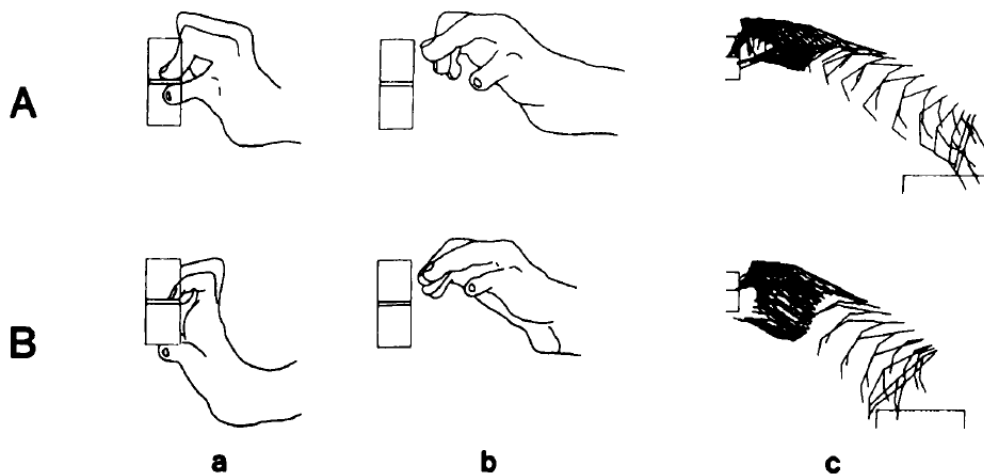
colleghi): le forme utilizzate in questo caso sono quattro e la percentuale di neuroni altamente selettivi sul totale di quelli individuati dagli autori è relativamente bassa, ovvero 35 su 136 (Sakata et al., 1995). Oltre alla forma, i neuroni tipo oggetto mostrano selettività anche per:

- la dimensione, poichè utilizzando tre diverse grandezze dell'oggetto preferito dal neurone di volta in volta considerato è stato possibile osservare che la risposta neuronale è più accentuata per una dimensione piuttosto che per le altre (Murata et al., 2000);
- l'orientamento in cui è presentato l'oggetto, osservato per la prensione dell'anello e dello stimolo piatto (Murata et al., 2000);
- la tipologia di presa, osservata nei neuroni di tipo non-oggetto (Murata et al., 2000).

Il fatto che molti neuroni di tipo non-oggetto mostrino un'elevata selettività per il tipo di presa suggerisce che queste cellule rispondano alla vista della mano che afferra l'oggetto adottando una configurazione che si adatta perfettamente alla sua forma e alla sua dimensione (Murata et al., 2000). Inoltre, la presenza di neuroni motodominanti (che non sono visivamente responsivi) selettivi per il tipo di presa fa pensare che essi codifichino per movimenti della mano che possono essere appropriati per afferrare un particolare oggetto (Murata et al., 2000).

Un altro dato a sostegno del fatto che AIP svolga un ruolo cruciale nella trasformazione visuomotoria preliminare al movimento di prensione deriva dall'osservazione che l'inattivazione farmacologica di quest'area compromette la capacità del primate di afferrare un oggetto con l'arto contralaterale all'emisfero danneggiato (Gallese et al., 1994). Questo è quanto è stato dimostrato da un esperimento in cui Gallese e collaboratori (1994) hanno inattivato i neuroni di AIP in un primate e successivamente lo hanno sottoposto a compiti di prensione utilizzando diversi stimoli (cioè oggetti di diverse forme, dimensioni e orientamenti) che elicitarono prese differenti (Gallese et al., 1994). Così facendo gli autori hanno constatato che inattivando AIP si verifica un'incongruenza tra la configurazione assunta dalla mano e le caratteristiche tridimensionali dell'oggetto utilizzato nel compito (Gallese et al., 1994). Questa incongruenza porta al fallimento della prensione dell'oggetto o alla realizzazione di una presa goffa, mentre per la componente di reaching non si riporta

nessun errore (Gallese et al., 1994). Nello specifico, per prendere una piccola piastra incastrata in una scanalatura come mostrato in figura 9(A), normalmente il primate nell'avvicinarsi al target estende il dito indice e contemporaneamente flette le altre dita, per poi inserire l'indice nella scanalatura, mentre in seguito all'inattivazione di AIP questo normale pattern di pre-configurazione della mano si perde e le dita urtano contro la superficie piana, per cui l'indice non riesce ad inserirsi nella scanalatura (Gallese et al., 1994). Anche quando il primate riesce ad inserire il dito, come mostrato in figura 9(B), fallisce nell'opporlo al pollice e quindi non porta a termine il compito correttamente (Gallese et al., 1994).



*Figura 9. L'immagine mostra il movimento di prensione eseguito dal primate prima (A) e dopo (B) l'inattivazione di AIP (Gallese et al., 1994).*

### 2.1.2 Ruolo di F5 nella pianificazione

Come suggerito da alcune evidenze, entrambe le aree F5 ed F2 sono responsabili del processo di pianificazione, ma vi contribuiscono in maniera diversa (Rizzolatti & Gentilucci, 1988; Jeannerod et al., 1995; Murata et al., 1997; Fogassi et al., 2001; Raos et al., 2004; Castiello & Begliomini, 2008). Per quanto riguarda F5, essa è situata nella parte posteriore del solco arcuato inferiore e nella convessità immediatamente caudale ad essa, all'interno del lobo frontale e riceve da AIP informazioni sulle caratteristiche fisiche dell'oggetto e le utilizza per elaborare il piano motorio (Murata et al., 1997). Secondo alcuni autori, quest'area contiene proprio una sorta di "vocabolario" dal quale è possibile selezionare l'atto motorio corrispondente alla tipologia di presa più adatta alla situazione (Rizzolatti & Gentilucci, 1988; Jeannerod et al., 1995; Castiello, 2005),

dove per atto motorio di intende un movimento diretto ad uno scopo, come raggiungere un pezzo di cibo, afferrarlo o portarlo alla bocca (Rizzolatti et al., 1988). Più precisamente, il movimento tramite cui un primate si porta alla bocca del cibo comprende al suo interno vari atti motori, quali il reaching, la presa del cibo e il portarselo alla bocca (Rizzolatti et al., 1988). Alcuni studi hanno dimostrato come l'attività dei neuroni di F5 non sia legata al movimento in sé e per sé, quanto piuttosto all'atto motorio e all'obiettivo che lo definisce (Rizzolatti et al., 1988; Rizzolatti & Gentilucci, 1988), per cui accade che una data cellula modifichi il proprio pattern di scarica quando le dita del primate si piegano per afferrare un oggetto, ma non si attivi quando la mano assume la stessa configurazione per raggiungere uno scopo diverso, cioè per esempio per allontanare lo stesso stimolo (Rizzolatti et al., 1988). In ogni caso, il vocabolario di atti motori elementari contenuto in F5 non è illimitato, ma piuttosto confinato al repertorio di movimenti braccio-bocca che il primate può eseguire (Rizzolatti & Gentilucci, 1988).

Il ruolo di F5 è confermato prima di tutto dalla presenza di neuroni simili a quelli individuati in AIP (Castiello, 2005; Murata et al., 1997): utilizzando la tecnica della registrazione da singoli neuroni e adottando lo stesso paradigma dell'esperimento del 2000 (Murata et al., 2000), Murata e collaboratori hanno dimostrato che, così come in AIP, anche in F5 sono presenti dei neuroni motori e dei neuroni visuomotori (Murata et al., 1997). I primi aumentano la loro frequenza di scarica soltanto durante l'esecuzione del movimento di prensione, mentre i secondi si attivano anche alla sola vista dell'oggetto (Murata et al., 1997). Entrambe queste due classi di neuroni presentano selettività per la forma dello stimolo, ovvero un'attività significativamente più alta durante l'esecuzione del movimento di prensione nei confronti di uno specifico oggetto o di un gruppo di oggetti piuttosto che di altri (Murata et al., 1997): alcuni neuroni rispondono in maniera uguale alla presentazione del cubo, del cono e della sfera, mentre altri presentano la stessa risposta per lo stimolo piatto e per il cilindro (Murata et al., 1997). Tuttavia, c'è un dato in particolare che sottolinea come F5 sia sensibile al movimento di prensione, a differenza di AIP che lo è per le informazioni visive sull'oggetto: nell'esperimento di Murata e colleghi (1997), il primate esibiva la stessa tipologia di presa per il cubo, il cono e la sfera; la stessa cosa accadeva per l'oggetto piatto e il cilindro, le cui prensioni erano simili (Murata et al., 1997). Questo

ha portato gli autori a pensare che questi stimoli (cioè per esempio il cono, il cubo e la sfera), sebbene geometricamente differenti, fossero percepiti come identici dal punto di vista motorio, elicitando la stessa prensione (Murata et al., 1997). Nei neuroni visuomotori si osserva lo stesso tipo di selettività anche quando il primate non deve afferrare gli oggetti, ma soltanto guardarli (Murata et al., 1997).

Relativamente alla tesi secondo la quale in F5 è presente un vocabolario di atti motori, essa è avvalorata dall'evidenza che neuroni diversi all'interno di quest'area codificano per atti motori diversi (Rizzolatti & Gentilucci, 1988; Rizzolatti et al., 1988). Più precisamente, alcuni si attivano durante l'esecuzione di "atti motori prossimali" (ovvero azioni che interessano la muscolatura più prossimale dell'arto, come il reaching o i movimenti del braccio verso il corpo) e per questo sono stati definiti "neuroni prossimali", mentre altri, detti "neuroni distali" aumentano la loro frequenza di scarica quando il primate compie degli "atti motori distali", ovvero dei movimenti che richiedono la manipolazione di un oggetto con la mano e con le dita, ossia le parti più distali dell'arto (Rizzolatti et al., 1988). Nello specifico, tenendo conto del tipo di operazione eseguita nei confronti dello stimolo, è possibile individuare diverse categorie di neuroni distali (Rizzolatti et al., 1988):

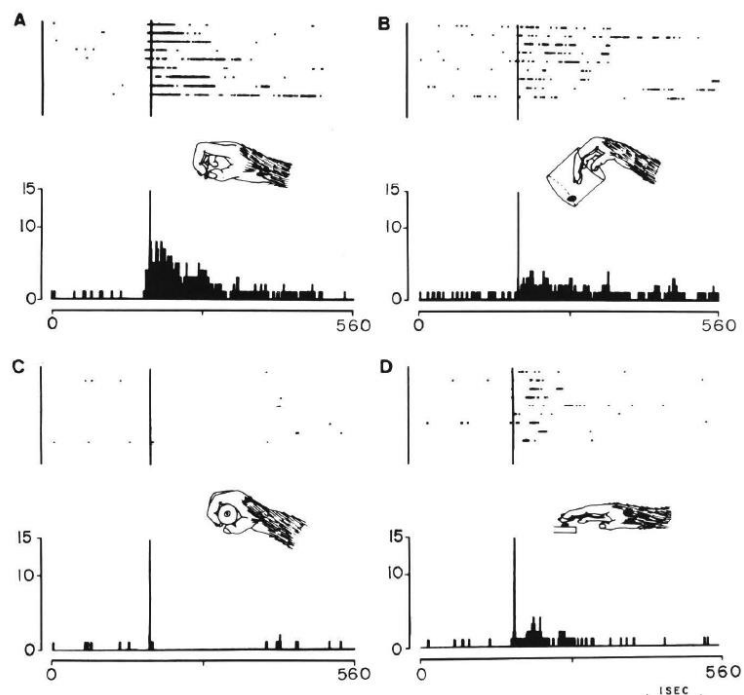
- "neuroni del grasping con la mano e con la bocca", che aumentano la loro frequenza di scarica quando il primate prende il cibo, indipendentemente dal fatto che lo faccia con la mano o con la bocca (Rizzolatti et al., 1988);
- "neuroni del grasping con la mano", che modificano la loro frequenza di scarica solo quando il primate afferra il cibo con le mani (Rizzolatti et al., 1988);
- "neuroni del tenere", che si attivano nel momento in cui il primate deve tenere l'oggetto (come mostrato in figura 7) dopo averlo afferrato, o meglio rimangono attivi per tutto il tempo in cui l'oggetto viene tenuto, a differenza di quanto accade per i neuroni del grasping, che smettono di rispondere una volta che l'oggetto è stato afferrato (Rizzolatti et al., 1988);
- "neuroni dello strappare", che si attivano quando il primate esegue movimenti delle dita, della mano e del polso volti a strappare o rompere oggetti (Rizzolatti et al., 1988).

Una caratteristica che accomuna la maggior parte dei neuroni distali è la selettività per il tipo di presa: come si può notare in figura 10, un dato neurone mostra un'attivazione

massima per il tipo di presa che codifica e una risposta più attenuata o nulla quando il primate esegue il movimento utilizzando altre tipologie di prensione (Rizzolatti et al., 1988; Rizzolatti & Gentilucci, 1988).

Un'altra dimostrazione dell'appartenenza di F5 al circuito della prensione è data dall'osservazione che l'inattivazione farmacologica di quest'area nei primati non umani porta alla perdita della capacità di configurare la mano sulla

base delle caratteristiche visive dell'oggetto durante l'esecuzione dei movimenti di prensione (Fogassi et al., 2001): dopo l'inattivazione di F5 il primate è ancora in grado di eseguire movimenti individuali delle dita e anche di afferrare e manipolare gli oggetti, ma può farlo soltanto dopo averli toccati, ovvero dopo averli esplorati tattilmente (Fogassi et al., 2001). Per cui ciò che risulta compromessa non è la capacità di eseguire movimenti (come accade per l'inattivazione di F1), bensì quella di ideare un piano motorio tenendo conto delle informazioni visive sulle proprietà fisiche dell'oggetto da afferrare (Fogassi et al., 2001). Tale deficit risulta particolarmente evidente per stimoli di piccole dimensioni ed è presente in entrambe le mani, non soltanto in quella contralaterale alla lesione (Fogassi et al., 2001). È importante notare come la sintomatologia successiva all'inattivazione di F5 mostri una grande somiglianza con quella ottenuta dall'inattivazione di AIP: in entrambi i casi c'è una



**Figura 10.** Nell'esperimento di Rizzolatti e Gentilucci (1988) il primate mette in atto tre differenti tipi di presa: una prensione di precisione, una prensione a tutta mano e una prensione delle dita (utilizzata per estrarre oggetti da un bicchiere). La figura mostra il pattern di scarica di un neurone che codifica per la presa di precisione in varie condizioni: quando il primate afferra l'oggetto con una presa di precisione (A) la risposta neuronale è molto forte; quando utilizza una prensione delle dita (B) c'è un'attivazione debole; quando adotta una presa a tutta mano (C) e quando utilizza l'indice per prendere del cibo da un piccolo foro (D) la risposta è praticamente assente (Rizzolatti & Gentilucci, 1988).

compromissione della configurazione della mano per afferrare gli oggetti, soprattutto quelli di piccole dimensioni, con un allungamento del tempo necessario per compiere il movimento (Fogassi et al., 2001). Gli errori visuomotori osservati dopo l'inattivazione di queste aree (F5 e AIP) sono in linea con le proprietà dei neuroni che le compongono (Fogassi et al., 2001).

### **2.1.3 Ruolo di F2 nella pianificazione**

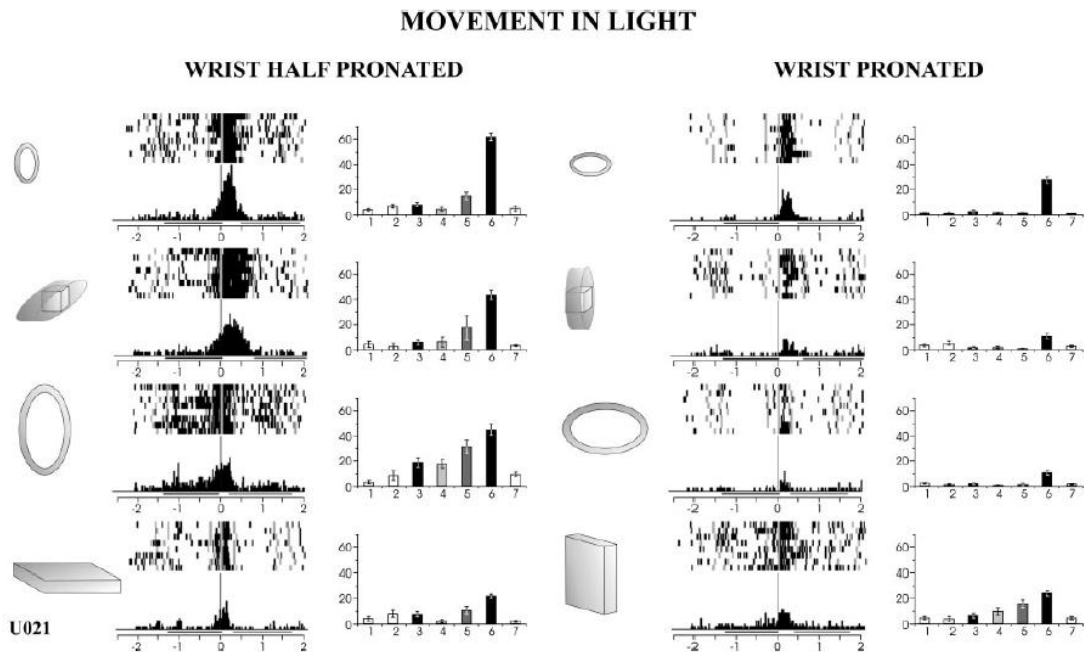
Come precedentemente accennato, è coinvolta nella pianificazione del movimento di prensione anche F2, ovvero quell'area che occupa la porzione dorsale dell'area 6 di Brodmann (nel lobo frontale), anche se ha un ruolo diverso da quello di F5 (Castiello & Begliomini, 2008). Infatti, F2 riceve da F5 la rappresentazione motoria del tipo di prensione e ne tiene memoria in modo da combinarla con le informazioni visive fornite dalle aree corticali del lobo parietale superiore per aggiornare continuamente la configurazione della mano durante l'esecuzione del movimento di prensione (Raos et al., 2004; Castiello & Begliomini, 2008).

Un'evidenza dell'appartenenza di quest'area al circuito del movimento di prensione è rappresentata dal fatto che essa contiene cellule nervose analoghe in termini funzionali a quelle già osservate in AIP e F5 (Raos et al., 2004). Più precisamente, Raos e collaboratori (2004), utilizzando lo stesso paradigma adottato da Murata e colleghi (2000), hanno individuato:

- “neuroni puramente motori”, che mostrano lo stesso pattern di scarica sia quando il movimento di prensione è svolto in presenza di luce, sia quando è svolto al buio e non rispondono alla presentazione dell'oggetto (Raos et al., 2004);
- “neuroni modulati visivamente”, i quali si attivano sia in presenza sia in assenza di luce, ma mentre nella prima condizione presentano selettività per l'orientamento del polso, quando il movimento viene effettuato al buio tale selettività si perde, facendo presumere che tale classe di neuroni sia guidata dalle informazioni visive sull'oggetto (Raos et al., 2004);
- “neuroni visuomotori”, che si attivano anche per la fissazione dell'oggetto (a differenza delle due categorie precedenti) e soltanto in rari casi mostrano differenze tra l'esecuzione del movimento alla luce e al buio, per cui

sostanzialmente si attivano alla vista dello stimolo a prescindere dal fatto che questo venga seguito o meno dalla prensione (Raos et al., 2004).

I neuroni descritti presentano selettività per il tipo di presa e per l'orientamento del polso (Raos et al., 2004): infatti, nell'esperimento i primati erano chiamati ad afferrare oggetti di forme e dimensioni diverse ed ognuno di questi target elicita un tipo di prensione differente, anche se per alcuni stimoli la presa era la stessa (Raos et al., 2004). Per esempio, per afferrare una sfera, un cono o un cubo piccoli il primate adottava un'impugnatura laterale utilizzando il pollice e la superficie radiale dell'ultima falange del dito indice, mentre per prendere un grande cilindro all'interno di un contenitore inseriva tutte le dita nel contenitore, con le quattro dita in opposizione al pollice (Raos et al., 2004). Valutando l'attività di scarica dei neuroni di F2, si è osservata una risposta più pronunciata quando il primate metteva in atto un certo tipo di presa o adottava un certo orientamento del polso e una risposta più attenuata negli altri casi, come mostrato in figura 11 (Raos et al., 2004).



**Figura 11.** Esempio di un neurone puramente motorio selettivo sia per l'impugnatura sia per l'orientamento del polso. La figura mostra l'attività neurale registrata durante il movimento di prensione eseguito in presenza di luce: il pattern di scarica cambia a seconda del tipo di oggetto afferrato e dell'orientamento del polso (Raos et al., 2004).

In ogni caso, la principale prova a favore dell'ipotesi secondo la quale F2 tiene memoria del piano motorio ricevuto da F5 è data dal fatto che i neuroni modulati visivamente continuano a scaricare anche quando il primate esegue il movimento al

buio, dopo aver visto l'oggetto per un breve istante (Raos et al., 2004), a differenza di quanto accade in AIP, dove i neuroni etichettati come visuodominanti mostrano un'attivazione significativamente maggiore in presenza piuttosto che in assenza di luce (Murata et al., 2000).

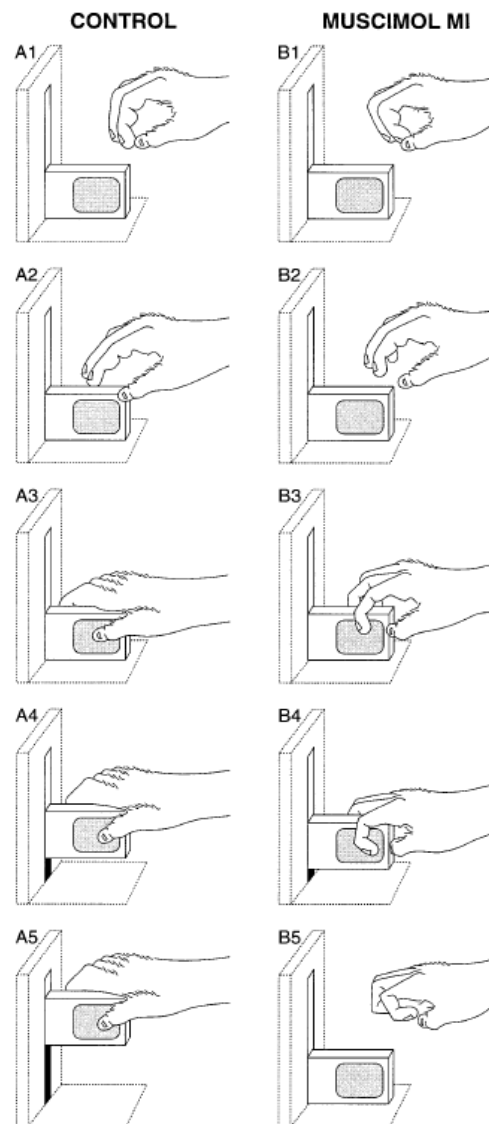
#### **2.1.4 Ruolo di F1 nell'esecuzione**

Una volta che F5 e F2 hanno pianificato il movimento di prensione (sulla base delle informazioni ricevute da AIP), il piano motorio viene trasmesso ad F1, situata nell'area 4 di Brodmann (nel lobo frontale), che lo esegue (Rizzolatti & Luppino, 2001; Castiello & Begliomini, 2008; Schaffelhofer & Scherberger, 2016). Il ruolo di quest'area nell'implementare il piano motorio ricevuto da F5, reso possibile dall'esistenza di forti connessioni tra queste due aree (Umilta et al, 2007; Raos et al., 2004), viene confermato dall'osservazione del pattern di scarica dei neuroni che la compongono durante un compito di prensione (Umilta et al, 2007). Infatti, ricorrendo alla registrazione del singolo neurone e adottando un paradigma simile a quello dell'esperimento di Raos e collaboratori (2004), Umilta e colleghi hanno dimostrato (2007) che i neuroni di F1, così come quelli di F5, presentano selettività per la forma dell'oggetto, poiché modificano la loro frequenza di scarica in base allo stimolo afferrato (Umilta et al, 2007); tuttavia, questa preferenza per oggetti particolari (come anche per la presa ad essi associata) in F5 è più evidente e compare fin dalla presentazione dello stimolo, mentre in F1 è presente soltanto in un periodo più tardivo (Umilta et al, 2007).

A confermare il coinvolgimento di F1 nell'esecuzione del movimento di prensione intervengono anche alcune evidenze sulle conseguenze dell'inattivazione farmacologica di quest'area (Brochier et al., 1999; Liu & Rouiller, 1999; Fogassi et al., 2001). Nello specifico, in alcuni casi praticare una lesione farmacologica all'area della rappresentazione motoria della mano in F1 porta ad una completa assenza di movimento dell'arto contralaterale (Liu & Rouiller, 1999; Fogassi et al., 2001) nel momento successivo alla lesione, anche se poi con il passare del tempo la capacità motoria dell'arto viene recuperata (Liu & Rouiller, 1999). In altri casi, l'inattivazione dell'area di rappresentazione del pollice e dell'indice in F1 determina una perdita della forza della prensione, accompagnata da una conseguente difficoltà nell'afferrare un oggetto



tramite una prensione di precisione (come mostrato in figura 12) a causa dell'incapacità di posizionare accuratamente pollice e indice ai lati dell'oggetto per sollevarlo (Brochier et al., 1999). In questo caso la "lesione" interessa la rappresentazione corticale di due dita soltanto, però si rivela comunque sufficiente per indebolire la forza di tutta la mano (Brochier et al., 1999). In ogni caso, che si tratti di paresi, di perdita di forza muscolare o dell'incapacità di eseguire movimenti individuali delle dita, le conseguenze dell'inattivazione di F1 interessano l'aspetto esecutivo del movimento di prensione e differiscono da quelle derivanti da lesioni ad F5, che preservano l'abilità di muovere le singole dita, ma intaccano la capacità di configurare la presa in base alle informazioni visive sulle caratteristiche fisiche dell'oggetto (Brochier et al., 1999; Liu & Rouiller, 1999; Fogassi et al., 2001).



**Figura 12.** Sequenza del movimento di prensione e sollevamento eseguito dal primate prima (A) e dopo (B) l'inattivazione farmacologica dell'area del pollice e dell'indice in F1 (Brochier et al., 1999).

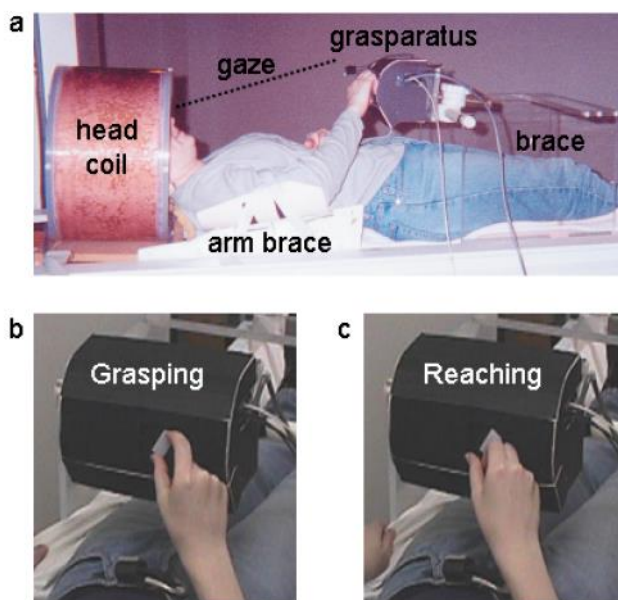
## 2.2 Circuito corticale del movimento di prensione nell'uomo

Così come nei primati non umani, anche negli uomini sono stati identificati due distinti circuiti corticali per il grasping e il reaching, ma tra di essi non esiste una netta dissociazione, proprio come accade nel primate (Begliomini et al., 2014), per cui anche in questo caso si farà riferimento al circuito del movimento di prensione nel suo complesso. A tal riguardo, le aree individuate come omologhe umane di AIP, F5, F2 e F1 del macaco sono rispettivamente "human AIP" (hAIP), la corteccia premotoria

ventrale (PMv), la corteccia premotoria dorsale (PMd) e la corteccia motoria primaria (M1), come descritto in maniera più dettagliata nei paragrafi successivi (Binkofski et al., 1998; Frey et al., 2005; Davare et al., 2006; Begliomini, Wall, Smith & Castiello, 2007; Castiello & Begliomini, 2008).

### 2.2.1 Ruolo di hAIP nella trasformazione visuomotoria

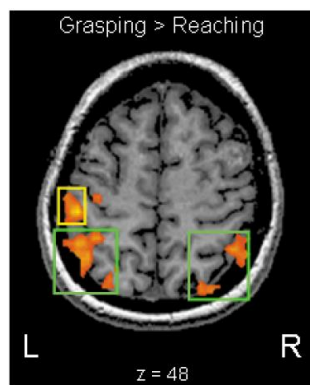
Gli esperimenti di neuroimmagine e gli studi di neuropsicologia condotti sull'uomo hanno identificato come possibile omologo dell'area AIP del macaco una regione specifica all'interno del solco intraprietale anteriore, ovvero hAIP (Binkofski et al., 1998; Frey et al., 2005; Castiello, 2005; Castiello & Begliomini, 2008; Begliomini, Wall, Smith & Castiello, 2007). Come nel primate non umano, anche in quello umano hAIP svolge la funzione di analizzare le informazioni visive relative all'oggetto utili alla scelta della presa più appropriata (Castiello & Begliomini, 2008). Un elemento a favore di questa ipotesi è dato dal fatto che quest'area si attiva quando è richiesta la computazione della forma e della dimensione dell'oggetto per guidare la preconfigurazione della mano durante il movimento di prensione e non per quei movimenti in cui tale elaborazione non è richiesta (Culham et al., 2003). Questo è quanto si può evincere dallo studio di Culham e collaboratori (2003) i quali hanno sottoposto i



**Figura 13.** Set dell'esperimento di Culham e collaboratori (2003).

partecipanti a delle sessioni di risonanza magnetica funzionale (fMRI) durante l'esecuzione di compiti di prensione o di reaching dell'oggetto, in posizione supina con la testa leggermente sollevata così da consentire loro di osservare gli stimoli con i quali avrebbero dovuto interagire (Culham et al., 2003). Gli oggetti in questione erano dei rettangoli traslucidi di plastica bianca di larghezza costante e lunghezza ed

orientamento variabili montati sulle facce di un tamburo ottagonale rotante, conosciuto con il nome di "grasparatus" e mostrato in figura 13 (Culham et al., 2003). Dall'analisi dell'attività cerebrale relativa ai due diversi compiti è emersa un'attivazione bilaterale di hAIP in quasi tutti i partecipanti (in uno di essi si attivava soltanto l'emisfero sinistro, ovvero quello contralaterale all'arto usato) durante l'esecuzione del movimento di prensione, ma non durante il reaching, come mostrato in figura 14 (Culham et al., 2003). Questi dati sono confermati anche da un altro esperimento in cui è stata registrata l'attività cerebrale dei partecipanti mentre questi svolgevano compiti di prensione dell'oggetto e compiti di puntamento (Frey et al., 2005). Confrontando i pattern di attivazione registrati durante l'esecuzione dei due diversi compiti, gli autori hanno



**Figura 14.** L'immagine mostra le aree attive durante il compito di prensione e non in quello di reaching, ovvero le aree relative alla componente del grasping. Quelle contenute nei riquadri verdi sono le aree hAIP di destra e di sinistra. Quello nel riquadro giallo è il solco postcentrale dell'emisfero sinistro (Culham et al., 2003).

osservato come un'area situata a livello dell'intersezione tra hAIP e il solco postcentrale si attivasse per il movimento di prensione, ma non per quello di puntamento (Frey et al., 2005). Nello specifico, l'attivazione era stata individuata nell'emisfero contralaterale alla mano utilizzata, ovvero la mano destra (Frey et al., 2005). Sebbene gli studi di neuroimmagine confermino il coinvolgimento di hAIP nella trasformazione visuomotoria anche nell'uomo (Culham et al., 2003; Frey et al., 2005), emerge una differenza rispetto ai primati non umani: l'attivazione di hAIP sembra dipendere dal tipo di presa utilizzata (Begliomini, Wall, Smith & Castiello, 2007). Questo è stato dimostrato da un esperimento fMRI di Begliomini e collaboratori (2007) in cui gli autori hanno sottoposto i partecipanti a registrazione dell'attività cerebrale durante l'esecuzione di compiti di prensione e di

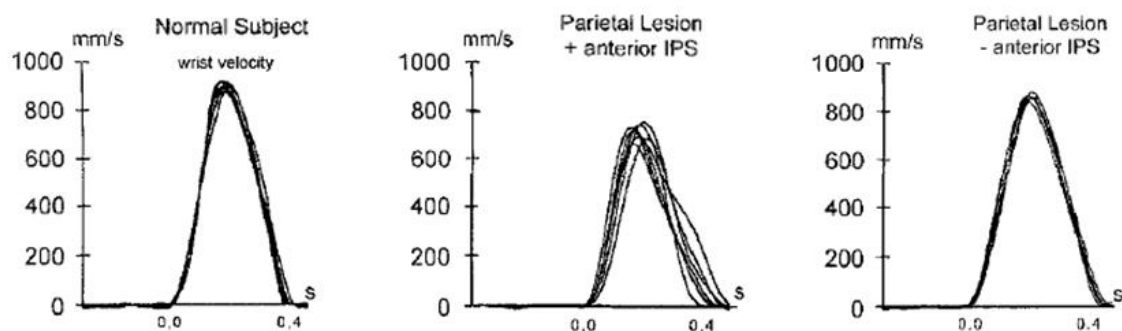
reaching eseguiti nei confronti di un oggetto piccolo e un oggetto grande, che elicitarono, rispettivamente, una presa di precisione e una prensione a tutta mano, corrispondente alla presa di forza indicata da Napier (Napier, 1956; Begliomini, Wall, Smith & Castiello, 2007). Dopo aver confrontato i pattern di attivazione relativi alla prensione e al reaching nei confronti di ciascuno stimolo, gli autori hanno individuato le aree che si attivavano durante l'esecuzione della prensione di precisione e della prensione a tutta mano e hanno constatato che, mentre l'esecuzione della prima

determina una chiara attivazione di hAIP, le immagini di fMRI relative alla prensione a tutta mano non rilevavano alcuna risposta in quest'area (Begliomini, Wall, Smith & Castiello, 2007).

Un'ulteriore prova a conferma del ruolo di hAIP nel movimento di prensione proviene dall'osservazione del comportamento dei pazienti affetti da atassia ottica (Jakobson et al., 1991; Jeannerod et al., 1994; Binkofski et al., 1998; Rossetti et al., 2019), ovvero una condizione clinica che consiste nella compromissione dei movimenti di reaching e di prensione visivamente guidati che non è attribuibile né a deficit visivi primari, propriocettivi primari o motori, né a danni cerebellari o cognitivi (Jakobson et al., 1991; Rossetti et al., 2019); solitamente si presenta in seguito ad un danno, unilaterale o bilaterale, a carico della corteccia parietale posteriore (Jakobson et al., 1991; Rossetti et al., 2019). Analizzando la prestazione di una paziente con atassia ottica (acquisita in seguito ad un'emorragia bilaterale alle regioni occipito-parietali) in un compito di puntamento e in un compito di prensione e confrontandola con quella di individui sani, Jakobson e collaboratori (1991) hanno notato che delle disfunzioni erano presenti già nel puntamento, in quanto la donna tendeva ad identificare il centro del bersaglio un po' troppo a sinistra (Jakobson et al., 1991). Tuttavia, il passaggio dal compito di puntamento a quello di prensione ha provocato una notevole compromissione della componente di reaching, ritardando il momento di inizio del movimento e allungando la sua durata, e del grasping, poiché la paziente non era in grado di scalare la presa in maniera appropriata alla dimensione dell'oggetto e compiva numerosi aggiustamenti posturali della mano (Jakobson et al., 1991).

Altri studi, condotti su pazienti con lesioni specifiche ad hAIP hanno riportato evidenze simili, individuando un ritardo nel momento in cui viene raggiunta la MGA (Binkofski et al., 1998) e notando, nello specifico, che nei pazienti la mano raggiunge una MGA maggiore dei controlli durante la fase di decelerazione (Binkofski et al., 1998). Inoltre, la presa appare goffa e inaccurata (soprattutto per gli oggetti piccoli) in quanto il contatto con l'oggetto non viene eseguito con la punta delle dita, ma con la superficie palmare delle falangi più prossimali o con il palmo della mano (Jeannerod et al., 1994). A volte la prensione non si verifica affatto perché l'oggetto viene spinto via dal palmo della mano (Jeannerod et al., 1994) e in altri casi ancora la mano non mostra alcuna procedura di pre-configurazione (Binkofski et al., 1998). Questi problemi si

riscontrano quando la prensione viene eseguita con la parte del corpo contralaterale alla lesione (Binkofski et al., 1998) o bilateralmente (Jeannerod et al., 1994). Per quanto riguarda il reaching, esso non risente della lesione e non presenta alterazioni (Binkofski et al., 1998; Jeannerod et al., 1994): nello studio di Binkofski e collaboratori (1998) il profilo della velocità del polso durante l'esecuzione del movimento nei pazienti con lesioni a hAIP era lo stesso di quello degli individui sani, come si può notare dalla figura 15 (Binkofski et al., 1998).



*Figura 15. Il profilo della velocità del movimento di reaching nei pazienti affetti da lesioni ad hAIP mostra la stessa forma a campana di quello degli individui sani (Binkofski et al., 1998)*

## 2.2.2 Ruolo di PMv nella pianificazione

Mentre le evidenze raccolte dagli studi di neuroimmagine e dagli studi su pazienti con lesioni hanno portato ad identificare l'area hAIP umana come analoga di AIP nei macachi, non è ancora altrettanto chiaro se PMv e PMd nel cervello umano svolgono la stessa funzione esercitata da F5 e da F2 nei primati per quanto riguarda il movimento di prensione (Davare et al., 2006). Infatti, non tutti gli studi che hanno tentato di indagare il ruolo di PM limitatamente a questo movimento hanno riscontrato il coinvolgimento di tali aree mentre il partecipante afferra un oggetto (Culham et al., 2003; Frey et al., 2005): registrando l'attivazione corticale dei partecipanti (tramite fMRI) durante compiti di prensione e confrontandola con quella relativa a compiti di reaching (Culham et al., 2003) o compiti di puntamento (Frey et al., 2005), Culham (2003) e Frey (2005) hanno individuato un maggior coinvolgimento di hAIP per il movimento di prensione, ma l'attivazione di PM non mostrava differenze tra i diversi tipi di compito (Culham et al., 2003; Frey et al., 2005). Tuttavia, alcune evidenze in merito alla funzionalità di PMv e di PMd sono state riportate da studi di stimolazione

magnetica transcranica (TMS) e da esperimenti riguardanti la forza applicata durante la prensione di uno stimolo (Davare et al., 2006). I primi prevedevano di utilizzare la TMS per produrre lesioni virtuali transitorie a carico di PMv e di quantificare i deficit derivanti da tali lesioni, in modo da formulare inferenze circa il contributo della regione cerebrale stimolata nel compito in esame (Davare et al., 2006). Adottando questa tecnica per produrre una lesione temporanea in PMv destra e sinistra durante l'esecuzione di un compito di prensione e sollevamento dell'oggetto, Davare e collaboratori (2006) hanno osservato una compromissione della componente del grasping, dovuta ad una modificazione della posizione della punta delle dita sull'oggetto e a un incremento della loro dispersione (Davare et al., 2006). È interessante notare che sia PMv sinistra sia quella di destra sono responsabili della codifica della postura della mano durante i movimenti di presa eseguiti con la mano destra dominante (Davare et al., 2006).

Oltre a quelle ottenute grazie all'utilizzo della TMS, ci sono altre evidenze sul ruolo di PM che provengono da studi sulla forza della prensione (Ehrsson et al., 2000; Ehrsson et al., 2001). Si tratta di esperimenti di prensione isometrica, in cui i partecipanti afferrano un oggetto sul quale sono posizionati dei sensori che permettono di quantificare la forza applicata dalle dita, per cui in questo caso non è presente la componente di reaching (Ehrsson et al., 2000; Ehrsson et al., 2001). Il compito viene svolto all'interno di uno scanner MRI, in modo da registrare l'attività cerebrale dell'individuo (Ehrsson et al., 2000; Ehrsson et al., 2001). In un primo esperimento condotto nel 2000, Ehrsson e collaboratori hanno osservato un coinvolgimento di aree corticali differenti a seconda che la persona mettesse in atto una presa di precisione o una prensione a tutta mano (Ehrsson et al., 2000): per la prima si registrava una forte attivazione a carico di PMv e dell'area motoria cingolata (CMA) di destra e della corteccia parietale posteriore e prefrontale bilaterali (Ehrsson et al., 2000); per la seconda l'attività riscontrata era localizzata nella la corteccia somatosensoriale primaria (S1), nella M1 e nell'opercolo parietale contralaterali dell'emisfero sinistro, contralaterale alla mano utilizzata (Ehrsson et al., 2000). I risultati del presente studio indicano che anche la parte rostrale di PMv destra, la CMA e le regioni parietali e prefrontali bilaterali sono impegnate nella produzione della forza necessaria per realizzare una presa di precisione (Ehrsson et al., 2000). Presumibilmente questa

differenza tra le impugnature riflette la necessità di meccanismi di controllo sensoriale-motorio aggiuntivi per controllare la forza durante l'opposizione delle punte di due dita (Ehrsson et al., 2000). Poiché le impugnature di precisione a due dita sono intrinsecamente meno stabili delle impugnature a più dita, possono essere più esigenti in termini di controllo neurale (Ehrsson et al., 2000). Questo dato è confermato anche da un altro esperimento di Ehrsson e collaboratori in cui i partecipanti afferrano un oggetto tramite una presa di precisione, ma esercitando differenti l'intensità di forza (Ehrsson et al., 2001). Dallo studio emerge che molte aree sensoriali e motorie sono più fortemente attivate quando viene applicata una forza minore nel mettere in atto una presa di precisione piuttosto che una forza maggiore, suggerendo che PMv bilaterale, CMA e la corteccia che giace nel solco intraparietale destro sono coinvolte nel controllo di deboli forze con la punta delle dita (Ehrsson et al., 2001).

### **2.2.3 Ruolo di PMd nella pianificazione**

Anche l'area PMd è implicata nel processo di pianificazione del movimento di prensione, ma svolge un ruolo diverso. Infatti, se PMv elabora il piano motorio sulla base delle informazioni ricevute da hAIP, PMd riceve questo piano d'azione e lo tiene in memoria per tutta la durata dell'esecuzione del movimento, aggiornandolo sulla base (Castiello & Begliomini, 2008). Questo ruolo è confermato dallo stesso studio descritto nel paragrafo precedente (Davare et al., 2006), che ha dimostrato come PMv sembri intervenire prima di PMd durante la preparazione del movimento, poiché si ha una compromissione della presa in seguito ad una lesione temporanea (praticata con TMS) di PMv soltanto quando la TMS viene applicata in una fase precoce (Davare et al., 2006). Questo coinvolgimento sequenziale delle aree premotorie suggerisce che, una volta che la mano ha assunto la giusta configurazione e la giusta forza, PMv fornisca a PMd le informazioni di innesco per poter sollevare l'oggetto (Davare et al., 2006). Per di più, le lesioni provocate a PMd sinistra modificano il tempo della fase di sollevamento, provocando un ritardo nel reclutamento dei muscoli prossimali coinvolti in questa fase (Davare et al., 2006).

### **2.2.4 Ruolo di M1 nell'esecuzione**

Nel cervello umano l'area funzionalmente analoga ad F1 nel primate

sembrerebbe essere M1 (Castiello & Begliomini, 2008). Infatti, proprio come accade per l'inattivazione di F1 (Brochier et al., 1999; Liu & Rouiller, 1999; Fogassi et al., 2001), lesioni a carico di M1 intaccano gli aspetti esecutivi del movimento, come dimostrato, ad esempio, dallo studio di Lang e Schieber (2004), in cui alcuni pazienti con emiparesi puramente motoria risultante da una lesione a carico di M1 vengono sottoposti ad un compito di abduzione e adduzione delle dita (Lang & Schieber, 2004). Osservando la loro prestazione e confrontandola con quella di individui sani viene constatata una ridotta selettività nell'attivazione dei muscoli delle dita (Lang & Schieber, 2004): l'abduzione e adduzione di un dito nei controlli determina un leggero movimento delle altre dita (che da istruzione dovrebbero essere tenute ferme), mentre nei pazienti emiparetici il tentativo di muovere un dito risulta nell'azione simultanea di tutte le dita (Lang & Schieber, 2004; Castiello & Begliomini, 2008). Quindi, questi deficit che si vengono a creare in seguito a lesioni a carico di M1 portano a movimenti di prensione che sono inizialmente caratterizzati dalla perdita di movimenti indipendenti delle dita, anche se i movimenti sinergici di tutte le dita (come quelli che servono per realizzare una prensione di forza) rimangono intatti (Castiello & Begliomini, 2008).

Guardando complessivamente ai risultati degli studi di neurofisiologia e inattivazione farmacologica sul primate non umano, e alle evidenze neuropsicologiche e i dati derivanti dall'utilizzo di tecniche di neuroimmagine nell'uomo, si evince che il gesto con cui si afferra un oggetto è molto complesso, e richiede un'elaborazione e un'implementazione molto precisa del piano d'azione, ma ancor prima un processo di trasformazione visuomotoria che consenta di calibrare la prensione sulle caratteristiche fisiche dell'oggetto da afferrare (Castiello & Begliomini, 2008; Schaffelhofer & Scherberger, 2016). Tuttavia, se è vero che c'è un largo consenso nel ritenere che questi processi di trasformazione visuomotoria, pianificazione ed esecuzione siano i passaggi chiave che portano alla realizzazione del movimento di prensione, non è altrettanto chiaro se essi siano sintonizzati sullo stimolo o sul tipo di prensione (Begliomini, Caria, Grodd & Castiello, 2007). Il capitolo successivo tenta di approfondire tale questione.



## **Cap.3 Ruolo della congruenza tra prensione e oggetto**

Il movimento di prensione coinvolge un oggetto, che possiede determinate caratteristiche fisiche (forma, dimensione, texture della superficie, peso, e così via), e uno schema motorio, caratterizzato da una precisa configurazione della mano (Naiper, 1956; Jakobson & Goodale, 1991; Weir, MacKenzie, Marteniuk, Cargoe & Frazer, 1991; Weir, MacKenzie, Marteniuk & Cargoe, 1991; Savelsbergh et al., 1996; Castiello & Begliomini, 2008; Schaffelhofer & Scherberger, 2016). I processi mediati dal circuito corticale descritto nel capitolo precedente sono organizzati in modo tale da garantire la congruenza tra questi due elementi (oggetto e prensione), cioè in modo da realizzare una presa in cui la configurazione delle dita e la pressione da esse esercitata è adeguata alla forma e alla dimensione dello stimolo (Castiello, 2005; Castiello & Begliomini, 2008; Schaffelhofer & Scherberger, 2016). Tuttavia, non è ancora chiaro se sia l'oggetto o lo schema motorio ad avere un ruolo determinante nei processi di trasformazione visuomotoria, pianificazione ed esecuzione, poiché la letteratura non è del tutto convergente a riguardo (Sakata et al., 1995; Murata et al., 2000; Begliomini, Wall, Smith & Castiello, 2007). Infatti, nei primati non umani la maggior parte dei neuroni dell'area AIP si attiva alla vista dello stimolo e mostra selettività per le sue caratteristiche, quali forma, dimensione e orientamento (Sakata et al., 1995; Murata et al., 2000). Al contrario, alcuni studi di neuroimmagine nell'uomo hanno dimostrato che l'attivazione di hAIP varia in base al tipo di presa utilizzato (Begliomini, Wall, Smith & Castiello, 2007). Per fare chiarezza sull'argomento si rivela utile osservare cosa accade in situazioni di incongruenza tra prensione e stimolo, dal momento che, come precedentemente affermato, il movimento di prensione viene pianificato in modo che sia congruente all'oggetto da afferrare (Begliomini, Caria, Grodd & Castiello, 2007). Ad esempio, prendere un oggetto di piccole dimensioni, come il tappo di una bottiglia, con una prensione di precisione in cui la distanza tra il pollice e l'indice misura quanto lo stimolo equivale ad attuare una prensione congruente; al contrario, afferrare lo stesso oggetto con una prensione a tutta mano crea una discordanza tra schema di prensione e dimensione dello stimolo, poiché la mano presenta un'apertura molto più grande del tappo e non permette di afferrarlo in maniera agevole (Begliomini, Caria, Grodd &

Castiello, 2007). Solitamente, negli studi di neuroimmagine condotti sull'uomo i partecipanti eseguivano soltanto delle prensioni congruenti, poiché veniva chiesto loro di afferrare un oggetto di piccole dimensioni con una presa di precisione e uno stimolo grande con una presa a tutta mano (Begliomini, Wall, Smith & Castiello, 2007). Tuttavia, se in aggiunta a quella di congruenza si inserisce anche una condizione sperimentale di incongruenza, in cui gli individui sono obbligati ad utilizzare una prensione di precisione per l'oggetto grande e una prensione a tutta mano per quello piccolo, è possibile riuscire a capire se sia la dimensione dello stimolo, il tipo di presa o l'interazione tra le due a determinare le variazioni di attivazione in hAIP individuate dai precedenti studi di neuroimmagine (Begliomini, Wall, Smith & Castiello, 2007; Begliomini, Caria, Grodd & Castiello, 2007).

La congruenza è già stata utilizzata come mezzo per raggiungere altri obiettivi di ricerca (Castiello et al., 1993; Castiello et al., 1998; Ansuini et al., 2007; Cavallo et al., 2011). Infatti, è possibile trovare in letteratura degli studi che, pur non avendo come scopo quello di indagare gli effetti della congruenza tra prensione e stimolo (la congruenza non è il fine, ma il mezzo), hanno di fatto messo il partecipante nella condizione di effettuare una prensione incongruente (Castiello et al., 1993; Castiello et al., 1998; Ansuini et al., 2007; Cavallo et al., 2011). Nello specifico, alcuni di questi esperimenti erano volti a valutare le conseguenze, a livello comportamentale, di una perturbazione delle caratteristiche fisiche (dimensione, forma e posizione) durante l'esecuzione del movimento, cioè una volta che la prensione è già stata pianificata sulla base delle proprietà che lo stimolo aveva all'inizio (Castiello et al., 1993; Castiello et al., 1998; Ansuini et al., 2007); in questi casi l'individuo si trova ad afferrare un oggetto con una presa che non è congruente ad esso, ma lo era alle caratteristiche precedenti l'alterazione (Castiello et al., 1993; Castiello et al., 1998; Ansuini et al., 2007).

In un altro esperimento condotto da Cavallo e colleghi (2011) l'utilizzo di situazioni di congruenza e incongruenza tra l'oggetto e la presa ha permesso di capire se la visione di una persona che afferra un oggetto possa sortire un effetto di facilitazione motoria in quei muscoli della mano che sono implicati nella prensione di uno stimolo (Cavallo et al., 2011).

Nei paragrafi successivi verranno prima descritte le situazioni di incongruenza realizzate negli studi di perturbazione dell'oggetto (Castiello et al., 1993; Castiello et

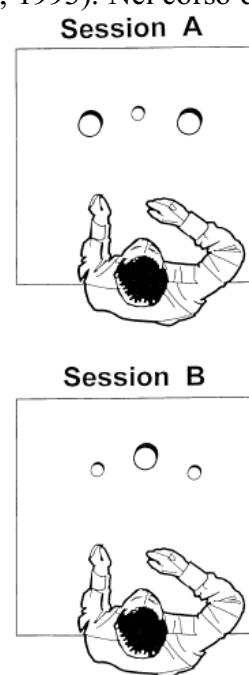
al., 1998; Ansuini et al., 2007) e nello studio sui potenziali motori di Cavallo e collaboratori (2011), indicando i risultati che è stato possibile individuare con questa procedura (Castiello et al., 1993; Castiello et al., 1998; Ansuini et al., 2007; Cavallo et al., 2011). Successivamente, verrà mostrato come la congruenza possa rivelarsi utile per capire se i processi di trasformazione visuomotoria, pianificazione ed esecuzione sono influenzati più dallo stimolo, dallo schema motorio o dall'interazione tra i due (Begliomini, Caria, Grodd & Castiello, 2007).

### **3.1 La congruenza come mezzo per studiare l'effetto della perturbazione delle caratteristiche fisiche dell'oggetto sugli indici comportamentali del movimento di prensione**

Alcuni degli esperimenti in cui un individuo viene messo nella condizione di eseguire una prensione incongruente sono quelli basati sulla perturbazione delle caratteristiche fisiche dell'oggetto, volti ad individuare se, ed eventualmente come, l'alterazione dell'oggetto è seguita da una riorganizzazione della presa (Castiello et al., 1993; Castiello et al., 1998; Ansuini et al., 2007). Nello specifico, questi esperimenti solitamente prevedono che il partecipante esegua un compito di prensione di un oggetto e che, non appena l'individuo inizi a muovere la mano, le caratteristiche dello stimolo da afferrare vengano alterate, di modo che l'oggetto finale non corrisponda a quello iniziale (Castiello et al., 1993; Castiello et al., 1998; Ansuini et al., 2007). Per esempio, in uno studio di Castiello e collaboratori (1993) venivano utilizzati come stimoli due cilindri di plexiglass di due dimensioni diverse (uno più stretto e più alto, uno più largo e leggermente più basso) disposti l'uno all'interno dell'altro, con lo stimolo piccolo (quello stretto, posto internamente) che sporgeva di 2 cm oltre quello grande (Castiello et al., 1993). Intorno a questi oggetti erano stati posizionati alcuni LED, che venivano accesi e spenti nel corso dell'esperimento in modo da illuminare soltanto un cilindro alla volta, poiché il compito del partecipante era proprio quello di afferrare lo stimolo che vedeva illuminato. Questi accorgimenti permettevano di applicare una perturbazione della dimensione mentre l'individuo stava già mettendo in atto il movimento di prensione: all'inizio del trial veniva illuminato il cilindro piccolo, poi, una volta che il partecipante avesse iniziato a muovere le mani, i LED del cilindro

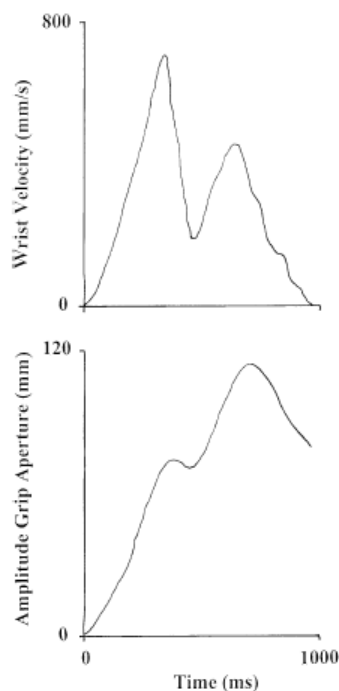
piccolo venivano spenti e veniva illuminato il cilindro grande, così che l'individuo afferrasse quello e non più lo stimolo piccolo (Castiello et al., 1993). Questo cambiamento del target, che poteva verificarsi anche al contrario (cioè passando dal cilindro grande a quello piccolo), veniva praticato nei cosiddetti "trial con perturbazione"; al tempo stesso l'esperimento prevedeva anche dei "trial bloccati", dove l'illuminazione rimaneva la stessa per tutto il tempo, in modo che il partecipante vedesse sempre il cilindro piccolo o sempre quello grande. Inoltre, per valutare se il fatto di essere costretti o meno ad utilizzare una particolare tipologia di presa potesse influenzare un'eventuale riorganizzazione del movimento in seguito alla perturbazione dell'oggetto, nell'esperimento erano state inserite tre condizioni (tutte e tre contenenti sia trial bloccati, sia trial con perturbazione.): "prensione senza costrizioni", in cui i partecipanti non ricevevano istruzioni sul tipo di presa da utilizzare; "prensione di precisione", in cui gli individui erano tenuti ad afferrare tutti gli oggetti adottando sempre e soltanto una presa di precisione; "prensione a tutta mano", in cui i partecipanti dovevano utilizzare sempre una presa a tutta mano (Castiello et al., 1993). Nel corso dei vari trial e delle diverse condizioni il movimento eseguito dal partecipante è stato registrato grazie ad un sistema optoelettronico, i cui marcatori erano posizionati sul polso e su tutte le dita tranne il mignolo, come mostrato in figura 15. Così facendo è stato possibile osservare se, ed eventualmente come, in seguito all'alterazione dello stimolo (trial con perturbazione) gli indici comportamentali della prensione (come la traiettoria delle dita, la velocità e l'accelerazione), subivano una variazione rispetto a quanto accade nei trial bloccati (Castiello et al., 1993). Nello specifico, i risultati hanno evidenziato che, in seguito alla perturbazione dell'oggetto, se il partecipante era costretto ad utilizzare un particolare tipo di presa, semplicemente variava l'apertura della mano; al contrario, nella condizione in cui i partecipanti non avevano ricevuto istruzioni sulla prensione da utilizzare, al variare della dimensione dell'oggetto, variava anche il tipo di presa messa in atto (Castiello et al., 1993).

Evidenze simili provengono da un altro esperimento in



*Figura 16. L'immagine raffigura la dimensione e la disposizione dei cilindri nelle sessioni A e B dell'esperimento di Castiello e collaboratori (Castiello et al., 1998).*

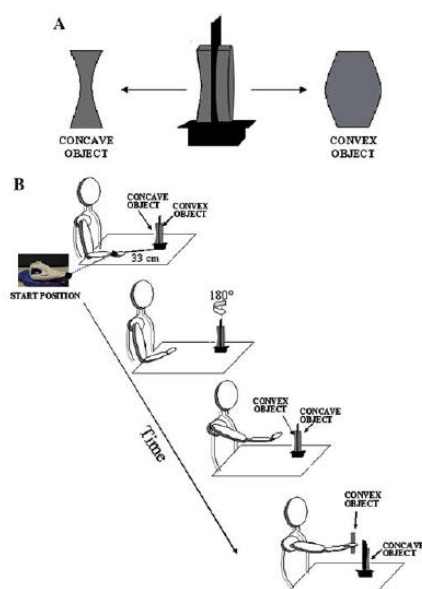
cui Castiello e collaboratori (1998) hanno praticato una doppia perturbazione, variando sia la dimensione, sia la posizione dell'oggetto rispetto all'individuo (Castiello et al., 1998). Così come nell'esperimento precedente, anche in questo caso il partecipante era invitato ad afferrare cilindri di diverse dimensioni (cilindro piccolo o grande) e, più precisamente, doveva eseguire il movimento di prensione nei confronti dell'oggetto che si sarebbe di volta in volta illuminato; tuttavia, in questo caso i cilindri di dimensioni diverse non erano posti uno dentro all'altro, nella stessa posizione, ma erano poggiati in punti diversi del tavolo, come mostrato in figura 16, e questo permetteva di alterare contemporaneamente la grandezza dell'oggetto e la sua posizione rispetto al partecipante. Nello specifico, la perturbazione dell'oggetto poteva avere luogo in due modi: nella situazione presentata nella sessione A, all'individuo era chiesto di afferrare



**Figura 17.** I grafici mostrano l'andamento della velocità del polso (sopra) e dell'ampiezza della mano (sotto) nel corso dello svolgimento di un trial con perturbazione dell'oggetto da piccolo cilindro centrale a grande cilindro laterale destro. Solitamente, entrambi questi indici comportamentali mostrano un solo picco, ma in questo caso si può osservare un secondo picco (in entrambi i grafici) che sta ad indicare che in seguito al cambiamento di stimolo l'individuo riorganizza la prensione, realizzando una sorta di secondo movimento (Castiello et al., 1998).

il cilindro piccolo posto al centro, ma una volta iniziato il movimento, l'illuminazione cambiava in favore del cilindro grande di destra o di quello di sinistra; al contrario, nella situazione presentata nella sessione B, l'individuo doveva inizialmente afferrare il cilindro grande al centro, ma poi, una volta che l'illuminazione cambiava, si ritrovava ad eseguire il movimento di prensione nei confronti del cilindro piccolo di destra oppure in quello di sinistra (Castiello et al., 1998). Queste condizioni di perturbazione venivano confrontate con quelle in cui l'oggetto rimaneva inalterato (sia nella dimensione, sia nella posizione) dall'inizio alla fine del compito. Analizzando il movimento di prensione eseguito dai partecipanti in tutte queste condizioni si osserva prima di tutto un aumento del tempo totale necessario per eseguire la presa nei trial con perturbazione rispetto ai controlli, cioè rispetto alla

condizione in cui non viene effettuata alcuna alterazione dello stimolo (evidenza che può mostrarsi in linea con il fatto che in seguito ad un'alterazione dell'oggetto è necessario rielaborare il movimento, quindi serve più tempo) e, in seguito al tentativo di riorganizzare la prensione, emergono anche dei movimenti secondari: nei trial con perturbazione sono presenti dei secondi picchi nei profili dell'accelerazione, della velocità, della decelerazione e nel profilo di apertura della mano (come mostrato in figura 17) che solitamente non si osservano nel trial di controllo, dove è presente soltanto un picco (Castiello et al., 1998). Questo dato è stato osservato sia nella perturbazione dal cilindro piccolo centrale a un cilindro grande laterale, sia nell'alterazione dal cilindro grande centrale a uno piccolo laterale e può riflettere il tentativo di riorganizzare la prensione in seguito all'alterazione delle caratteristiche fisiche dell'oggetto (Castiello et al., 1998).



**Figura 18.** La figura mostra gli oggetti usati come stimoli nell'esperimento di Ansuini e colleghi (2007) e il dispositivo con cui è stata prodotta la perturbazione (A) e la rappresentazione schematica della postura del partecipante (B), con la postura iniziale della mano destra e un esempio del corso del tempo per una prova perturbata (Ansuini et al., 2007).

Altre evidenze in merito agli effetti della perturbazione dell'oggetto provengono da un esperimento di Ansuini e collaboratori (2007) sull'alterazione della forma (Ansuini et al., 2007). In questo caso gli stimoli da afferrare erano due oggetti di legno di forma differente, ovvero uno concavo e uno convesso, montati entrambi su una piattaforma girevole e separati da un cartone nero rettangolare in modo da rendere visibile soltanto uno stimolo alla volta, così come è mostrato in figura 18. Nel corso dell'esperimento, i partecipanti sono stati istruiti ad utilizzare sempre lo stesso tipo di prensione, ovvero dovevano raggiungere, afferrare e sollevare l'oggetto opponendo il pollice alle altre dita nel punto di convessità o concavità dello stimolo (Ansuini et al., 2007).

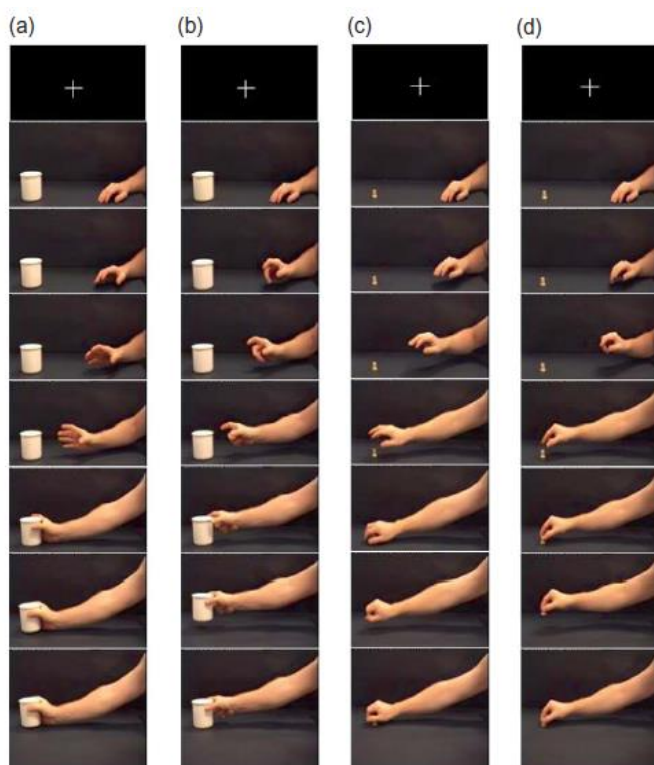
Nello specifico, le condizioni sperimentali erano due: "condizione fissa" e "condizione perturbata": nella prima il target, concavo o convesso che fosse, rimaneva lo stesso dall'inizio alla fine del movimento, mentre nella seconda, una volta iniziato il

movimento di prensione, il dispositivo su cui erano montati gli stimoli ruotava, passando dal mostrare l'oggetto concavo a far vedere quello convesso, o viceversa (Ansuini et al., 2007). Analizzando il movimento di prensione dei partecipanti in queste condizioni sperimentali, gli autori hanno osservato che, in accordo con i precedenti studi di perturbazione, la durata del movimento era significativamente più lunga nella condizione perturbata piuttosto che in quella fissa, segno che la perturbazione della forma dello stimolo durante l'esecuzione del movimento avesse alterato l'iniziale pianificazione della durata del movimento (Ansuini et al., 2007). Allo stesso modo, l'alterazione dello stimolo ha avuto un effetto anche sulla configurazione delle dita, poichè quando il partecipante afferrava uno stimolo concavo che prima della perturbazione era convesso, aveva le dita più estese rispetto a quanto accadeva quando eseguiva il movimento di prensione nei confronti di uno stimolo che era sempre rimasto concavo; in maniera analoga, quando il partecipante afferrava uno stimolo convesso che prima della perturbazione era concavo, mostrava le dita più flesse rispetto a quando si avvicinava allo stimolo convesso che è rimasto tale dall'inizio alla fine del compito (Ansuini et al., 2007). Gli autori hanno interpretato queste iper-flessioni e iper-estensioni individuate nelle condizioni perturbate come la prova che il piano motorio per l'oggetto inizialmente presentato rimanga e interagisca con l'implementazione del piano motorio per l'oggetto appena presentato (Ansuini et al., 2007).

### **3.1 La congruenza come mezzo per studiare la facilitazione motoria durante l'osservazione di un movimento di prensione**

Un altro esempio di utilizzo della congruenza come strumento per raggiungere degli obiettivi secondari proviene da uno studio di TMS condotto da Cavallo e collaboratori (2011) volto ad osservare la modulazione dei potenziali motori evocati (MEPs) a carico dei muscoli della mano coinvolti nel movimento di prensione durante la visione di videoclip che mostrano una presa eseguita da un altro individuo (Cavallo et al., 2011). Infatti, in un esperimento precedente Fadiga e colleghi (1995) hanno dimostrato che l'applicazione di una stimolazione TMS a M1 dei partecipanti mentre questi osservavano un'altra persona afferrare un oggetto determinava un aumento

dell'ampiezza dei MEP (sintomo di una maggior attività muscolare) registrati da quei muscoli della mano del partecipante che corrispondevano a quelli utilizzati nell'azione osservata, ovvero il muscolo estensore comune (“extensor digitorum communis”, EDC), il flessore superficiale (“flexor digitorum superficialis”, FDS), il muscolo interosseo dorsale (“first dorsal interosseus”, FDI) e il muscolo che consente di opporre il pollice alle altre dita (“opponens pollicis”, OP - Fadiga et al., 1995). Per questo motivo, Cavallo e collaboratori hanno deciso di osservare la modulazione dei MEP a livello dei muscoli delle dita che si muovono per afferrare un oggetto anche quando l'individuo osserva mettere in atto una presa incongruente allo stimolo (Cavallo et al., 2011). Quindi, l'esperimento era organizzato in maniera tale che i partecipanti stessero seduti di fronte ad un monitor che proiettava video di una persona che eseguiva movimenti di prensione mentre venivano sottoposti a TMS sull'area M1 sinistra. Allo stesso tempo, veniva registrata l'attività elettromiografica (EMG) dei partecipanti da due muscoli delle dita che generalmente vengono utilizzati nei movimenti di prensione, ovvero da quello che consente la flessione e l'estensione dell'indice (“first dorsal interosseus”,



**Figura 19.** Rappresentazione schematica della sequenza di eventi durante il movimento di prensione nelle quattro differenti condizioni sperimentali (a, b, c, d), due delle quali congruenti e due incongruenti (Cavallo et al., 2011).

FDI) e da quello che serve per l'abduzione del mignolo (“abductor digiti minimi”, ADM). Per quanto riguarda i video, essi mostravano una mano che afferrava oggetti di due dimensioni diverse, cioè piccoli (una pedina degli scacchi, una pallina da ping-pong, un tappo di bottiglia o un rocchetto di filo) o grandi (una tazza, una lattina, una pallina da ping-pong o un bicchiere), adottando una prensione di precisione oppure una prensione a tutta mano, come si può osservare in figura 19 (Cavallo et al., 2011). In



questo modo si venivano a creare quattro condizioni sperimentali:

- a) una mano che raggiunge e afferra un oggetto grande con una presa a tutta mano;
- b) una mano che raggiunge e afferra un oggetto grande con una presa di precisione;
- c) una mano che raggiunge e afferra un oggetto piccolo con una presa a tutta mano;
- d) una mano che raggiunge e afferra un oggetto piccolo con una presa di precisione.

Nelle condizioni a e d la prensione era quella più appropriata alla dimensione dello stimolo, mentre in b e c lo schema motorio era incongruente (Cavallo et al., 2011). I risultati hanno mostrato un effetto per il tipo di presa presente soltanto per ADM e non per FDI: l'ampiezza dei MEP registrata da ADM era significativamente più alta quando i partecipanti osservavano un movimento di prensione eseguito tramite una prensione a tutta mano piuttosto che con una prensione di precisione (Cavallo et al., 2011). Al contrario, gli autori non hanno individuato alcun effetto significativo per la dimensione dell'oggetto, né tantomeno un effetto legato alla congruenza tra prensione e oggetto.

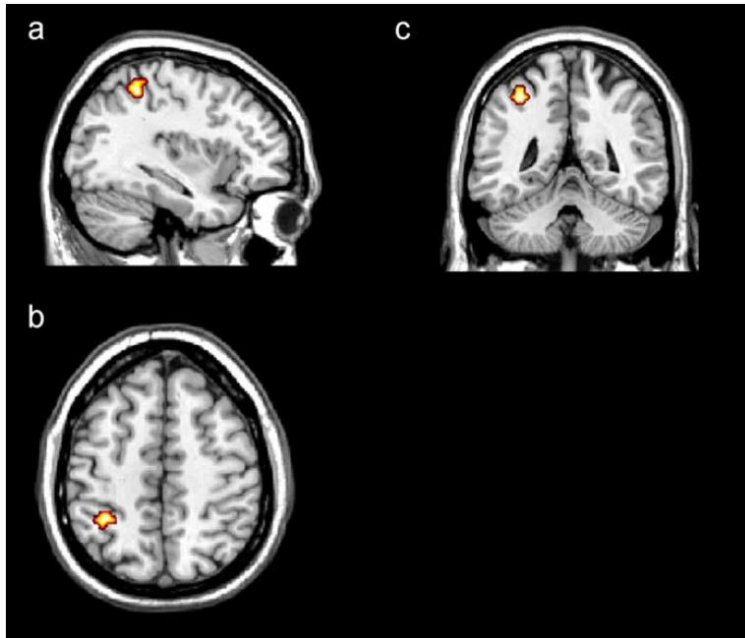
Quindi, in questo esperimento l'adozione di una condizione di incongruenza tra schema motorio e oggetto (in aggiunta alla condizione di congruenza) ha permesso di integrare i risultati ottenuti da studi precedenti, dimostrando che l'aumento dell'ampiezza dei MEP che si riscontra quando un individuo vede un'altra persona afferrare uno stimolo non dipende da quest'ultimo, bensì dal tipo di presa adottato (Cavallo et al., 2011).

### **3.2 La congruenza come mezzo per studiare l'effetto dell'oggetto e l'effetto della prensione sull'attivazione di hAIP**

In un esperimento del 2007 la congruenza tra prensione e stimolo è stata utilizzata come mezzo per capire se i processi mediati dal circuito corticale del movimento di prensione fossero maggiormente influenzati dallo stimolo o dallo schema motorio (Begliomini, Caria, Grodd & Castiello, 2007). Si tratta di uno studio fMRI in cui è stata registrata l'attività cerebrale degli individui mentre questi erano impegnati in un compito di prensione dell'oggetto (Begliomini, Caria, Grodd & Castiello, 2007). Più precisamente, i partecipanti venivano fatti stendere all'interno dello scanner MRI con la

testa leggermente sollevata in modo da vedere gli oggetti da manipolare, i quali erano collocati su una struttura di plexiglass appoggiata sopra il bacino del partecipante (si veda figura 13 del capitolo precedente). Gli stimoli in questione erano una sfera di plastica piccola, che elicitava naturalmente una prensione di precisione, e una sfera più grande, che gli individui erano portati ad afferrare tramite una prensione a tutta mano. Tuttavia, ai partecipanti poteva essere chiesto di utilizzare una prensione di precisione oppure una prensione a tutta mano per entrambi gli oggetti. In questa maniera si venivano a creare delle situazioni di prensione congruente, rappresentate dalla prensione di precisione verso lo stimolo piccolo e dalla prensione a tutta mano verso l'oggetto grande, e situazioni di prensione incongruente, ovvero prensione a tutta mano verso lo stimolo piccolo e prensione di precisione verso l'oggetto grande. La registrazione dell'attività cerebrale del partecipante, tramite fMRI, nelle varie condizioni ha permesso di osservare che non c'era nessun effetto per le dimensioni dell'oggetto, poiché confrontando l'attività cerebrale relativa alla prensione di uno stimolo piccolo con quella riferita alla prensione di uno stimolo grande non sono state individuate differenze significative in nessuna area (Begliomini, Caria, Grodd & Castiello, 2007). Al contrario, è stato osservato un effetto del tipo di presa a carico della hAIP dell'emisfero di sinistra (contralaterale alla mano utilizzata), che mostrava un'attivazione maggiore per la prensione di precisione piuttosto che per la prensione a tutta mano (figura 20 - Begliomini, Caria, Grodd & Castiello, 2007). Questo risultato può essere dovuto al fatto che il posizionamento di due dita su una superficie ristretta e il controllo della forza durante l'opposizione polpastrello-a-polpastrello che coinvolge le due dita (nella prensione di precisione) potrebbe risultare più impegnativo (Begliomini, Caria, Grodd & Castiello, 2007). In ogni caso, il dato più interessante emerge dal confronto tra prensione congruente e prensione incongruente: PMd bilaterale e M1 sinistra (contralaterale alla mano utilizzata) mostrano un'attivazione maggiore durante l'esecuzione delle prese incongruenti (prensione di precisione per l'oggetto grande e prensione a tutta mano per l'oggetto piccolo) rispetto a quelle congruenti (prensione di precisione per l'oggetto piccolo e prensione a tutta mano per l'oggetto grande). Il maggior coinvolgimento di PMd potrebbe essere dovuto al fatto che quest'area è implicata nel mantenere in memoria la rappresentazione motoria dell'oggetto ed associarla ad informazioni visive per aggiornare continuamente la configurazione e

l'orientamento della mano che si avvicina l'oggetto. Infatti, questa è una funzione che potrebbe essere particolarmente necessaria nel momento in cui si afferra uno stimolo in una maniera non conforme alle sue caratteristiche fisiche (Begliomini, Caria, Grodd &



*Figura 20. La figura mostra l'immagine che risulta dalla sottrazione dell'attivazione relativa alla prensione a tutta mano, da quella riferita alla prensione di precisione; da questo confronto rimane un'attivazione a carico dell'area hAIP, colorata di giallo e rosso e presentata nella sezione sagittale (a), assiale (b) e coronale (c - Begliomini, Caria, Grodd & Castiello, 2007).*

Castiello, 2007). Per quanto riguarda M1, la sua maggiore attivazione per la prensione incongruente potrebbe riflettere una variazione del piano motorio che viene comunicata da PMd (Begliomini, Caria, Grodd & Castiello, 2007).

Nel presente studio gli autori hanno anche valutato il movimento di prensione nelle varie condizioni dal punto di vista

comportamentale, utilizzando dei marcatori (posizionati sul polso, sul pollice e sull'indice) per monitorare i parametri cinematici nel corso dell'esecuzione del compito. Così facendo, gli autori hanno osservato che nella prensione incongruente il tempo di inizio del movimento era più lungo di quello della prensione congruente e, allo stesso modo, il momento in cui veniva raggiunta la MGA era anticipato per le prensioni incongruenti rispetto a quelle congruenti (Begliomini, Caria, Grodd & Castiello, 2007). L'aumento del tempo di inizio indica che durante la pianificazione di un movimento incongruente può sorgere una sorta di interferenza che rallenta la prensione, mentre l'anticipazione della MGA potrebbe essere dovuta al fatto che c'è bisogno di un tempo maggiore per chiudere la mano intorno all'oggetto (Begliomini, Caria, Grodd & Castiello, 2007). Infine, nelle prove incongruenti si osserva anche un aumento della variabilità dei punti di contatto con l'oggetto che, facendo riferimento ad esempio alla prensione di precisione per l'oggetto grande, potrebbe indicare una maggiore difficoltà a

posizionare due dita in uno spazio di superficie dello stimolo più ampia (Begliomini, Caria, Grodd & Castiello, 2007).

Quindi, dagli studi descritti nel capitolo precedente si evince come la congruenza si fosse rivelata uno strumento utile per valutare le conseguenze della perturbazione dell'oggetto durante l'esecuzione del movimento di prensione e per valutare separatamente l'effetto dell'oggetto, l'effetto del tipo di presa e l'interazione tra i due sui MEPs (Castiello et al., 1993; Castiello et al., 1998; Ansuini et al., 2007; Cavallo et al., 2011). Tuttavia, il suo utilizzo è stato fondamentale anche negli studi di neuroimmagine sul movimento di prensione, dove ha permesso di fare chiarezza sulla questione riguardante come i processi di pianificazione si interfaccino con lo stimolo e con lo schema motorio, dimostrando che nell'uomo essi sono guidati dal tipo di presa (Begliomini, Caria, Grodd & Castiello, 2007).

## Cap.4 Conclusioni

Diversi studi condotti sull'uomo e sul primate non umano hanno permesso di evidenziare come il movimento di prensione, contrariamente a ciò che può sembrare, sia un gesto complesso (Rizzolatti et al., 1988; Rizzolatti & Gentilucci, 1988; Jakobson et al., 1991; Gallese et al., 1994; Jeannerod et al., 1994; Sakata et al., 1995; Murata et al., 1997; Binkofski et al., 1998; Ehrsson et al., 2000; Murata et al., 2000; Ehrsson et al., 2001; Fogassi et al., 2001; Culham et al., 2003; Raos et al., 2004; Frey et al., 2005; Davare et al., 2006; Begliomini, Wall, Smith & Castiello, 2007; Umilta et al., 2007; Castiello & Begliomini, 2008; Schaffelhofer & Scherberger, 2016). Infatti, esso è dato dalla sovrapposizione temporale di due distinti movimenti, ovvero reaching e grasping, ed è reso possibile dal verificarsi di tre processi fondamentali, ossia la trasformazione visuomotoria, la pianificazione e l'esecuzione, mediati da uno specifico circuito corticale (Jeannerod, 1984; Castiello & Begliomini, 2008; Schaffelhofer & Scherberger, 2016). Più precisamente, nel primate l'area AIP è responsabile della trasformazione visuomotoria, F5 e F2 della pianificazione (con F2, nello specifico, adibita a tenere in memoria il piano motorio e ad aggiornarlo mentre la mano si avvicina all'oggetto) e F1 dell'esecuzione (Rizzolatti et al., 1988; Rizzolatti & Gentilucci, 1988; Gallese et al., 1994; Sakata et al., 1995; Murata et al., 1997; Murata et al., 2000; Fogassi et al., 2001; Raos et al., 2004; Umilta et al., 2007). Nell'uomo aree funzionalmente analoghe a quelle del circuito del primate sono state identificate in hAIP, PMv, PMd e M1 (Jakobson et al., 1991; Jeannerod et al., 1994; Binkofski et al., 1998; Ehrsson et al., 2000; Ehrsson et al., 2001; Culham et al., 2003; Frey et al., 2005; Davare et al., 2006; Begliomini, Wall, Smith & Castiello, 2007).

Se è vero che c'è un largo consenso nel ritenere che questi processi di trasformazione visuomotoria, pianificazione ed esecuzione siano i passaggi chiave che portano alla realizzazione del movimento di prensione, non è altrettanto chiaro se essi siano influenzati dallo stimolo da afferrare o dal tipo di prensione (Begliomini, Caria, Grodd & Castiello, 2007). Infatti, la letteratura non è del tutto convergente a riguardo, poiché la registrazione da singoli neuroni durante l'esecuzione di compiti di prensione nel primate non umano ha evidenziato all'interno di AIP la presenza di cellule nervose che si attivano in seguito alla visione dell'oggetto e mostrano selettività per le sue caratteristiche fisiche, quali forma, dimensione e orientamento (i cosiddetti neuroni di

tipo oggetto), e al tempo stesso degli altri neuroni che non sembrerebbero essere sensibili allo stimolo, ma piuttosto si attivano solo quando il primate inizia a muovere la mano e presentano selettività per il tipo di presa (neuroni di tipo non-oggetto - Sakata et al., 1995; Murata et al., 2000). Al contrario, studi di neuroimmagine condotti sull'uomo hanno dimostrato che l'attività di hAIP varia soltanto in funzione del tipo di presa e non risulta influenzata dalle proprietà dello stimolo (Begliomini, Wall, Smith & Castiello, 2007). Tuttavia, in questo tipo di esperimenti il partecipante si trovava ad eseguire soltanto dei movimenti congruenti, utilizzando una prensione di precisione per afferrare oggetti di piccole dimensioni e una prensione a tutta mano per gli stimoli grandi, e in questo modo non era possibile distinguere l'effetto dell'oggetto sull'attivazione cerebrale di hAIP dall'effetto del tipo di presa (Begliomini, Wall, Smith & Castiello, 2007). Per questo motivo, nel 2007 Begliomini e collaboratori hanno condotto un esperimento fMRI affiancando alla condizione sperimentale congruente una condizione di incongruenza tra prensione e stimolo, chiedendo al partecipante di afferrare l'oggetto piccolo con una prensione di precisione in alcuni trial (presa congruente) e con una prensione a tutta mano in altri trial (presa incongruente) e di fare la stessa cosa per lo stimolo grande (Begliomini, Caria, Grodd & Castiello, 2007). In questo modo è stato possibile valutare singolarmente l'effetto principale dello stimolo, l'effetto principale dello schema motorio e l'interazione tra i due, dimostrando come variare il livello di congruenza tra oggetto e presa abbia permesso di superare i limiti dei precedenti esperimenti di neuroimmagine e di mostrare come l'attivazione di hAIP sia influenzata soltanto dal tipo di presa utilizzata e non dall'oggetto o dall'interazione tra i due elementi (Begliomini, Caria, Grodd & Castiello, 2007).

Sebbene questo risultato sia fondamentale ai fini della comprensione dei processi sottostanti il movimento di prensione nell'uomo, la ragione per la quale l'attivazione dell'area adibita alla trasformazione visuomotoria sia influenzata dal tipo di presa e non dall'oggetto rimane un aspetto ancora da chiarire (Begliomini, Caria, Grodd & Castiello, 2007). In ogni caso, risultati simili a questi sono stati osservati anche nell'area AIP del primate, a carico dei neuroni di tipo non-oggetto, che pur essendo cellule visivamente responsive, non si attivavano alla vista dell'oggetto, ma variavano la loro frequenza di scarica soltanto quando il primate aveva la possibilità di vedere la mano muoversi verso lo stimolo e mostravano selettività per il tipo di

prensione usata (Murata et al., 2000). Dato che gli autori avevano interpretato questi dati elaborando una teoria secondo la quale questi neuroni rispondono alla vista della mano che si avvicina all'oggetto con la configurazione adeguata ad afferrarlo (Murata et al., 2000), le future ricerche potrebbero essere impostate in modo da capire se questa ipotesi possa essere estesa anche all'uomo, cioè se la variazione dell'attivazione di hAIP in funzione della presa (Begliomini, Caria, Grodd & Castiello, 2007) dipenda dal fatto che tale area si attiva in seguito alla vista della conformazione della mano.

In ogni caso, a prescindere da quale possa essere il significato dei risultati ottenuti nell'esperimento di Begliomini e colleghi (2007), tali dati hanno confermato il fatto che l'attivazione dell'area responsabile della trasformazione visuomotoria nell'uomo sia influenzata dallo schema motorio, rimarcando la differenza con quanto accade nei primati non umani, la cui area AIP presenta al suo interno sia neuroni che rispondono alla presentazione dell'oggetto, sia neuroni che si attivano durante il movimento della mano e sono selettivi per il tipo di prensione (Sakata et al., 1995; Murata et al., 2000). Per comprendere la ragione di tale differenza ci si potrebbe chiedere se nel corso dello sviluppo filogenetico sia intervenuta qualche esigenza evolutiva che abbia fatto sì che i neuroni sintonizzati sull'oggetto presenti nel primate non umano siano stati sostituiti da neuroni sintonizzati sul tipo di prensione, impostando gli studi futuri in modo da chiarire tale questione.

Oltre al fatto che hAIP è selettiva per il tipo di presa, l'osservazione dell'attività cerebrale degli individui durante l'esecuzione di prensioni congruenti e incongruenti ha fornito ulteriori prove a supporto del fatto che M1 sia responsabile del processo di esecuzione e che PMd sia implicata nel mantenere in memoria il piano motorio ricevuto da PMv e integrarlo con informazioni visive per aggiornare continuamente la configurazione e l'orientamento della mano che si avvicina all'oggetto (Begliomini, Caria, Grodd & Castiello, 2007). Infatti, nell'esperimento di Begliomini e colleghi (2007) è stata osservata una maggiore attivazione di PMd bilaterale durante l'esecuzione delle prese incongruenti rispetto a quelle congruenti che potrebbe essere dovuta al fatto che nel momento in cui il partecipante afferra uno stimolo in maniera inusuale (non conforme alle sue proprietà fisiche) c'è una necessità maggiore di integrare il piano motorio elaborato sulla base delle caratteristiche dell'oggetto con il movimento che l'individuo sta realmente eseguendo e che è ben diverso da tale piano

d'azione (Begliomini, Caria, Grodd & Castiello, 2007).

Per quanto riguarda M1, anche in quest'area è stata individuata una maggiore attivazione per la condizione incongruente, probabilmente dovuta alle variazioni del piano motorio che le vengono comunicate da PMd (Begliomini, Caria, Grodd & Castiello, 2007).

Nonostante la ricerca di Begliomini e collaboratori (2007) abbia segnato un punto di svolta nello studio dei processi di pianificazione sottostanti il movimento di prensione, introducendo una procedura sperimentale che consente di isolare l'effetto dell'oggetto da quello dello schema motorio, tale esperimento presenta dei limiti che è bene prendere in considerazione in vista di studi futuri (Begliomini, Caria, Grodd & Castiello, 2007). Prima di tutto, così come accade in esperimenti fMRI precedenti (si veda figura 13 del capitolo 2 - Culham et al., 2003; Begliomini, Wall, Smith & Castiello, 2007) gli stimoli utilizzati nell'esperimento erano fissati ad una struttura rotante (veniva mostrato un solo oggetto alla volta) e il movimento di prensione del partecipante non era seguito da nessuna manipolazione, ma consisteva semplicemente nel raggiungere e afferrare l'oggetto, posizionando le dita attorno ad esso (Begliomini, Caria, Grodd & Castiello, 2007). Questa situazione sperimentale si discosta da quanto accade solitamente nella realtà, poiché quando una persona afferra un oggetto lo fa impostando una precisa configurazione della mano e preparandosi ad esercitare una certa pressione con le dita in funzione del fatto che dovrà sollevare e spostare (o manipolare in altri modi) lo stimolo in questione (Napier, 1956; Ehrsson et al. 2000). Per cui, limitare il compito del partecipante a raggiungere l'oggetto e "racchiuderlo" nella presa potrebbe far sorgere il dubbio che i risultati possano essere validi soltanto per il movimento di prensione fine a sé stesso, rappresentando di fatto un limite, che potrebbe essere superato impostando i futuri esperimenti in modo che il partecipante debba afferrare e sollevare o spostare un oggetto in situazioni di congruenza e incongruenza.

In secondo luogo, l'incongruenza tra prensione e stimolo è stata realizzata facendo riferimento ad una sola proprietà fisica dell'oggetto, ovvero alla sua dimensione, chiedendo ad esempio al partecipante di adottare una presa di precisione, la cui configurazione è adeguata a stimoli di piccole dimensioni, per afferrare un oggetto grande (Begliomini, Caria, Grodd & Castiello, 2007). Tuttavia, per escludere la



possibilità che l'assenza di modulazione dell'attività di hAIP in funzione dello stimolo sia dovuta al fatto che tale area non viene influenzata dalla specifica caratteristica considerata ma lo è da altre (per esempio, la forma) oppure, al contrario, per confermare ed estendere i risultati ottenuti, sarebbe opportuno prendere in considerazione anche altre proprietà dell'oggetto. Ad esempio, per realizzare situazioni di incongruenza tra prensione e forma dell'oggetto si potrebbero utilizzare stimoli di piccole dimensioni con forme differenti, facendo prima un'indagine preliminare per capire qual è il tipo di presa che viene naturalmente elicitata da ciascuno stimolo. Infatti, alcuni studi condotti nel primate non umano hanno dimostrato come esso tenda ad adottare una configurazione della mano differente per afferrare e manipolare oggetti di forme diverse, ma tutte della stessa dimensione: ad esempio, un anello viene preso in maniera differente rispetto a quanto viene fatto per afferrare un cilindro tramite (Sakata et al., 1995; Murata et al., 2000). Se si assumesse che nell'essere umano il funzionamento sia analogo, si potrebbe associare a ciascun oggetto la prensione da esso naturalmente elicitata e successivamente ricreare delle situazioni di incongruenza chiedendo, ad esempio, al partecipante di afferrare un cilindro adottando la configurazione che di solito viene utilizzata per prendere un anello (nel caso in cui lo schema motorio della prensione di questi due stimoli sia differente). Una procedura sperimentale di questo tipo, oltre a confermare i risultati individuati dallo studio di Begliomini e collaboratori (2007) ed appurare che neanche la caratteristica della forma ha effetto su hAIP, consentirebbe anche di valutare se quest'area presenta selettività per le varie sotto-tipologie di prensione elicitate dalle varie forme. Ovviamente lo stesso tipo di procedura potrebbe essere adottato per la prensione di oggetti di grandi dimensioni con forme diverse. In ogni caso, occorre precisare che nell'esperimento di Murata e colleghi (2000) il primate era stato addestrato ad afferrare l'oggetto, fissato ad una piattaforma (si veda figura 7 del capitolo 2), con l'obiettivo di tenerlo (quasi come per tirarlo a sé), dimostrando che le differenze nel modo di prendere gli oggetti di varie forme emergono soltanto quando il movimento di prensione è preliminare ad una successiva manipolazione (Murata et al., 2000). Quindi, l'esigenza di impostare gli esperimenti futuri in modo che i partecipanti debbano afferrare gli stimoli con l'intento di interagire con essi in qualche modo (per esempio, sollevandoli o spostandoli) si rende necessaria anche per creare l'incongruenza tra prensione e forma (a patto che il funzionamento tra primate e uomo

sia analogo).

Complessivamente, l'obiettivo della ricerca futura dovrà essere quello di superare i limiti ancora oggi presenti negli esperimenti che tentano di studiare i processi di pianificazione sottostanti il movimento di prensione, pur continuando a prendere in considerazione il livello di congruenza tra prensione e oggetto, che si è già rivelato utile per fare chiarezza su questioni dibattute.

## Bibliografia

- Alderson, G. J., Sully, D. J., & Sully, H. G. (1974). An operational analysis of a one-handed catching task using high speed photography. *J Mot Behav.* Dec;6(4):217-6
- Ansuini, C., Santello, M., Tubaldi, F., Massaccesi, S., & Castiello, U. (2007). Control of hand shaping in response to object shape perturbation. *Exp Brain Res.* Jun;180(1):85-96
- Aristotele, *Opere biologiche, Le parti degli animali* (1971). Libro IV, 687a-687b, a cura di Diego Lanza e Mario Vegetti (pp. 710-711). Utet
- Begliomini, C., Caria, A., Grodd, W., & Castiello, U. (2007). Comparing natural and constrained movements: new insights into the visuomotor control of grasping. *PLoS One.* Oct 31;2(10):e1108
- Begliomini, C., Wall, M. B., Smith, A. T., & Castiello, U. (2007). Differential cortical activity for precision and whole-hand visually guided grasping in humans. *Eur J Neurosci.* Feb;25(4):1245-52
- Begliomini, C., De Sanctis, T., Marangon, M., Tarantino, V., Sartori, L., Miotto, D., Motta, R., Stramare, R., & Castiello, U. (2014). An investigation of the neural circuits underlying reaching and reach-to-grasp movements: from planning to execution. *Front Hum Neurosci.* Sep 2;8:676
- Binkofski, F., Dohle, C., Posse, S., Stephan, K. M., Hefter, H., Seitz, R. J., & Freund, H. J. (1998). Human anterior intraparietal area subserves prehension: a combined lesion and functional MRI activation study. *Neurology.* May;50(5):1253-9
- Bongers, R. M., Zaal, F. T., & Jeannerod, M. (2012). Hand aperture patterns in prehension. *Hum Mov Sci.* Jun;31(3):487-501
- Bootsma, R. J., Marteniuk, R. G., MacKenzie, C. L., & Zaal, F. T. J. M. (1994). The speed-accuracy trade-off in manual prehension: effects of movement amplitude, object size and object width on kinematic characteristics. *Exp Brain Res* 98, 535–541

- Borra, E., Belmalih, A., Calzavara, R., Gerbella, M., Murata, A., Rozzi, S., & Luppino G. (2008). Cortical connections of the macaque anterior intraparietal (AIP) area. *Cereb Cortex*. May;18(5):1094-111
- Brochier, T., Boudreau, M. J., Paré, M., & Smith, A. M. (1999). The effects of muscimol inactivation of small regions of motor and somatosensory cortex on independent finger movements and force control in the precision grip. *Exp Brain Res*. Sep;128(1-2):31-40
- Castiello, U., Bennett, K. M. B., & Stelmach, G. E. (1993). Reach to grasp: the natural response to perturbation of object size. *Exp Brain Res*. 94:163-178
- Castiello, U., Bennett, K., & Chambers, H. (1998). Reach to grasp: the response to a simultaneous perturbation of object position and size. *Exp Brain Res*. May;120(1):31-40
- Castiello, U. (2005). The neuroscience of grasping. *Nat Rev Neurosci*, Sep;6(9):726-36
- Castiello, U. & Begliomini, C. (2008). The cortical control of visually guided grasping. *Neuroscientist*. Apr;14(2):157-70
- Cavallo, A., Sartori, L., & Castiello, U. (2011). Corticospinal excitability modulation to hand muscles during the observation of appropriate versus inappropriate actions. *Cogn Neurosci*. Jun;2(2):83-90
- Culham, J. C., Danckert, S. L., DeSouza, J. F., Gati, J. S., Menon, R. S., & Goodale, M. A. (2003). Visually guided grasping produces fMRI activation in dorsal but not ventral stream brain areas. *Exp Brain Res*. Nov;153(2):180-9
- Davare, M., Andres, M., Cosnard, G., Thonnard, J. L., & Olivier, E. (2006). Dissociating the role of ventral and dorsal premotor cortex in precision grasping. *J Neurosci*. Feb 22;26(8):2260-8
- Ehrsson, H. H., Fagergren, A., Jonsson, T., Westling, G., Johansson, R. S., & Forssberg, H. (2000). Cortical activity in precision- versus power-grip tasks: an fMRI study. *J Neurophysiol*. Jan;83(1):528-36
- Ehrsson, H. H., Fagergren, E., & Forssberg, H. (2001). Differential fronto-parietal activation depending on force used in a precision grip task: an fMRI study. *J Neurophysiol*. Jun;85(6):2613-23

- Fadiga, L., Fogassi, L., Pavesi, G., & Rizzolatti, G. (1995). Motor facilitation during action observation: a magnetic stimulation study. *J Neurophysiol.* Jun;73(6):2608-11
- Fattori, P., Gamberini, M., Kutz, D. F., & Galletti, C. (2001). 'Arm-reaching' neurons in the parietal area V6A of the macaque monkey. *European Journal of Neuroscience.* Vol.13: 2309-2313
- Fattori, P., Raos, V., Breveglieri, R., Bosco, A., Marzocchi, N., & Galletti, C. (2010). The dorsomedial pathway is not just for reaching: grasping neurons in the medial parieto-occipital cortex of the macaque monkey. *The Journal of neuroscience : the official journal of the Society for Neuroscience*, 30(1), 342–349.
- Fogassi, L., Gallese, V., Buccino, G., Craighero, L., Fadiga, L., & Rizzolatti, G. (2001). Cortical mechanism for the visual guidance of hand grasping movements in the monkey: A reversible inactivation study. *Brain*, Mar;124(Pt 3):571-86
- Frey, S. H., Vinton, D., Norlund, R., & Grafton, S. T. (2005). Cortical topography of human anterior intraparietal cortex active during visually guided grasping. *Brain Res Cogn Brain Res.* May;23(2-3):397-405
- Gallese, V., Murata, A., Kaseda, M., Niki, N., & Sakata, H. (1994). Deficit of hand preshaping after muscimol injection in monkey parietal cortex. *Neuroreport*, Jul 21;5(12):1525-9
- Grol, M. J., Majdandzić, J., Stephan, K. E., Verhagen, L., Dijkerman, H. C., Bekkering, H., Verstraten, F. A., & Toni, I. (2007). Parieto-frontal connectivity during visually guided grasping. *J Neurosci.* Oct 31;27(44):11877-87
- Haggard, P. & Wing, A. (1998). Coordination of hand aperture with the spatial path of hand transport. *Exp Brain Res.* Jan;118(2):286-92
- Jakobson, L. S. & Goodale, M. A. (1991). Factors affecting higher-order movement planning: a kinematic analysis of human prehension. *Exp Brain Res.* 86(1):199-208
- Jakobson, L. S., Archibald, Y. M., Carey, D. P., & Goodale, M. A. (1991). A kinematic analysis of reaching and grasping movements in a patient recovering from optic ataxia. *Neuropsychologia.* 29(8):803-9

- Jeannerod, M. (1984). The timing of natural prehension movements. *J Mot Behav.* Sep;16(3):235-54
- Jeannerod, M., Decety, J., & Michel, F. (1994). Impairment of grasping movements following a bilateral posterior parietal lesion. *Neuropsychologia*, Apr;32(4):369-80
- Jeannerod, M., Arbib, M. A., Rizzolatti, G., & Sakata, H. (1995). Grasping objects: the cortical mechanisms of visuomotor transformation. *Trends Neurosci*, Jul;18(7):314-20
- Kivell, T. L., Lemelin, P., Richmond, B. G., Schmitt, D. (2016). *The evolution of the primate hand.* Anatomical, Developmental, Functional, and Paleontological Evidence (pp. 285, 286, 289). Springer
- Lang, C. E. & Schieber, M. H. (2004). Reduced muscle selectivity during individuated finger movements in humans after damage to the motor cortex or corticospinal tract. *J Neurophysiol.* Apr;91(4):1722-33
- Liu, Y. & Rouiller, E. M. (1999). Mechanisms of recovery of dexterity following unilateral lesion of the sensorimotor cortex in adult monkeys. *Exp Brain Res.* Sep;128(1-2):149-59
- Matelli, M., Luppino, G., & Rizzolatti, G. (1985). Patterns of cytochrome oxidase activity in the frontal agranular cortex of the macaque monkey. *Behav Brain Res.* Nov-Dec;18(2):125-36
- Murata, A., Fadiga, L., Fogassi, L., Gallese, V., Raos, V., & Rizzolatti, G. (1997). Object representation in the ventral premotor cortex (area F5) of the monkey. *J Neurophysiol*, Oct;78(4):2226-30
- Murata, A., Gallese, V., Luppino, G., Kaseda, M., & Sakata, H. (2000). Selectivity for the shape, size, and orientation of objects for grasping in neurons of monkey parietal area AIP. *J Neurophysiol*, May;83(5):2580-601
- Napier, J.R. (1956). The prehensile movements of the human hand. *J Bone Joint Surg Br.* Nov;38-B(4):902-13
- Nelissen, K., Fiave, P. A., & Vanduffel, W. (2018). Decoding Grasping Movements from the Parieto-Frontal Reaching Circuit in the Nonhuman Primate. *Cereb Cortex.* Apr 1;28(4):1245-1259

- Prodoehl, J., Corcos, D. M., & Vaillancourt, D. E. (2009). Basal ganglia mechanisms underlying precision grip force control. *Neuroscience and biobehavioral reviews*, 33(6), 900–908
- Raos, V., Umiltá, M. A., Gallese, V., & Fogassi, L. (2004). Functional properties of grasping-related neurons in the dorsal premotor area F2 of the macaque monkey. *J Neurophysiol.* Oct;92(4):1990-200
- Rizzolatti, G., Camarda, R., Fogassi, L., Gentilucci, M., Luppino, G., & Matelli, M. (1988). Functional organization of inferior area 6 in the macaque monkey. II. Area F5 and the control of distal movements. *Exp Brain Res*, 71(3):491-507
- Rizzolatti, G. & Gentilucci, M. (1988). Motor and visual-motor functions of the premotor cortex. In: Rakic P, Singer W (eds) *Neurobiology of Neocortex*. Dahlem Konferenzen. Wiley, New York, pp 269-284
- Rizzolatti, G., & Luppino, G. (2001). The cortical motor system. *Neuron*. Sep 27;31(6):889-901
- Rossetti, Y., Pisella, L., & McIntosh, R. D. (2019). Definition: Optic ataxia. *Cortex*. Dec;121:481
- Saling, M., Mescheriakov, S., Molokanova, E., Stelmach, G. E., & Berger, M. (1996). Grip reorganization during wrist transport: the influence of an Altered aperture. *Exp Brain Res* **108**, 493–500
- Sakata, H., Taira, M., Murata, A., & Mine, S. (1995). Neural mechanisms of visual guidance of hand action in the parietal cortex of the monkey. *Cereb Cortex*. Sep-Oct;5(5):429-38
- Schaffelhofer, S. & Scherberger, H. (2016). Object vision to hand action in macaque parietal, premotor, and motor cortices. *Elife*. Jul 26;5:e15278
- Savelsbergh, G. J. P., Steenbergen, B., & Van Der Kamp, J. (1996). The role of fragility information in the guidance of the precision grip. *Human Movement Science*. 15(1), 115–127
- Umilta, M. A., Brochier, T., Spinks, R. L., & Lemon, R. N. (2007). Simultaneous recording of macaque premotor and primary motor cortex neuronal populations reveals different functional contributions to visuomotor grasp. *J Neurophysiol.* Jul;98(1):488-501

- Weir, P. L., MacKenzie, C. L., Marteniuk, R. G., & Cargoe, S. L. (1991). Is object texture a constraint on human prehension?: kinematic evidence. *J Mot Behav.* Sep;23(3):205-10
- Weir, P.L., MacKenzie, C. L., Marteniuk, R. G., Cargoe, S. L., & Frazer, M. B. (1991) The effects of object weight on the kinematics of prehension. *J Mot Behav.* Sep;23(3):192-204